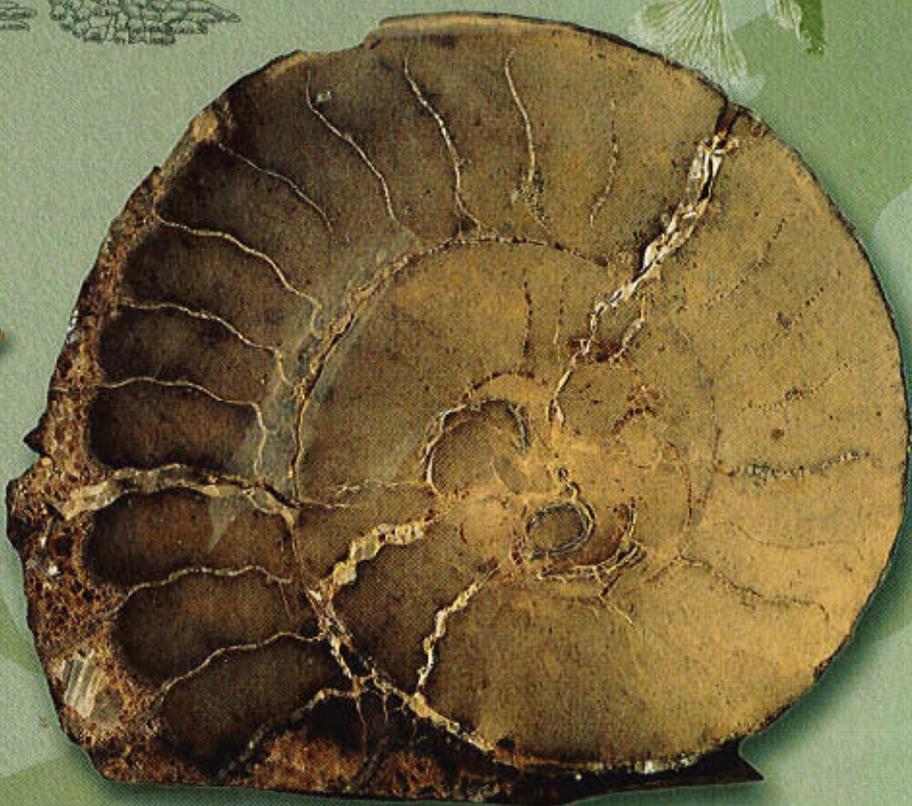
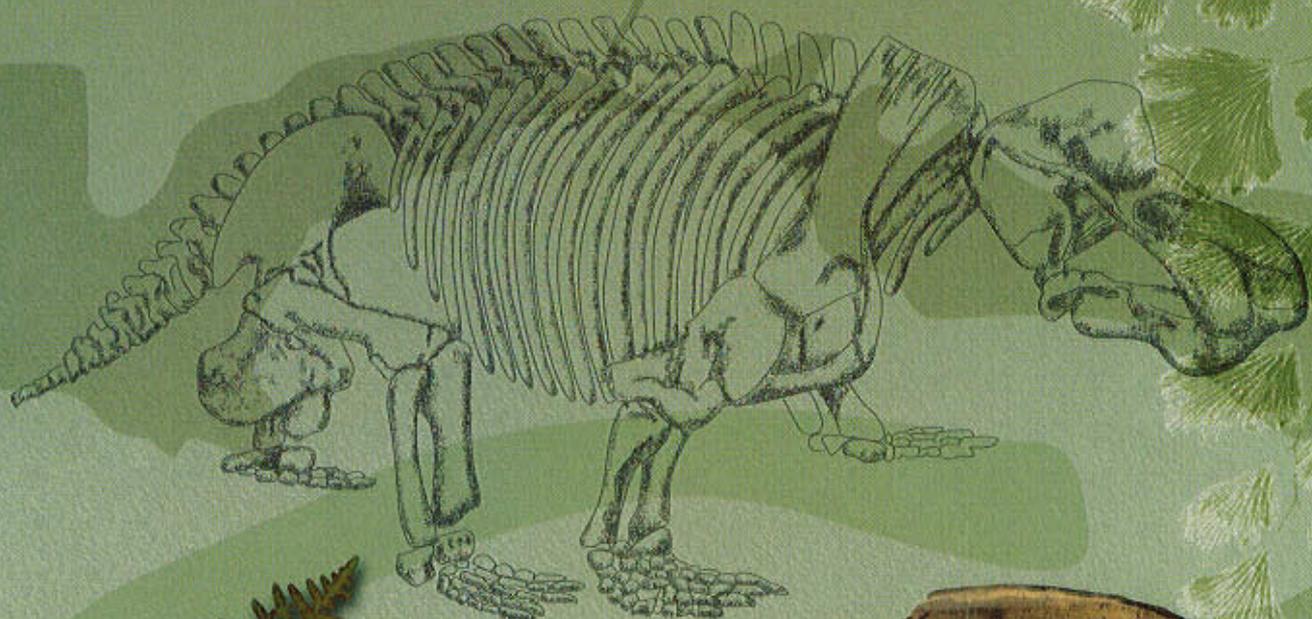


MARIO ZUNINO Y ALDO ZULLINI

# Biogeografía

La dimensión espacial  
de la evolución



Revisión técnica  
DR. GONZALO HALFFTER  
Investigador Nacional Emérito  
Director del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal,  
Instituto de Ecología de Xalapa, Ver.

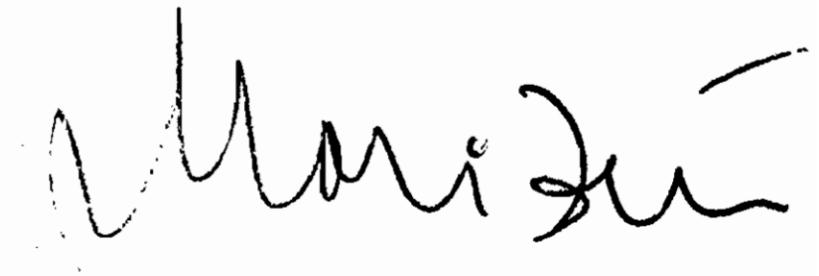
Traducción  
MARCELA PIMENTEL

MARIO ZUNINO • ALDO ZULLINI

# BIOGEOGRAFÍA

*LA DIMENSIÓN ESPACIAL DE LA EVOLUCIÓN*

*Courtesy copy for strictly personal use*



FONDO DE CULTURA ECONÓMICA  
MÉXICO

Primera edición en italiano, 1995  
Primera edición en español, 2003

Título original:

*Biogeografia: La dimensione spaziale dell'evoluzione*

© CASA EDITRICE AMBROSIANA  
ISBN 88-408-0867-1

Se prohíbe la reproducción total o parcial de esta obra  
—incluido el diseño tipográfico y de portada—  
sea cual fuere el medio, electrónico o mecánico,  
sin el consentimiento por escrito del editor.

Agradeceremos sus comentarios y sugerencias al correo electrónico  
[laciencia@fce.com.mx](mailto:laciencia@fce.com.mx)

D.R. © 2003, Fondo de Cultura Económica  
Carretera Picacho-Ajusco 227; 14200 México, D.F.  
[www.fce.com.mx](http://www.fce.com.mx)

ISBN 968-16-6721-2

Impreso en México

Dedicamos este libro a la memoria de León Croizat —dos veces exiliado—  
y de todos los que, siendo herejes para la ciencia de su tiempo,  
fueron precursores de su renovación.

Algunos de los términos que se utilizan en este libro forman parte de un léxico estrictamente biogeográfico; otros son propios de ciencias diferentes a las que tuvimos que recurrir. A menudo se explican suficientemente en el texto; sin embargo, varios aparecen en capítulos distintos y contextos diferentes. Algunos de ellos, a pesar de tener un sentido general ampliamente conocido, en biogeografía toman matices especiales o se utilizan en acepciones poco frecuentes. Por ello, hemos considerado oportuno reunir en el glosario los términos principales y señalarlos en el texto con un asterisco la primera vez que aparecen.

*Los autores*

A lo largo de esta obra, encontrará el lector otros dos tipos de referencias: unas en números arábigos entre corchetes, que remiten a la bibliografía citada por los autores; y otras en números romanos y entre paréntesis que corresponden a las notas complementarias que aparecen a partir de la página 329, preparadas por el doctor Gonzalo Halffter, Investigador Nacional Emérito y director del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz, quien realizó la revisión técnica de este libro. El propósito de estas notas es ampliar el texto original con ejemplos y referencias sobre América Latina, en especial de México. A estas notas sigue su bibliografía correspondiente.

*Los editores*

Por tradición, el científico italiano no escribe tratados. Su actitud es más analítica que sintética, prefiere el trabajo original a la meditación culta. Sin embargo, en un momento dado, cuando en otros países alguien engendró un tratado en alguna rama del saber, alguno se anima, pone toda su alma y a menudo sale mejor librado que sus predecesores. Así nacieron, en su momento, grandes tratados como la *Anatomía humana* de Giulio Chiarugi, la *Entomología* de Antonio Berlese o la *Biología* de Emanuele Padoa. Y muchos más.

Hace más de cuarenta años se fundó la Sociedad Italiana de Biogeografía, pero apenas hoy aparece un libro dedicado a esta disciplina, escrito por dos científicos que aunque no son biogeógrafos puros, sino más bien sistemáticos y evolucionistas, están especialmente atentos a los aspectos biogeográficos de sus investigaciones. Uno de ellos prefiere los temas ecológicos, el otro los históricos; uno trabaja con la fauna acuática menuda, casi invisible; el otro prefiere organismos más llamativos y móviles; pero ambos comparten el amor por el estudio y la literatura científica, y el gusto por la investigación de campo. En mi opinión, ha nacido un libro inteligente, que merece un lugar distinguido en la brillante dinastía de los tratados italianos que apenas recordamos, pues en realidad es un tratado, no un manual: en nuestro campo, un manual quizás carecería de sentido, la biogeografía no es una ciencia que admita resúmenes.

Se trata de una obra bien escrita, homogénea (lo cual es raro entre los libros con más de un autor), actualizada, agradable, que resuelve problemas y los suscita. Es fácil prever que obligará a sus autores a realizar un trabajo continuo para responder los interrogantes ya planteados y los que seguirán surgiendo. Tal como se presenta, promoverá la cultura, pues sus autores quedarán unidos al tema durante toda su vida, y creará una avalancha de nuevos adeptos. La Sociedad Italiana de Biogeografía se alegra por todo ello.

Es un tratado sólido, que distribuye orgánicamente la inmensa materia en que se ocupa y encuentra para cada uno de sus aspectos conclusiones

y síntesis. El naturalista que lo estudie se convertirá en biogeógrafo, y quien ya sea biogeógrafo encontrará informaciones e ideas que sin darse cuenta lo harán avanzar y superar antiguas dificultades. Este libro será el compañero fiel de muchos investigadores que lo tendrán en sus manos y lo utilizarán con mucha frecuencia. Sobrevivirá, pues, en una multitud de ejemplares maltrechos sobre las mesas de los laboratorios.

Es un tratado para bibliotecas, elegante, equilibrado, riquísimo en referencias y bien ilustrado. Comienza con una pequeña y fascinante joya que desarrolla los "Elementos de historia de la biogeografía", le sigue una concreta "Síntesis de conceptos y métodos" y finaliza con un depurado "Apéndice metodológico". De este modo, tendrá dos vidas paralelas, pues la de los ejemplares de laboratorio se acompañará de la de los otros, perfectos y elegantes, que vivirán en los estantes de las bibliotecas.

Es un tratado clásico y noble. No concede nada al lirismo de los proteccionistas de la naturaleza (lo que hubiera sido muy fácil) y menos al fanatismo de los coleccionistas: puede alimentar la pasión de ambos, pero desde la altura de una dignidad científica a la que nunca renuncia.

Es un tratado universal, para geólogos, paleontólogos, zoólogos, botánicos, antropólogos, ecólogos, geógrafos, evolucionistas y, por qué no, también para quienes cultivan la historia y la filosofía de la ciencia, ya sean aficionados, estudiantes o científicos consumados. Es fácil predecirle una difusión amplísima.

Agradezco a mis amigos Mario Zunino y Aldo Zullini el honor que me han hecho al encomendarme este prefacio, y deseo para su obra el mayor de los éxitos, en Italia y en todo el mundo.

*Baccio Baccetti*

Presidente de la Sociedad Italiana de Biogeografía

Este libro nació, en primer lugar, porque en Italia no existía un verdadero texto universitario de biogeografía, lo cual provocaba ciertas dificultades a quienes estudiaban o enseñaban esta ciencia (o zoogeografía o fitogeografía). Decidimos, entonces, intentar llenar este vacío, o por lo menos hacer que no fuera tan absoluto. Un editor audaz y paciente compartió nuestros afanes, nos animó a realizarlos y, sobre todo, con gran cortesía aparentó creer las excusas inauditas con que más de una vez disfrazamos nuestros retrasos.

La decisión comportó toda una serie de decisiones: ¿limitarnos a un manual o, más ambiciosamente, lanzarnos hacia algo que se asemejara a un tratado? Y, entre los diferentes enfoques teóricos que hoy en día, al menos en parte, se contraponen ¿tomar partido o tratar de ser imparcial?, ¿quedarnos con las ideas ya bien establecidas o, si acaso, proponer otras nuevas?

Optamos por una solución honestamente intermedia, y nos propusimos escribir algo más que un manual para un curso universitario básico, pero evidentemente mucho menos que un tratado. Quisimos discutir los principales temas conflictivos, tanto teóricos como metodológicos, que animan el debate en la biogeografía de hoy, tratando de ser críticos pero al mismo tiempo tan poco partidistas como fuera posible; por cierto, se nos ocurrió también hablar de nuestras propias ideas originales, cuando las teníamos.

El lector avisado percibirá de inmediato que, en realidad, este libro tiene dos almas inherentes a la ciencia de la que se ocupa y a sus autores: el alma de la biogeografía ecológica y la de la biogeografía histórica. Intentamos que no se portaran como el diablo ante el agua bendita, lo que a veces nos costó cierto esfuerzo. Sin embargo, creemos que valió la pena, pues estamos convencidos de que la biogeografía es la síntesis de todo ello y de mucho más.

Sea como sea, creemos haber logrado un resultado nada despreciable: aprendimos una que otra cosa. Ojalá la transcripción de nuestra fascinante experiencia también sirva de algo a otras personas.

Estamos en deuda con muchos. Con los colegas, italianos y extranjeros, que tuvieron la paciencia de leer párrafos e incluso capítulos de lo que estábamos escribiendo y la honradez de comunicarnos sus valiosas críticas, e igualmente con todos los que de alguna manera nos ayudaron: Enrico Barbero, Jorge Crisci, Marco Ferraguti, Gonzalo Halffter, Marcello La Greca, Michele Luzzatto, Monica Maggioni, Alessandro Minelli, Guido Pacchetti, Claudia Palestrini, Nelson Papavero, Eduardo Rapoport, Silvio Renesto, Valerio Sbordoni, Nerina Fantini Sestini y Vincenzo Vomero. Muy particular reconocimiento debemos a Enrico Banfi, por su ayuda en los aspectos botánicos. Algunas partes del capítulo 6 fueron tevisadas por Pietro Alicata, Roberto Argano, Fabio Bernini, Piergiorgio Bianco, Luigi Cagnolaro, Brunetto Chiarelli, Fernando Dini, Folco Giusti, Giulio Melone, Pietro Omodeo, Lidia Orsi, Carlo Pesarini, Sandro Ruffo, Michele Sarà y Guido Tosi. Es redundante señalar que, puesto que ninguna de estas personas revisó la versión definitiva, todo error u omisión se debe exclusivamente a nosotros. Baccio Baccetti, presidente de la Sociedad Italiana de Biogeografía, aceptó escribir el prefacio.

Finalmente, estamos en deuda con todos los que tuvieron la generosidad de revisar sus bibliografías y mandarnos lo que les habíamos solicitado, a veces con una urgencia que casi rebasaba los límites de la decencia. La lista sería demasiado larga, así que cierto pudor hacia nosotros mismos nos sugiere omitirla por completo. Sin embargo, llegue a todos ellos nuestro más profundo agradecimiento, así como a quienes nos harán compartir sus críticas y sugerencias para nuevas ediciones.

*Mario Zunino y Aldo Zullini*

Palermo, Milán y varios lugares intermedios, verano de 1994

## Prólogo a la edición mexicana

La idea de realizar una nueva edición de este libro, en castellano, surgió cuando varios colegas de diferentes universidades de países de habla hispana —sobre todo de América Latina, que por diversos motivos habían tenido la oportunidad de leer la versión original— sugirieron la posibilidad de que el resultado de nuestra modesta labor pudiera ser también de alguna utilidad didáctica fuera del ámbito, relativamente limitado, de Italia. En el transcurso de varias conversaciones con el doctor M. Zunino, el doctor Gonzalo Halffter, del Instituto de Ecología (Xalapa, Veracruz, México), manifestó su interés en este libro y durante su elaboración nos suministró generosamente tanto su asesoría como valiosos materiales, también inéditos.

Luego de un tiempo que, debido a diversos acontecimientos, resultó más largo de lo previsto, hemos terminado ¡finalmente! la tarea que nos habíamos impuesto, es decir, ofrecer al público iberoamericano no una simple versión en castellano de un libro publicado en 1995, sino una revisión y una puesta al día del texto original. Ojalá nuestros esfuerzos, y los de quien corrigió la versión en español del doctor Zunino —que tuvo la imprudencia de escribir la primera versión en un idioma que, a pesar de su antigua familiaridad con América Latina y la península Ibérica, no es su lengua materna—, no hayan sido totalmente inútiles.

*Mario Zunino y Aldo Zullini*

## Prefacio a la edición italiana

## Prólogo a la edición italiana

## Prólogo a la edición mexicana

## Introducción

## Elementos de historia de la biogeografía

- 1.1 Origen de las problemáticas biogeográficas 5
- 1.2 La biogeografía predarwiniana 7
- 1.3 Wallace, Darwin y la biogeografía moderna 12

## Premisas del análisis biogeográfico

- 2.1 El concepto de especie y la biogeografía 17
- 2.2 La especiación 21
- 2.3 Los grupos supraespecíficos 26
- 2.4 El estudio de las relaciones filéticas 27
- 2.5 Consttucción del cladograma 31
- 2.6 La teoría de los árboles y las hipótesis filogenéticas 33
- 2.7 Filogénesis y sistemática 40

## El área de distribución

- 3.1 El concepto de área de distribución específica 45
- 3.2 La descripción del área de distribución 47
- 3.3 La dinámica del área de distribución específica 50
- 3.4 El área de los grupos supraespecíficos 58
- 3.5 El análisis del área de distribución 59

## Biogeografía sistemática

- 4.1 La clasificación biogeográfica 65
- 4.2 Las regiones biogeográficas 66
- 4.3 Los vegetales: aspectos biogeográficos 76
- 4.4 Las regiones fitogeográficas 79
- 4.5 Las categorías corológicas 82
- 4.6 Un ejemplo: corotipos en la flora de Italia 85
- 4.7 Trazos generalizados (*General tracks*) 86
- 4.8 Patrones de distribución 88
- 4.9 Unidades bióticas regionales 89

## Ecobiogeografía

- 5.1 Comunidades, biomas, biosfera 93
- 5.2 La diversidad ecológica 108
- 5.3 Número de especies posibles 111

	5.4 La dispersión	118
	5.5 Las extinciones	133
	5.6 Las islas	144
<b>Capítulo 6</b>	<b>El panorama biogeográfico</b>	165
	6.1 Algunos grupos sistemáticos	165
	6.2 Biogeografía humana	191
	6.3 El medio ambiente marino	198
	6.4 Biogeografía de las aguas dulces	200
	6.5 Biodiversidad en las aguas dulces	204
	6.6 Modelos de distribución	209
<b>Capítulo 7</b>	<b>La vida en el tiempo y el espacio</b>	217
	7.1 Elementos de historia de la Tierra	218
<b>Capítulo 8</b>	<b>Biogeografía histórica</b>	241
	8.1 La biogeografía histórica hoy	241
	8.2 Biogeografía evolucionista	242
	8.3 Biogeografía filogenetista	257
	8.4 Biogeografía vicariancista	261
	8.5 Panbiogeografía	270
	8.6 Biogeografía feneticista	274
<b>Capítulo 9</b>	<b>Hacia una síntesis de conceptos y métodos</b>	277
	9.1 Una vez más, vicarianza y dispersión	278
	9.2 El centro de origen	278
	9.3 Trazos generalizados <i>versus</i> patrones de distribución	279
	9.4 Forma y espacio ¿o espacio y forma?	280
	<b>Apéndice metodológico</b>	285
	A.1 Algunos elementos metodológicos	285
	<b>Epílogo</b>	297
	<b>Glosario</b>	299
	<b>Bibliografía</b>	309
	<b>Notas del revisor técnico</b>	329
	<b>Bibliografía citada por el revisor técnico</b>	333
	<b>Índice analítico</b>	333

## Introducción

### Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución

En la literatura reciente se encuentran muchas definiciones de biogeografía y de sus ciencias hermanas, zoogeografía y fitogeografía. Algunas son sumamente concisas y poco informativas; otras, más proliferas, resultan a veces demasiado analíticas. En 1969, Udvardy<sup>[533]</sup> afirma que la zoogeografía es el estudio de síntesis de la distribución de los animales sobre la Tierra. Pielou<sup>[416]</sup> resalta la enorme amplitud del sentido de la palabra biogeografía, pero luego se limita a consignar algunos ejemplos de sus diversas ramas sin ofrecer una definición. Margalef<sup>[327]</sup> define la biogeografía como el estudio de los fenómenos biológicos en sus manifestaciones espaciales, mientras Müller<sup>[366]</sup> considera la zoogeografía como “la parte de la biogeografía que estudia las características faunísticas de paisajes y regiones, la evolución y la dinámica actual de las áreas de distribución de los animales y sus relaciones mutuas y con la especie humana”. Udvardy sostiene siempre que la evolución es filogenia cuando se le estudia en el tiempo, y biogeografía si se le considera en términos espaciales. Podríamos multiplicar los ejemplos, pero sólo reforzaríamos la impresión que se desprende de los pocos que acabamos de mencionar: en cada una de las definiciones propuestas existe un contenido imprescindible de subjetividad. Por otra parte, ello no debe sorprender: como subrayaron Myers y Giller en 1988,<sup>[372]</sup> la biogeografía, al rebasar los límites de las áreas científicas clásicas involucra una diversidad de ciencias, por lo cual resulta casi inevitable que autores diferentes le atribuyan un significado también sensiblemente distinto.

No pretendemos que la definición de biogeografía que aquí proponemos tenga valor universal, ni tampoco objetivo —siempre y cuando se admita que pueda haber algo de objetivo en esta clase de problemas—. Al considerar la biogeografía como el estudio de los aspectos espaciales y espacio-temporales de la biodiversidad o, en otras palabras, como la ciencia que estudia la dimensión espacial de la

evolución biológica, quisimos más que nada poner de manifiesto cuál es el concepto de esta ciencia que sirve de premisa a los capítulos centrales y finales de esta obra.

Cabe recordar que, en el sentido más corriente del término, una ciencia es una rama del saber humano, y se caracteriza por estudiar como mínimo un tema, de acuerdo con criterios y metodologías propias aunque no necesariamente exclusivas. Si admiramos *a priori*, como postulado, que la biogeografía es una ciencia, entonces el primer problema que se nos plantea es definirla de manera no ambigua, esto es: indicar claramente cómo se ubica en el marco más general del saber humano.

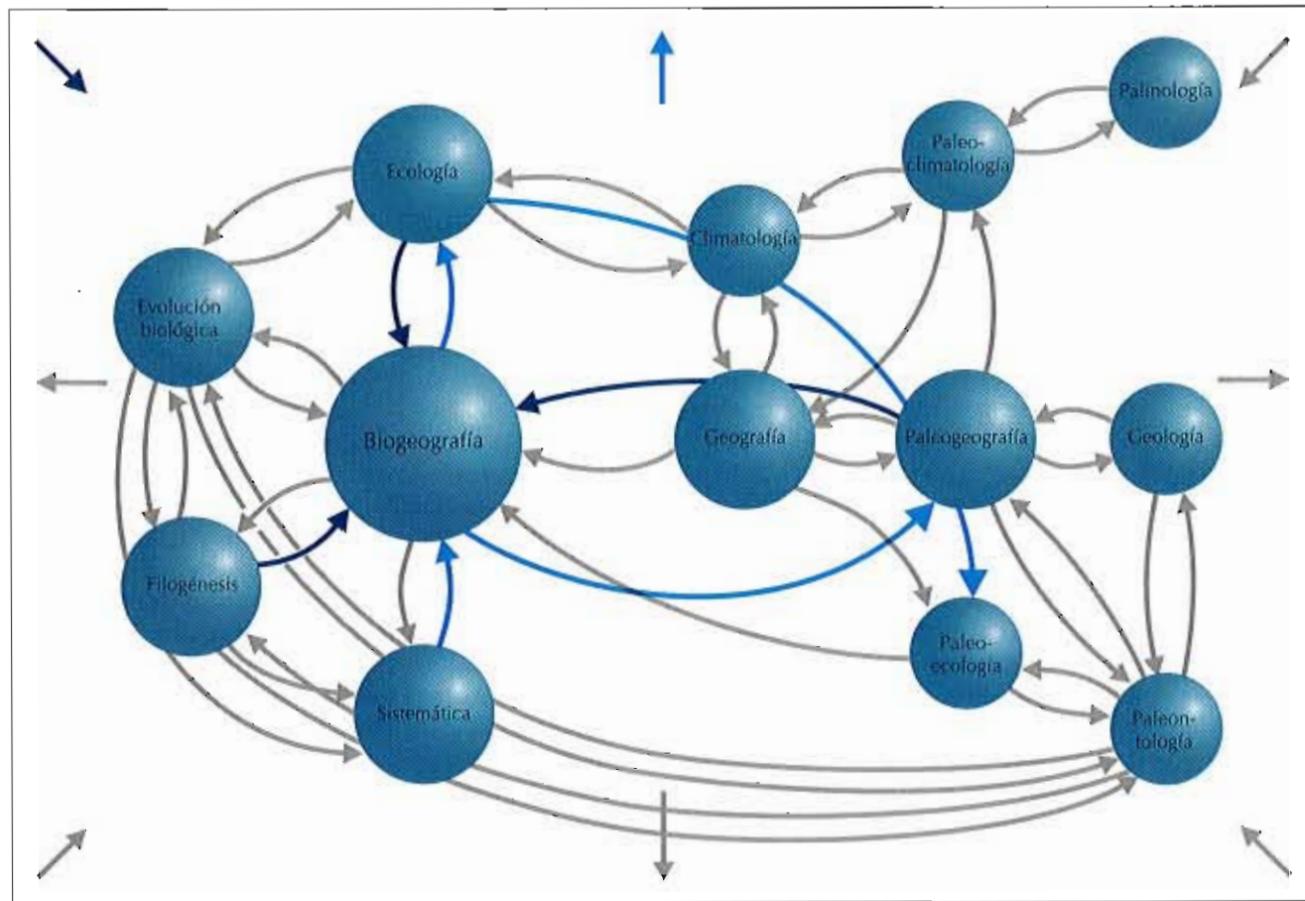
Independientemente de su ubicación en una clasificación hipotética, jerárquica o no, de las disciplinas científicas y hasta de su propio cuerpo teórico y metodológico, podemos definir una ciencia en razón del objetivo o del tema en que se ocupa efectivamente; éste representa, por lo menos en una primera aproximación, un criterio discriminante, al mismo tiempo excluyente e incluyente, que permite localizarla en el marco general del saber científico. *El objeto de estudio de la biogeografía es la distribución espacial de los seres vivos.*

### Objetivos de la biogeografía

El objetivo principal de la biogeografía es la descripción y el análisis, en términos causales, de la distribución de los seres vivos, tanto en su dimensión actual como en el transcurso histórico. Para usar una de las expresiones favoritas de muchos autores contemporáneos, es la síntesis del estudio de “*patterns and processes*”, es decir, patrones y procesos.<sup>[119]</sup>

El elemento básico de toda investigación o estudio biogeográfico es el **área de distribución\*** de los organismos. Las áreas de distribución, reconocidas y figuradas en un mapa, con sus fronteras y su estructura, pueden estudiarse de acuerdo con enfoques diferentes.

El **enfoque sistemático-descriptivo** de la biogeografía utiliza los datos sobre las áreas de distribución con finalidades múltiples. La biogeografía



Relaciones de la biogeografía con otras ciencias biológicas y naturales. Las flechas indican sus aportes, directos o indirectos, a la biogeografía, y viceversa, de acuerdo con

recorridos lógicos separados. Los vectores externos al sistema intentan mostrar su pertenencia a un universo científico más amplio.

regional suele reconocer una serie de categorías (regiones, provincias, etc.) y organizarlas en un esquema jerárquico, intentando así clasificar la superficie de la Tierra según criterios que no difieren sustancialmente de los de la clasificación linneana. La delimitación de las entidades enmarcadas en cada categoría se fundamenta en la comparación entre fronteras de áreas de distribución, que se superponen en número significativo dando lugar a líneas de demarcación entre las mismas entidades. En el proceso de clasificación al que se someten estas entidades se toman en cuenta sus respectivos ocupantes, sean ellos especies, taxones superiores u otros grupos, de manera análoga a como se procede con los caracteres en los procesos de clasificación de organismos.

La **corología\*** hace hincapié en el reconocimiento de categorías (o **corotipos\***) basadas en la coincidencia de áreas de distribución de **taxones\*** o de asociaciones coherentes de seres vivos, y con

frecuencia en parámetros ambientales, principalmente de tipo climático y fisiográfico.

El estudio biogeográfico de un grupo sistemático dado también forma parte de la biogeografía descriptiva. Este tipo de estudio se basa principalmente en la comparación entre las áreas de distribución de los elementos subordinados del taxón que se pretende analizar (por ejemplo, entre las especies que integran un género, si dicho género es el objeto del estudio), tanto entre sí como con las unidades regionales y corológicas que involucran los territorios implicados en el análisis.

El **enfoque causal** de la biogeografía tiene por objeto interpretar los factores que influyen en la distribución geográfica de los seres vivos. A su vez, este tipo de problemática puede enfocarse desde dos perspectivas, la ecológica y la histórica. La perspectiva ecológica, o **sincrónica\***, se basa en la comparación entre las áreas de distribución y los parámetros abióticos (configuración geográfica,

climática, etc.) y bióticos (composición y estructura de las comunidades) que intervienen en el territorio considerado. La perspectiva histórica, o **diacrónica\***, se propone reconstruir los acontecimientos de las distribuciones de los seres vivos en términos de causas remotas, por medio de la comparación entre las áreas de distribución actuales, las relaciones filéticas de sus ocupantes y la historia evolutiva, en sentido geográfico, geológico y climático, de los territorios implicados.

Para decirlo con palabras de Patterson,<sup>[407]</sup> podemos sostener, en síntesis, que el objetivo de la biogeografía tiene dos caras, que sin embargo están profundamente integradas: utilizar las distribuciones de los seres vivos para reconstruir la historia de la Tierra y, al mismo tiempo, interpretar las distribuciones aplicando las teorías de la historia de la Tierra y de la evolución orgánica.

De este modo, los distintos enfoques que caracterizan las diferentes ramas de la biogeografía no han de ser considerados como alternativas contrarias e irreconciliables, y más bien representarían unas aproximaciones subsecuentes a un mismo orden de problemas, cuya solución puede desprenderse solamente de la elucidación recíproca y de la integración de los resultados que se logren con criterios y metodologías diferentes.

### La biogeografía en el contexto de las ciencias de la vida y de la Tierra

En los párrafos anteriores nos hemos referido, en forma sucinta y muy preliminar, al objeto de estudio y las finalidades de la biogeografía. Una primera conclusión puede desprenderse de inmediato de las peculiaridades de esta ciencia y de sus relaciones con otras ramas del saber biológico y sobre la naturaleza: la biogeografía es una ciencia de síntesis que utiliza datos, métodos y resultados de ciencias en apariencia tan heterogéneas como la geografía física y la **sistemática filogenética**, la **climatología** y la **ecología de las comunidades**. Por ende, sus relaciones con el campo del saber pueden representarse, de manera esquemática, mediante un complejo retículo tridimensional.

Al mismo tiempo, la biogeografía puede actuar como marco de referencia para muchas de las ciencias a las que hemos aludido, dado que es capaz de integrar sus resultados en un ámbito espacio-temporal que permite alcanzar niveles superiores de interpretación. Por ello, las conexiones entre los nodos (es decir, las ciencias) de la figura con la que representamos las relaciones de la biogeografía son con gran frecuencia dobles y de sentido opuesto.



Tradicionalmente se ha considerado que el comienzo de la biogeografía, por lo menos en el sentido moderno del término, se remonta a la obra de Alfred Russel Wallace (1823-1913). Sin embargo, algunos de los temas que hoy en día son el objeto de la biogeografía están presentes en el pensamiento humano desde sus orígenes.<sup>(1)</sup> Diferentes textos religiosos o mitológicos se refieren explícitamente a eventos ocurridos durante la creación del mundo y al origen de los seres vivos, o solamente a esto último, y circunscriben estos acontecimientos en el espacio y el tiempo. Papaveto *et al.*<sup>[402], [404]</sup> resaltan las implicaciones biogeográficas de la narración bíblica y la comparan con los mitos cosmogónicos egipcios y mesopotámicos; al mismo tiempo, subrayan el hecho de que ideas tales como la existencia de un “centro de origen” de la vida, de un “centro de dispersión” de los seres vivos y finalmente de un “centro de dispersión y diferenciación”, por lo menos para la especie humana, están presentes y son reconocibles en los relatos sobre el Jardín del Edén, el Arca de Noé y la Torre de Babel. En mitos cosmogónicos griegos como el de Urano y Gea, o en un mito hindú como el de Purusa, puede reconocerse el mismo tipo de concepciones.

A la base de todos estos mitos está la idea de que el mundo y los seres vivos tienen un origen definido en el espacio y en el tiempo, es decir, tales creencias se fundan en una visión histórica del mundo. La propia idea de un momento de origen delimitado espacial y temporalmente encuentra su expresión simbólica en la entidad creadora, el dios o el demiurgo, una figura presente en muchas culturas también fuera del Viejo Mundo. Entre los

mitos cosmogónicos del México precolombino podemos mencionar el relato nahua acerca de un dios llamado “dos senderos”, que atroja un huevo hacia el cielo y con ello hace nacer la primera pareja de humanos; alrededor de ellos, el dios crea primero la luz y después el sol, la luna, las estrellas y finalmente las plantas y los animales para que el hombre pueda alimentarse.<sup>[263]</sup> También es interesante la leyenda maya-quiché que forma parte del libro sagrado *Popol Vuh*, según la cual los dioses crearon a los seres vivos y asignaron a cada uno de ellos lo que hoy llamaríamos su papel ecológico.<sup>[447]</sup>

En términos generales, según señala Kerény, uno de los más destacados especialistas conemporáneos en mitología, los mitos se refieren a la fundación del universo, a un punto —y a un momento— de unión entre cada elemento o fenómeno natural y su origen. Desde esta perspectiva, podemos afirmar que la búsqueda de una dimensión temporal y espacialmente definida del mundo y, más, del mundo viviente, forma parte primordial de la cultura humana y condiciona su desarrollo. En la biogeografía todo ello implica que se afirmen ideas, como la del centro de origen y la dispersión en el espacio a través del tiempo, cuya revisión crítica tan sólo comenzaría a darse alrededor de la mitad del siglo xx. Así, aunque podemos coincidir con las ideas de Papavero,<sup>[81] [400]</sup> para quien la tradición religiosa judeocristiana restringió el desarrollo de la biogeografía incluso en fechas recientes, sobre todo en lo que se refiere al concepto de centro de origen, utilizado implícita o explícitamente como un postulado, no resulta absurda la idea de que tales formulaciones estén relacionadas con algunas ca-

racterísticas más generales de la forma de pensar del hombre.

Aunque de manera un poco reduccionista, podemos indicar que en la filosofía griega clásica la obra de Aristóteles (384-322 a.C.) marca un cambio radical en el pensamiento humano en cuanto al modo de pensar la naturaleza, pues separa la esfera del mito de la racionalidad y de la ciencia. En la correlación aristotélica entre los diferentes seres vivos y las características de sus respectivos "lugares naturales" estarían involucradas ya las ideas básicas de la ecología o, acaso mejor, de la ecogeografía.<sup>[402]</sup> Este concepto, al igual que otros tópicos del pensamiento de Aristóteles, se retomó siglos después en obras como la monumental *Naturalis Historia*, de Plinio el Viejo (23-79 d.C.), donde el autor no sólo dedica un amplio espacio a la descripción de las especies sino también a su distribución geográfica y a las características de los lugares donde se hallan.

El triunfo del cristianismo y la influencia del pensamiento religioso, con su afán de ortodoxia en el campo científico, atenuaron mucho y a menudo acabó con esa laicidad de la ciencia que se había originado en el mundo griego clásico y se había mantenido en la época romana. Es en este clima cultural donde se inserta la obra de san Agustín (354-430), quien en algunos pasajes de las *Confesiones* examina también problemas que atañen a nuestra ciencia. Por motivos de orden estrictamente teológico, Agustín interpreta literalmente el relato bíblico del diluvio universal y afirma que todas las especies animales, presentes *ab aeternitate* por lo menos en las intenciones del creador, encontraron amparo en el Arca de Noé y desde allí se dispersaron para colonizar el mundo entero. Sin embargo, en *De Civitate Dei*, otra de sus obras, Agustín plantea el problema de cómo ocurrió la repoblación de las islas más alejadas de tierra firme. La solución que propone es que el traslado fue realizado por el hombre o por algunos ángeles elegidos expresamente. Dejando de lado ciertas diferencias obvias, lo anterior no se aparta mucho conceptualmente de algunas de las posiciones más radicales del **dispersalismo\*** moderno. Por otra parte, cabe recordar que, algo más tarde, posiblemente en el siglo VII, el desconocido autor de las *Categoriae decem* (Seudo-Agustín) señala que la presencia de animales silvestres en Irlanda se explica por las antiguas, y hoy desaparecidas, conexiones terrestres con el continente, adelantándose con ello a los fundamentos de la teoría de los puentes intercontinentales, que tuvo gran éxito en la biogeografía

antes de que se aceptaran las hipótesis de la geología movi lista.

En el periodo siguiente, como sabemos, el desarrollo del conocimiento y la conservación de los textos clásicos se debieron en gran parte a la cultura islámica o islamizada. En lo que se refiere a la biogeografía, cabe mencionar la obra de Abū al-Rayhan Mohammed ben Ahmad al-Biruni (937-ca. 1050) —que intercambió correspondencia con Avicena (Abū 'Alī al-Husayn ibn Sinā, 980-1037) y posiblemente fue receptor de las ideas transformistas de otros sabios musulmanes de la época—, donde se afirma que las especies tienden a extender su distribución y a ocupar la mayor área posible.

El flujo masivo de obras clásicas, que traducidas y comentadas por pensadores islámicos y hebreos llegaron a Europa a partir de las primeras cruzadas, desencadena una verdadera revolución cultural en cuyo marco vuelven a surgir en el pensamiento occidental problemas como los referentes a la cosmogonía. En los escritos de santo Tomás de Aquino (1225-1274), y sobre todo en la *Summa contra gentiles*, resulta patente el intento de realizar una síntesis entre el relato bíblico y una parte importante de las ideas naturalistas de Aristóteles. En lo referente a los temas que nos ocupan, destaca el hecho de que el doctor de Aquino defendió la naturaleza física del paraíso terrestre, "centro de origen" de los seres vivos, que considera un lugar de clima templado separado del resto del mundo por diferentes barreras geográficas y, al mismo tiempo, habla de un fenómeno de "dispersión secundaria" desde el Monte Atarat una vez concluidos los efectos del diluvio universal.

Los descubrimientos geográficos de los siglos XV y XVI plantean a la ciencia del Renacimiento una serie de interrogantes de gran trascendencia. Entre ellos destaca el de los orígenes del poblamiento de América. El jesuita J. de Acosta analiza en 1590<sup>[5]</sup> diferentes hipótesis en detalle. Aunque sin enfrentarse con los dogmas de la fe, alega que el continente americano estaría en alguna parte conectado con el Viejo Mundo, o por lo menos muy próximo a él. Basado sólo en razonamientos, afirma que América se pobló como consecuencia de un proceso que hoy en día describiríamos con la expresión "**centro de origen-dispersión**". Acosta, a diferencia de lo que hacen muchos de sus contemporáneos, no recurre a explicaciones fantásticas basadas en interpretaciones *ad hoc*, tales como la de la Atlántida de abolengo platónico. Similitudes y diferencias entre la estructura y distribución de los animales del Viejo y del Nuevo Mundo llevan al

padre Acosta a recalcar que las peculiaridades de los organismos americanos no pueden imputarse al azar, sino que más bien resultan de un proceso causal de tipo histórico. Poco después, sir Walter Raleigh (*History of the World*, 1614) escribiría que algunas especies del Viejo Mundo, que habrían llegado al continente americano durante su proceso de dispersión, se transformarían paulatinamente bajo nuevas condiciones climáticas en las que hoy podemos observar.<sup>[401]</sup>

Quizá las ideas más heterodoxas hayan sido las de Isaac de La Peyrière (1594-1676), quien en su *Systema theologicum de preadamitarum hypotesi* (1655), además de poner en duda la dimensión universal del diluvio bíblico y sostener que las especies son autóctonas de las regiones donde se hallan, llegó a poner en tela de juicio la paternidad universal de Adán, al adjudicar mayor antigüedad a los chinos que a los judíos. Con ello arriesgó seriamente su propia vida, pues había nacido hugonote.

Al incrementarse el conocimiento de las faunas y floras extraeuropeas surgieron nuevos problemas en el ámbito conceptual. Entre éstos destaca especialmente el de las distribuciones separadas, es decir, la presencia de las mismas especies en lugares distintos muy alejados entre sí. La solución más simple en apariencia, pero que alimentó largas polémicas hasta nuestro siglo, postula actos de creación independientes para una misma especie, en cada uno de los lugares donde se encuentra (véase, por ejemplo, J.G. Gmelin, *Flora Sibirica*, 1747).

Para justificar el supuesto proceso de dispersión de plantas y animales a partir de un centro de origen único, Linneo (1707-1778) recurre una vez más al jardín del Edén, única tierra emergida primordial, que estaría ubicada cerca del Ecuador pero sería tan compleja y variada como para albergar todo tipo de climas (*Philosophia Botanica*, 1751). Igual de conformista fue J. Pitton de Tournefort

(1656-1708), quien consideró el Monte Ararat como centro de dispersión de los seres vivos, basándose tanto en el relato del diluvio como en observaciones personales, que sin embargo estaban deformadas por evidentes prejuicios. La idea de "zoología geográfica" se menciona por primera vez en 1777 en el título de un libro, cuando E.A.G. Zimmermann publicó su *Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens*.<sup>[598]</sup>

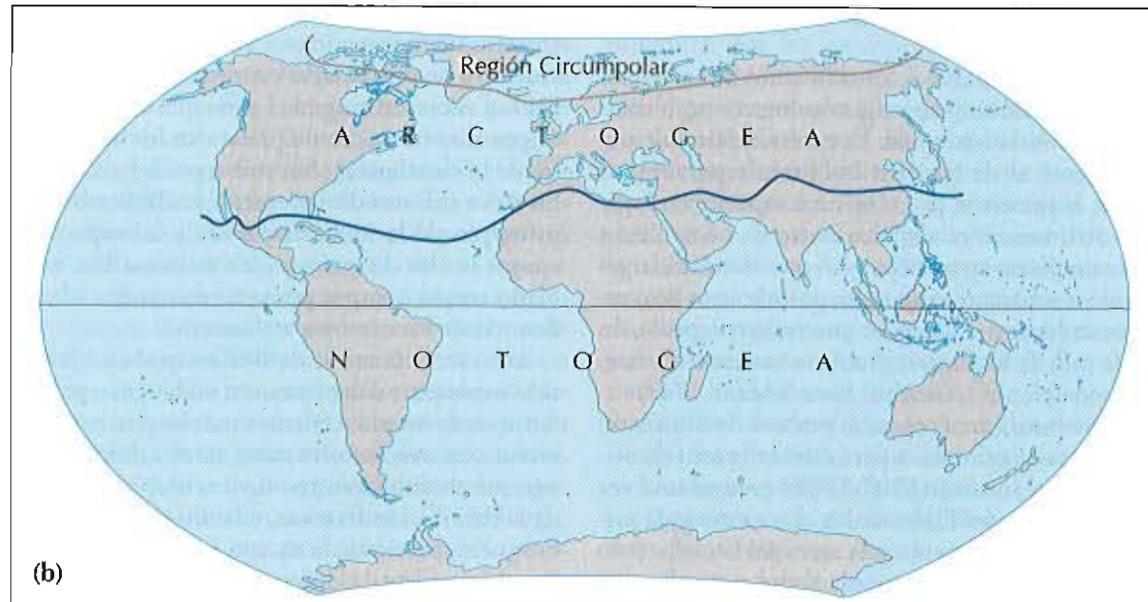
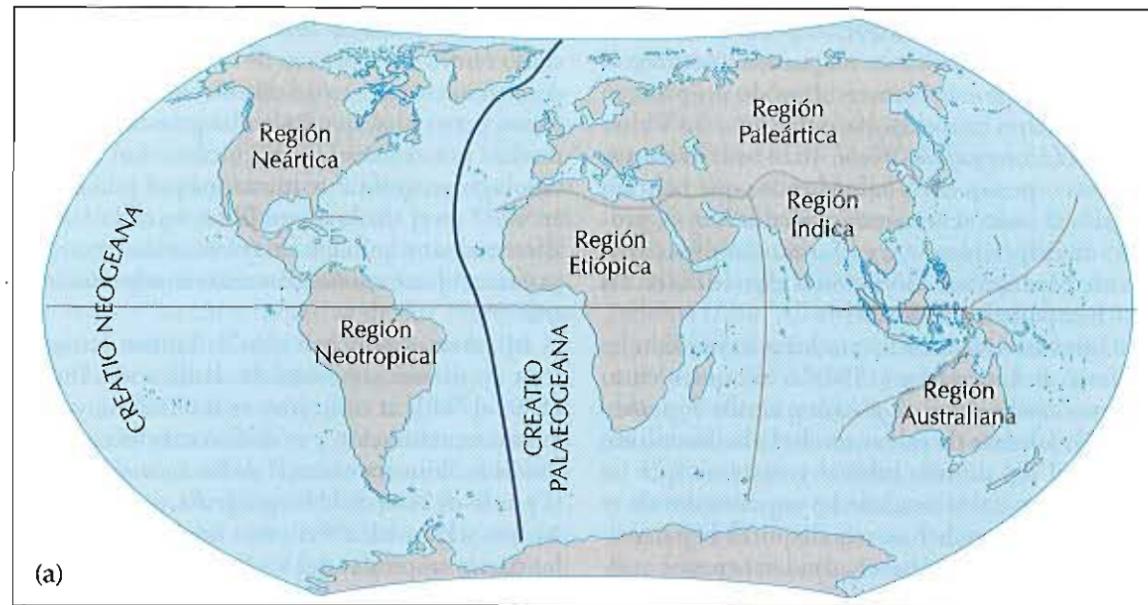
Mientras el principal afán de Linneo fue construir un sistema coherente de clasificación, Buffon (1707-1788), al contrario, se interesó muy poco en la sistematización y se dedicó más bien al estudio de la "historia natural" de los animales. Desde el punto de vista de la biogeografía, según resaltan Nelson y Platnick,<sup>[383]</sup> el autor francés subraya que las tierras tropicales del Viejo y el Nuevo Mundo no comparten ninguna especie de mamíferos (*Histoire Naturelle*, t. 9, 1761). Si bien es cierto que lo anterior fue retomado por varios zoólogos (y botánicos) a finales del siglo XVIII y comienzos del XIX, Buffon nunca impugnó el principio de centro de origen-dispersión, como pretenden los biogeógrafos de la **vicarianza\***. Sin embargo, fiel a su visión histórica del mundo viviente, sí trató de rebatir el principio de la inmutabilidad de las especies y apoyar la idea de que sus características han cambiado con el tiempo, por estar sometidas a la influencia de los cambios ambientales.

Los razonamientos de Buffon quizá no hayan sido totalmente coherentes; sin embargo, representan uno de los antecedentes más importantes del evolucionismo. Por otra parte, resulta difícil imaginar que el evolucionismo tuviera aceptación antes de la Revolución francesa, cuando el triunfo de la burguesía barrió de la escena política y social de Europa occidental el inmovilismo clasista del *ancien régime*, abriendo además el camino a las ideas de Lamarck y más tarde de Darwin y Wallace.

## 1.2 La biogeografía predarwiniana

Mucho se ha escrito sobre las obras de quienes fueron los primeros biogeógrafos auténticos, principalmente Alexander von Humboldt (*Ansichten der Natur*, 1808; *De distributio geographica plantarum*, 1817) y A.L.P.P. de Candolle (*Géographie botanique raisonnée*, 1855). Sin embargo, no es ocioso subrayar que, a pesar de las diferencias entre los respectivos enfoques, la exigencia fundamental a la que esos autores intentaron responder

es la misma que había impulsado a Linneo a llevar a cabo toda su labor científica, es decir, la necesidad de establecer un orden, un sistema de clasificación riguroso. En el sistema de Linneo se clasificaban plantas y animales en función de semejanzas de caracteres morfológicos. En los sistemas de los primeros biogeógrafos, las áreas geográficas se clasificaban según las semejanzas de sus características botánicas y zoológicas. En otras palabras,



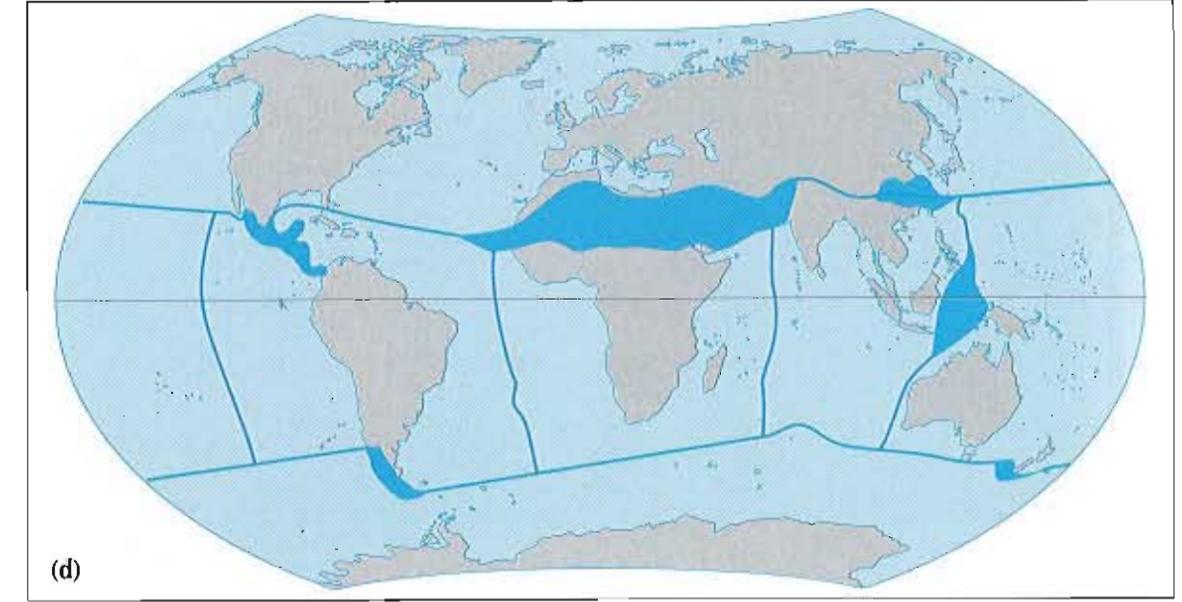
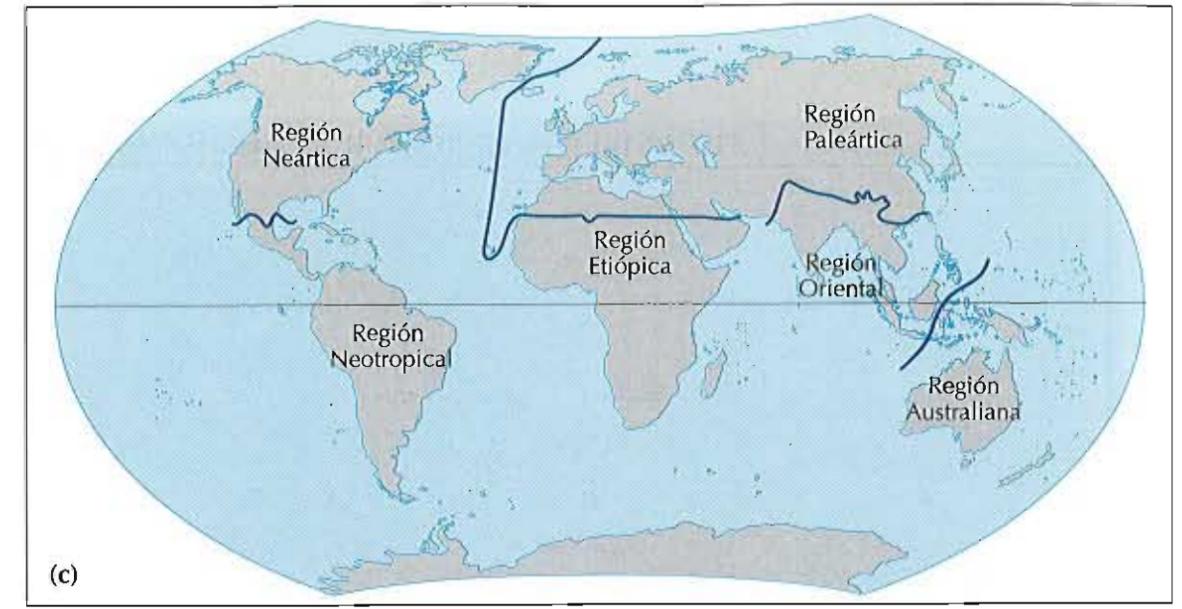
1.1 Regionalización zoogeográfica de las tierras firmes, según la propuesta de Sclater (a) y Huxley (b). Nótese que, para Sclater, la subdivisión principal está

orientado de acuerdo con las meridianos, y para Huxley, con los paralelos, quien además admite una región circumpolar.

los primeros biogeógrafos pretendían establecer categorías biogeográficas de tipo sistemático, más que analizar los procesos causales que estarían en la raíz de la existencia y configuración de tales categorías. Así, la biogeografía descriptiva moderna nace con la delimitación de reinos y **regiones zoogeográficas** y **fitogeográficas**, subregiones y provincias que hasta hoy ocupan un lugar relevante en los tratados de biogeografía.

Entre los primeros intentos de regionalización de la biosfera, se cuentan el de De Candolle, que acabamos de mencionar, y los de Woodward (1851-56)<sup>[588]</sup> y Sclater (1858).<sup>[476]</sup>

De Candolle establece cierto número de regiones fitogeográficas a partir de áreas de distribución coincidentes, y las organiza en un sistema jerárquico basado en el análisis de semejanzas y diferencias entre las áreas delimitadas. Woodward

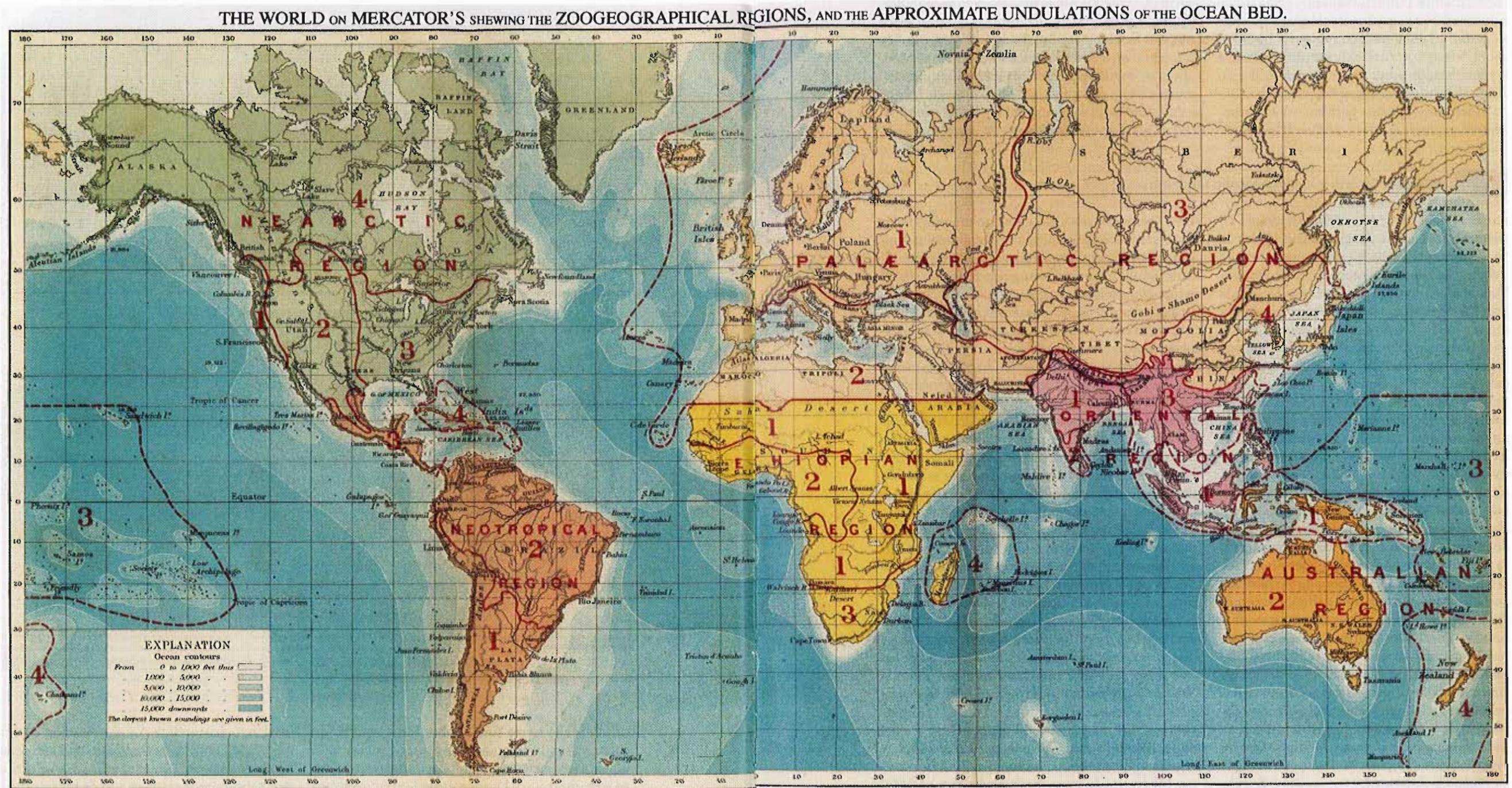


La regionalización zoogeográfica de las tierras firmes según Wallace (c) y Müller (d). Los áreas en color en el

mapa de Müller corresponden a Zonas de Transición.

subdivide la tierra firme sobre todo a partir de su fauna malacológica (es interesante notar aquí el uso frecuente —aunque no siempre correcto ni coherente— del **endemismo\*** como atributo para la discriminación de áreas). Sclater trabaja principalmente con la distribución de las aves (y menos con la de mamíferos), y usa como criterio discriminante la presencia de grupos de alto nivel taxonómico que sean exclusivos de cada área; utiliza el procedimiento de subdivisión lógica de

abolengo aristotélico. La clasificación de Sclater (fig. 1.1a) implica la *creatio* como categoría máxima —análoga a la categoría “Reino” utilizada por Linneo en la clasificación de los seres vivos— que queda representada por las *creationes* Paleogeana y Neogeana. Estas corresponden *grosso modo* a las principales masas continentales. La *Creatio Palaeogeana* comprende para Sclater cuatro regiones: Paleártica, Etiópica, Índica y Australiana.



1.2 Regiones Zoogeográficas (trazadas por A.R. Wallace en 1876).

Lo que acabamos de resumir, sin embargo, no significa que el debate teórico se haya apagado entre finales del siglo XVIII y la primera mitad del XIX, es decir entre Buffon, Wallace y Darwin, en favor de un enfoque meramente clasificatorio en la biogeografía. El gran geólogo inglés D. Lyell,<sup>[320]</sup> cuya obra *Principles of Geology* acompañó a Darwin en su peregrinación a bordo del bergantín *Beagle*, empleó gran cantidad de ejemplos y consideraciones de orden biogeográfico para apoyar sus interpretaciones geológicas. Ya en 1830 afirmaba que

### 1.3 Wallace, Darwin y la biogeografía moderna

La teoría de Darwin se basa antes que nada en una bien meditada recopilación de datos sobre la distribución geográfica de los seres vivos. No cabe duda de que las ideas biogeográficas de Darwin han dominado durante un siglo la historia de la biogeografía, ni de que, a pesar de la revisión crítica que empezó en la década de 1960, siguen todavía siendo el marco de sectores considerables de nuestra ciencia. En su obra más conocida, *El origen de las especies*, de 1859,<sup>[149]</sup> Darwin hace hincapié en el hecho comprobado de que tanto animales como plantas son distintos en las diferentes áreas de la Tierra; sin embargo, a diferencia de Buffon, sostiene que la semejanza o la diferencia entre esos organismos no puede explicarse sólo en función del clima u otras condiciones físicas. A partir de una serie de consideraciones tanto empíricas como teóricas, Darwin infiere que la distribución geográfica de una especie, sea cual sea su configuración, resulta de un proceso de dispersión acaecido a partir de un dado “centro singular de supuesta creación” único. La misma concepción, coherente con el enfoque teórico general del evolucionismo darwiniano, se aplica a los grupos supraespecíficos, al considerarse que las especies afines, aunque se encuentren separadas en el espacio, proceden de un área única, lugar de origen de su ancestro común.

Todo lo anterior implica una teoría complementaria, la de la migración, que Darwin sintetiza cuando sostiene que cada especie se produjo en un área única y migró posteriormente de acuerdo con su poder de dispersión y sus “medios de subsistencia”. La influencia de Lyell es patente; sin embargo, la prioridad de la idea corresponde quizás a ¡Al-Biruni!

Darwin dedica muchas páginas al análisis de los medios de dispersión de los organismos, ampliando y corrigiendo el texto en las diferentes ediciones

para cada especie existe un solo centro de origen, al que llama **birth-place** (lugar de nacimiento) e interpretara como “centro singular de creación”, a partir del cual los organismos se han venido desplazando gracias a sus medios de dispersión y por motivos de cambios climáticos o geográficos. Los razonamientos en los que Lyell respalda sus hipótesis, así como los ejemplos de cambios climáticos con los que justifica las migraciones de las que habla, son un precedente de lo que Darwin escribiría años después sobre el mismo tema.

de su obra. No pasa por alto que muchos de los acontecimientos que propone son altamente improbables; sin embargo, opina que puedan verificarse en un tiempo suficientemente extenso, como serían 200 millones de años, la edad que él atribuye a la vida en la Tierra. Resalta el papel que desempeñan los cambios climáticos al promover el desplazamiento de los organismos en direcciones determinadas. Más en detalle, hace hincapié en las glaciaciones del Cuaternario para justificar tanto las relaciones entre especies del sur y del norte en los diferentes continentes, como las que se dan entre especies con diferente **distribución altitudinal**. La diversificación *in situ* de las poblaciones que migraron sería efecto de la selección natural, así como de las barreras naturales que se oponen a flujos migratorios posteriores.

Como es bien sabido, A.R. Wallace formuló una teoría de la evolución orgánica por selección natural al mismo tiempo que el propio Darwin y, por lo menos en las primeras etapas, de manera independiente. Pero mientras los intereses de Darwin siempre estuvieron dirigidos hacia el fenómeno evolutivo y la biogeografía oficiaba en su trabajo más bien como respaldo para las hipótesis sobre los mecanismos de la evolución, en el enfoque de Wallace la relación era la inversa: las hipótesis evolutivas respaldaban e integraban las interpretaciones biogeográficas. El aspecto hoy mejor conocido de la obra de Wallace es su sistema de regiones y provincias, que con pocas modificaciones fue retomado entre otros por Huxley en 1869 (fig. 1.1b) y que en líneas generales se sigue aceptando hasta hoy. Igualmente popular es su interpretación biogeográfica del sistema Malasia-Indonesia-Australia, de la que se ha desprendido el concepto de **Zona de Transición\***. No podemos pasar por alto que Wallace fue un científico renova-

do, dotado de una capacidad especial para construir modelos de *procesos* históricos que pudieran explicar *modelos* espaciales y para analizar la posible dinámica de las relaciones y variaciones de tales procesos y modelos a lo largo del tiempo. Además, supo desglosar la diferencia sutil y, al mismo tiempo, la relación que hay entre las reconstrucciones de la historia de las **biotas\*** o, mejor dicho, de su fracción animal, y los aspectos espaciales de la **filogenia\***. En otras palabras, entre la *zoological geography* y la *geographical zoology*.<sup>[505]</sup> Ya en 1855, Wallace resalta que existen relaciones estrictas entre la geografía, la ecología y la evolución, al mismo tiempo que afirma, como una *ley*, que cada especie llegó a existir en coincidencia espacial y temporal con otra especie preexistente, con la que la ligan relaciones de estrecha afinidad.

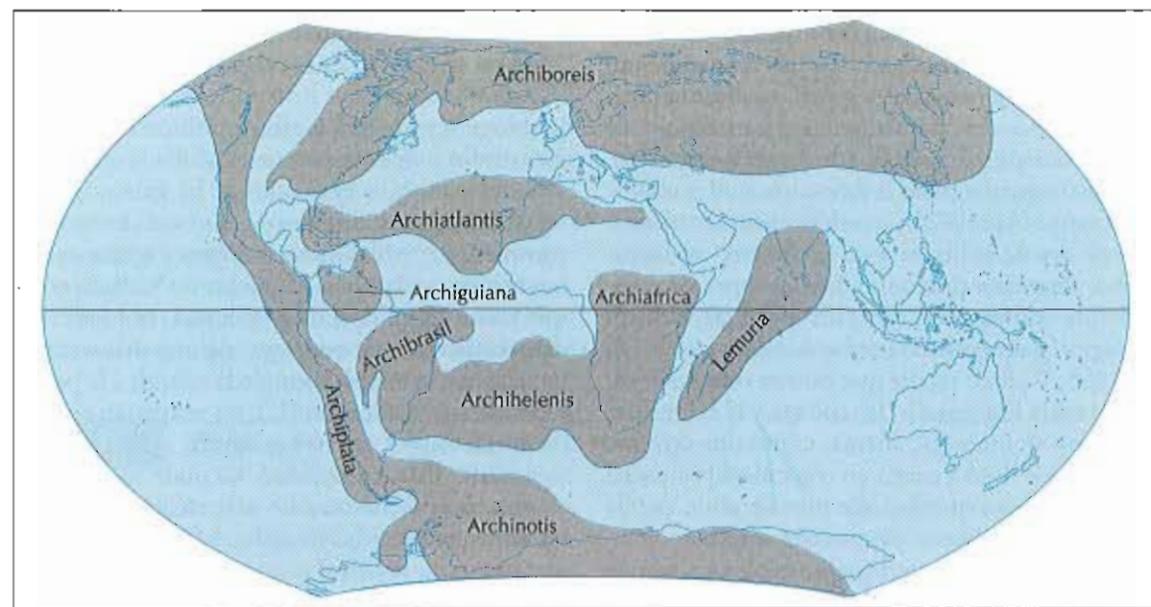
Del método de investigación biogeográfica de Wallace, que apela a una amplia síntesis de datos e interpretaciones filogenéticas, geográficas, geológicas, paleogeográficas, paleontológicas y climatológicas, así como a su profundo conocimiento de la naturaleza del sudeste de Asia, se desprenden sus resultados más brillantes, como la descripción de la línea de frontera biótica que hoy conocemos como “**Línea de Wallace**”. Aunque ahora se prefiere hablar de “**Wallacea**” para nombrar la Zona de Transición entre la Región Oriental y la Australiana, los problemas relacionados con aquella área fueron claramente percibidos por Wallace ya desde 1860.<sup>[552]</sup> En 1876<sup>[553]</sup> Wallace publicó la versión definitiva de su esmerado esquema de clasificación de la biosfera en regiones y provincias (fig. 1.2), que se basa en el de Sclater, pero que sin duda alguna responde a un estudio mucho más profundo. En los años siguientes el autor volvería a discutir los fundamentos teóricos del esquema, subrayando<sup>[555]</sup> que “las regiones zoológicas, por ser al mismo tiempo naturales y útiles en el máximo grado, tienen que estar basadas en una combinación de características esenciales, como se detalla a continuación:

- deberían fundarse en, y acercarse a, las grandes divisiones geográficas de la Tierra, que según cabe suponer permanecieron estables durante largos periodos geológicos;
- deberían ser ricas y variadas en cuanto a *cada uno* de los principales tipos de vida animal;
- deberían caracterizarse por un alto nivel de peculiaridad, revelada tanto por la *presencia* de numerosas especies, géneros y familias particulares, como por la *ausencia* de géneros o familias que

se encuentren abundante y ampliamente distribuidas en algunas de las regiones limítrofes”.

La biogeografía de las islas también fue objeto de estudio y de reflexión para Wallace quien, en 1880,<sup>[554]</sup> combina el estudio de las faunas insulares con el de los diferentes orígenes de las islas continentales y oceánicas, antiguas y recientes. Es interesante resaltar que el enfoque de Wallace, en lo que atañe a este tipo de problemas, se basa en el **dispersalismo\***; sin embargo, algunas de sus interpretaciones, como por ejemplo la referida a la perdiz escocesa *Lagopus scoticus* (L.), no se apartan mucho de los principios de la biogeografía moderna de la vicarianza. Ésta, en realidad, no pudo tomar fuerza sino hasta fechas mucho más recientes, cuando las obras de Hennig, Brundin y Croizat desencadenaron una revisión crítica radical tanto en el campo de la sistemática como en el de la biogeografía. Al mismo tiempo, la teoría de la **tectónica de placas** abriría perspectivas inesperadas para nuevas interpretaciones de síntesis. Sin embargo, la idea de que “la Tierra y la vida evolucionan juntas” tiene raíces más antiguas y la podemos reconocer, por lo menos *in nuce*, ya en el pensamiento de Willdenow (1765-1812), quien explica las distribuciones separadas como el efecto de extinciones masivas provocadas por cataclismos naturales. El concepto del paralelismo evolutivo entre la Tierra y la vida está presente también en los escritos de Humboldt, y se reconoce en las obras de De Candolle y Hooker.<sup>[269]</sup>

De todas formas, de la mitad del siglo XIX a la segunda mitad del XX, la biogeografía queda bajo el dominio absoluto del enfoque de Darwin y Wallace. El paradigma *centro de origen-dispersión*, respaldado también por las ideas del botánico estadounidense Asa Gray (1810-1888) sobre la evolución peripolar y la migración posterior de algunas especies vegetales hacia el este de América del Norte y de Asia, las de Croll (*Climate and Time, in Their Geological Relations*, 1875) y, años después, las de Matthew,<sup>[340]</sup> evoluciona —o degenera— en el llamado **holartismo\***. El holartismo<sup>(6)</sup> explica el poblamiento de los continentes meridionales postulando la existencia de vías de dispersión, a veces largas y tortuosas, muy a menudo improbables, cuyo punto de partida siempre se encuentra en el hemisferio boreal. Entre los pocos autores en desacuerdo con ello cabe recordar al argentino F. Ameghino (1854-1911), quien a partir de estudios paleontológicos, si bien con un enfoque darwiniano, fijó el probable centro de origen y dispersión de la **línea filética** de los homínidos en el sur de América del Sur. En

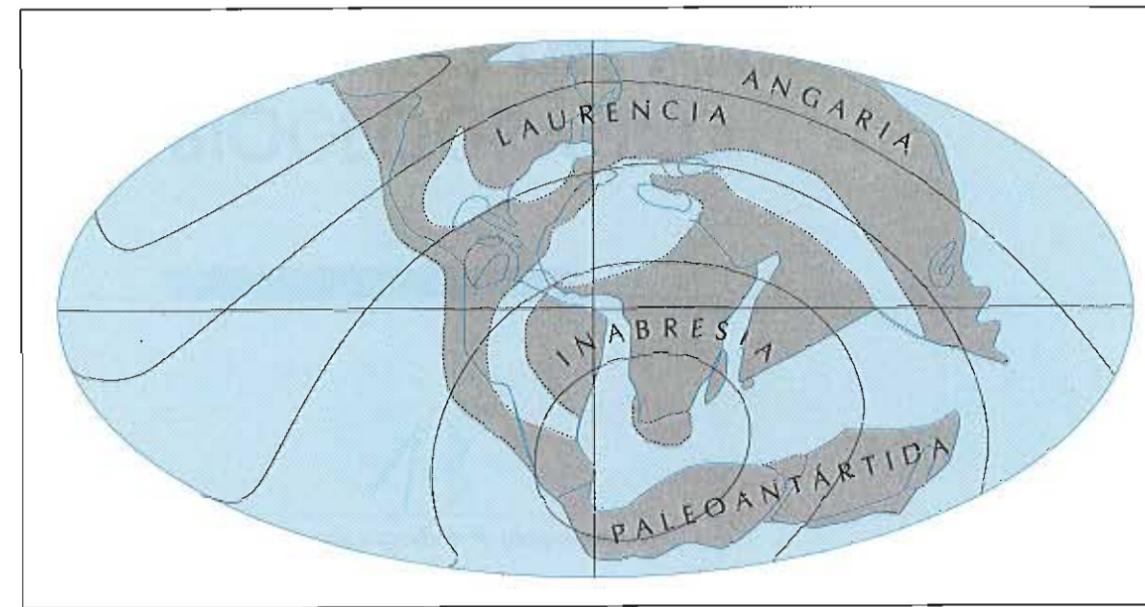


1.3 Puentes intercontinentales durante el Cretácico (interpretación de H. von Ihering).

Italia, prácticamente en la misma época, D. Rosa (1857-1944) formulaba una teoría evolucionista original, conocida como “hologénesis”, que en principio aceptaba la hipótesis lamarckiana de la evolución por causas internas y postulaba al mismo tiempo una rígida —aunque asimétrica— dicotomía del proceso filogenético, adelantando así las ideas de Hennig. En biogeografía, lo anterior llevaba al autor italiano a invertir el principio de centro de origen-dispersión, afirmando (*Ologenesi*, 1918) la condición cosmopolita de las primeras formas de vida y la progresiva localización de las áreas de las especies, paralelamente a su proceso de multiplicación. De todas formas, en la concepción biogeográfica de Rosa encontramos también otros factores causales, sobre todo geológicos, e incluso la dispersión no se rechaza completamente. Sin embargo, su importancia se ve muy reducida si se le compara con la que tiene en el enfoque dispersalista dominante en la literatura biogeográfica de la época. Las ideas de Rosa han sido duramente criticadas; sin embargo, sería injusto pasar por alto la importancia que tuvieron en la elaboración de la teoría de la vicarianza contemporánea.

La crítica más radical al holartismo y, más en general, al paradigma del centro de origen y dispersión, se enmarca en el debate contemporáneo, del cual nos ocuparemos en los siguientes capítulos. Cabe todavía resaltar que el holartismo tuvo el mérito de hacer justicia, si no a todas, al menos a la

mayoría de las hipótesis que habían atiborrado cierta literatura biogeográfica y geológica con supuestos “puentes intercontinentales” (fig. 1.3) más o menos efímeros que, a partir de Von Ihering (*Die Geschichte des Atlantischen Ozeans*, 1927), Scharff (*Distribution and Origin of Life in America*, 1911), y anteriormente del propio Sclater, se habían levantado con gran soltura y habían desaparecido conectando directamente Texas con Marruecos y España, Madagascar con India, el sureste de Asia con América ecuatorial y otras tierras.<sup>[274]</sup> Todo ello encontraba su justificación en las teorías geológicas que preveían la reducción gradual del diámetro de la Tierra. Para gran infortunio de los biogeógrafos, las teorías movilizadas que expuso Alfred Wegener en 1915<sup>[559]</sup> acerca de la “**deriva de los continentes**” (fig. 1.4) fueron rechazadas por los geólogos y, por ende, por la mayoría de los biogeógrafos (quienes durante mucho tiempo hemos sufrido un complejo de inferioridad respecto de los geólogos, del que hasta el día de hoy nos cuesta librarnos). No es inútil recordar que, luego de que en 1942 Jeannel<sup>[274]</sup> utilizara los esquemas de la geología movilizada en biogeografía, uno de los ultrancistas del holartismo, P.J. Darlington, escribió, en 1949, que se trataba de “dogmatic statements with no distinction between facts and opinions”.<sup>[145]</sup> Años después, en 1965, tuvo que admitir que “Evidence [...] has forced me to conclude that southern continents have drifted”,<sup>[147]</sup>



1.4 Configuración de las tierras firmes durante el Cretácico (de A. Wegener).

cuando ya la teoría de la tectónica de placas estaba en pleno auge. No obstante, siguió sosteniendo que los movimientos de los continentes prácticamente no influyen en la historia de la biosfera.

En Europa Oriental las teorías movilizadas han sido aceptadas tan sólo a partir de la última década;

sin embargo, los estudios que se han publicado son de gran interés, puesto que se refieren sobre todo a la biogeografía de Eurasia, una fracción de la superficie de la Tierra importante y de gran relevancia biológica.<sup>[210], [547]</sup>

## 2.1 El concepto de especie y la biogeografía

En todo análisis biogeográfico, cualquiera que sea el enfoque teórico que se adopte y cualquiera que sea el objetivo que se persiga, el elemento fundamental es siempre el área de distribución, y más precisamente, el área de distribución específica. A este respecto, y aunque parezca algo trivial, resulta indispensable subrayar que el conocimiento de la distribución geográfica de las especies involucra el reconocimiento previo de tales especies. Lo anterior no es obvio en absoluto, y hasta hace poco se han dado casos muy interesantes, como por ejemplo el del género *Phylloscopus*, del cual, en un trabajo monográfico de 1974, aparece un registro de 30 especies que ya se reseñaban en otra monografía publicada en 1938. Hoy conocemos sin embargo 38 especies de *Phylloscopus*, es decir, 26 por ciento más. Este incremento se debe al descubrimiento de tan sólo tres poblaciones nuevas con valor de especie, más otras cinco que resultaron de la aplicación de técnicas y criterios taxonómicos novedosos (como el estudio bioacústico y el análisis del ADN mitocondrial) que permitieron encontrar en el marco de poblaciones ya conocidas otras tantas especies crípticas.<sup>[429]</sup> Nótese que el género en cuestión pertenece a uno de los grupos animales mejor conocidos desde el punto de vista sistemático: las aves. En términos generales, y en contraste con la riqueza taxonómica de la biosfera, que se calcula entre 10 y 20 millones de especies (de las cuales ya conocemos casi dos millones), el número de los especialistas, taxónomos y sistemáticos que hoy la estudian no rebasa los 7 000 y, lamentablemente, sufre una reducción prácticamente continua,<sup>[57]</sup> lo cual no resulta muy pro-

metedor para el desarrollo de los conocimientos biogeográficos básicos.

Desde el punto de vista teórico consideramos imprescindible definir el concepto de área de distribución de forma no ambigua ni meramente intuitiva, y sobre todo no arbitraria, desglosando al mismo tiempo las posibles relaciones entre el área de distribución y su ocupante. Lo anterior requiere que se discutan algunos conceptos básicos, tales como especie, especiación y grupo supraespecífico, en un marco claramente biogeográfico.

Si nos quedamos en un nivel puramente intuitivo, el concepto de especie no presenta problemas; sin embargo, su comprensión profunda, y sobre todo su definición explícita, es algo realmente complejo, tanto que sobre el tema se han escrito miles de páginas.<sup>[2], [18], [169], [206], [211], [213], [345], [405], [498], [502], [548]</sup> Aquí sólo examinaremos algunos tópicos que consideramos necesarios para aclarar el concepto de especie que mejor corresponde a las problemáticas de la biogeografía.

Para el biogeógrafo, la especie sólo puede ser una entidad *real*, definida por características intrínsecas. Por lo tanto, un concepto no biológico ni evolutivo, sino *convencional* de especie, como el que propone la **taxonomía fenética**<sup>\*, [508]</sup> no reviste ningún interés en biogeografía, por lo menos desde el punto de vista teórico. De hecho, si la especie es un mero conjunto de objetos cuya coherencia procede solamente de un proceso de clasificación, entonces su área de distribución no es sino un conjunto de puntos en la superficie de la Tierra, desprovisto de cualquier realidad intrínseca.

Cuadro 2.1 EL CONCEPTO DE ESPECIE SEGÚN ALGUNOS AUTORES RECIENTES

DOBZHANSKY, 1935	"La especie representa la etapa de la divergencia evolutiva, en la cual un conjunto de formas, efectiva o potencialmente interfértiles, logra segregarse en dos o más grupos separados, fisiológicamente incapaces de cruzarse."
MAYR, LISLEY, USINGER, 1953	"Las especies son grupos de poblaciones naturales que realmente (o en potencia) se reproducen entre ellos, y que son aislados reproductivamente con respecto a otros grupos análogos."
SIMPSON, 1961	"Una especie evolutiva es un linaje (una secuencia ancestral-descendiente de poblaciones) que se desarrolla separadamente de los demás, que tiene un papel y una tendencia evolutiva unitaria propios."
GHISELIN, 1974	"Las especies son, en la economía de naturaleza, las unidades máximas en las cuales existe competencia reproductiva entre las partes."
WILEY, 1978	"Una especie en evolución es un linaje único de poblaciones en relación ancestro-descendiente, que mantiene su propia identidad con respecto a los demás linajes así definidos, y que tiene tendencia evolutiva y destino histórico propios y específicos."
ELDREDGE, CRACRAFT, 1980	"Una especie es un conjunto definible de individuos que mantienen entre ellas relaciones genealógicas exclusivas de ancestros a descendientes, conjunto que mantiene relaciones genealógico-filéticas con unidades análogas."
NELSON, PLATNICK, 1981	"Las especies son el conjunto mínimo discreto de organismos capaces de autoperpetuarse, que poseen un complejo exclusivo de caracteres."
PATERSON, 1985	"Podemos considerar a la especie como la más extensa población de organismos biparentales que comparten un sistema común de fecundación."
GHISELIN, 1986	"La especie es la máxima población provista de cohesión interna."

Por otra parte, tampoco los conceptos no convencionales de especie están desprovistos de dificultades. Darwin<sup>[149]</sup> —quien por otra parte no creía mucho en la realidad de la especie— la define como "variedad permanente". Más de un siglo después, E. Mayr<sup>[345], [348]</sup> aclara el concepto de especie biológica con las siguientes palabras: "Grupo de poblaciones naturales que, efectiva o potencialmente, se entrecruzan, y que está reproductivamente aislado respecto de otros grupos similares". De ello se desprende el célebre principio de que dos organismos pertenecen a la misma especie si al cruzarse producen una descendencia fértil.

Este concepto biológico de especie —en la literatura existen muchas variantes que difieren entre sí, más que nada por detalles formales—, a pesar de su valor evidente, tiene una importante desventaja para el biogeógrafo: la de ser "adimensio-

nal"; es decir, está separado del contexto espacial y temporal y, por ende, sólo con extrema dificultad puede utilizarse en los análisis de tipo histórico. Para este tipo de enfoque resultaría mejor un concepto de especie que se caracterizara por un matiz evolutivo más marcado, como el propuesto por E.O. Wiley:<sup>[567]</sup> "Linaje de poblaciones que mantiene su propia identidad con respecto a otros linajes similares y que tiene su propia tendencia evolutiva y su propio destino histórico".

De todas formas, ni ésta ni otras definiciones de especie que encontramos en la literatura (véase cuadro 2.1) están desprovistas de dificultades, sobre todo para el biogeógrafo. Por ejemplo, muchas especies de plantas muy afines entre sí, y también en contados casos algunos animales, pueden cruzarse, formar híbridos fértiles y originar nuevas especies de acuerdo con un modelo reticular de evolución.

Además, muchos organismos "inferiores", como las bacterias y los **protistas**, presentan fenómenos muy particulares de sexualidad o bien parecen totalmente desprovistos de sexualidad. Es también problemático hablar de especie en grupos como los **rotíferos** *Bdelloidea*, animales totalmente desprovistos de machos, que se reproducen constantemente por **partenogénesis**. Finalmente, para los virus el concepto de especie resulta enteramente discutible.

Agreguemos a todo lo anterior que la definición darwiniana de especie a la que ya hicimos referencia puede criticarse también, porque postula, implícitamente, el conocimiento del futuro. Y desde el punto de vista lógico, este postulado entra también en la definición de Mayr —quien hace hincapié en el concepto de interfertilidad "potencial" — y hasta en la de Wiley, quien habla de "destino histórico". A raíz de las dificultades mencionadas, algunos biólogos no atribuyen a la palabra "especie" un significado unívoco, equivalente para todos los seres vivos, resaltando más bien el hecho de que el término se refiere a realidades diferentes, según el grupo que se considera. Llegamos así al llamado "enfoque pluralístico" del problema especie.<sup>[472]</sup> Una propuesta original, que ha sido elaborada tras el análisis epistemológico de 25 tipos de conceptos de especie, individúa en el *concepto evolutivo de especie* (ESC: Evolutionary Species Concept), en el sentido de Wiley,<sup>[567]</sup> al único capaz de incluir a todos los demás, que, por otra parte, resultan de utilidad operativa en los distintos campos de la biología. El concepto evolutivo de especie por lo tanto sería jerárquicamente superior (*primario*) con respecto a todos los otros (conceptos *secundarios*) y, por ende, sería especialmente adecuado para el enfoque evolutivo, filogenético y biogeográfico.<sup>[343]</sup>

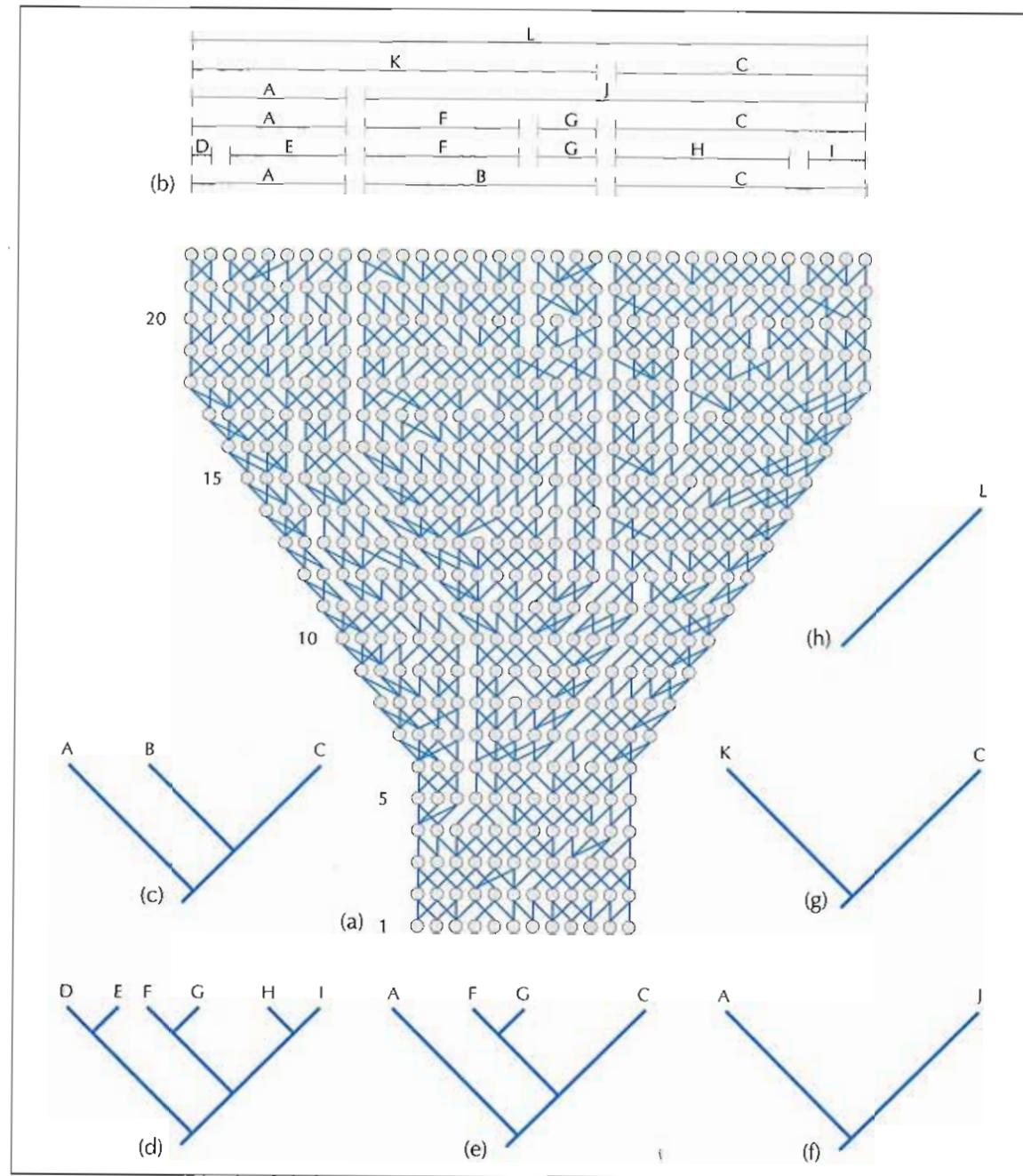
Aclaremos lo dicho con un ejemplo concreto, aunque ficticio. Considérese una población hipotética de 12 individuos (los 12 pequeños círculos de la base de la figura 2.1a), que en la vigésimo segunda generación han producido 36 organismos. Cada individuo procede de dos parientes (dos flechas convergen en cada círculo pequeño) y, a su vez, puede generar entre cero y cuatro hijos. El diagrama evidencia inmediatamente la presencia de dos barreras (geográficas, ecológicas o de cualquier tipo), que separan la descendencia de la población inicial en las subpoblaciones (= ¿especies?) A, B y C, cuyas **relaciones filogenéticas** corresponden al diagrama de la figura 2.1c. Sin embargo, un examen más detallado permite evidenciar que la vigésimo segunda generación está integrada por seis sub-

unidades poblacionales (D, E, F, G, H, I) más o menos aisladas entre sí genéticamente (fig. 2.1d). Si matizamos algo más nuestro análisis, podemos suponer que la divergencia que separa F y G (cuatro generaciones) probablemente no tiene un valor definitivo, puesto que un aislamiento más largo (rama izquierda en la figura 2.1a, entre la undécima y la decimoséptima generación) aparece todavía como reversible. Y hay más. Consideremos la separación más larga, entre las ramas A y B: dos individuos de la decimotercera generación salvan la barrera y se acoplan, interrumpiendo parcialmente un largo aislamiento reproductivo —o si queremos, la ya antigua independencia genética de las dos ramas—. Cabe por lo tanto plantearse la pregunta: ¿es suficiente este hecho para que consideremos a A y B como una rama única (K), contraria a C (fig. 2.1g)? ¿No sería quizá más correcto considerar todas estas situaciones como temporales y, por ende, atribuir todos los individuos de la vigésimo segunda generación a una sola especie (fig. 2.1h)? Es evidente que la respuesta acertada implica el conocimiento del futuro y, ante el complejo retículo de relaciones que esquematizamos en la figura central, cada una de las seis soluciones propuestas (figs. 2.1c-h) es igualmente posible.<sup>[391]</sup> Por otra parte, el problema queda por lo menos parcialmente superado si lo consideramos en una perspectiva cronológica más amplia: las situaciones a las que acabamos de referirnos enmarcan así, en la etapa inicial, un posible proceso de especiación (véase sección 2.2).

A pesar de estas —y otras— dificultades, en un enfoque biogeográfico, al mismo tiempo sincrónico y diacrónico, podemos definir la especie como *un conjunto de poblaciones naturales, cuya unidad procede de su origen monofilético\**. La unidad de tal conjunto se mantiene dentro de límites espaciales y temporales, en cuyo marco las subunidades discretas que en cada momento lo integran (o sea, los individuos) mantienen su cohesión reproductivo-genética interna y la independencia de su pool génico; en consecuencia, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente.<sup>[607]1</sup>

<sup>1</sup> No cabe duda de que el concepto de especie como comunidad de seres que intercambian continua y exclusivamente la información genética no puede aplicarse tal como está a todos los organismos que se reproducen en forma estable por partenogénesis o por multiplicación asexual. Desde el punto de vista metodológico, proponemos que los problemas biogeográficos que involucren tales grupos se enfoquen utilizando como elemento básico las líneas genealógicas homogéneas.





2.1 Una población hipotética de 12 individuos (en la primera generación) produce 36 individuos en la vigésimo segundo generación, formando al mismo tiempo subpo-

blaciones genéticamente más o menos aisladas entre sí (redibujado o portir de R.J. O'Horo).

Este enfoque de especie recoge algunos aspectos tanto del concepto biológico, adimensional, como del concepto evolutivo e histórico. Así, la especie se considera como una entidad individual, de acuerdo con las ideas de Ghiselin.<sup>[212]</sup> De su cohesión interna, y de la unicidad de sus relaciones con el

medio ambiente, se desprende la posibilidad de considerar el área de distribución no sólo como la mera proyección de la especie en el espacio, sino como una entidad real, con todas las consecuencias teóricas y metodológicas que de tal enfoque proceden, y que se estudiarán en el capítulo 3.

## 2.2 La especiación

La **especiación\*** es un fenómeno que se da en un espacio determinado y en un tiempo dado. Por lo tanto, su análisis es objeto de la investigación biogeográfica. Actualmente, se reconocen cuatro modelos principales de especiación: alopátrica, parapátrica, simpátrica (fig. 2.2) y por hibridación.<sup>[20], [83]</sup>

- **Especiación alopátrica** (*allos* = otro, diferente; *patria* = territorio que se ocupa). El área de distribución de una especie puede sufrir una fragmentación en dos subunidades separadas por una **barrera\* geográfica** (evento de vicarianza: fig. 2.3), o bien, una unidad poblacional puede salvar una barrera ya presente, por motivos casuales, y colonizar un nuevo espacio geográfico (evento de **dispersión aleatoria e indigenación**: fig. 2.4). La presencia de la barrera provoca el aislamiento recíproco de las dos poblaciones resultantes, interrumpiendo así el flujo génico transversal. Las posibles diferencias entre la estructura genética de ambas poblaciones, una acumulación diferente de mutaciones y, a menudo, pero no forzosamente, presiones de selección diferentes, terminan diferenciándolas en dos grupos reproductivos independientes y mutuamente incompatibles, o sea, en dos especies diferentes.

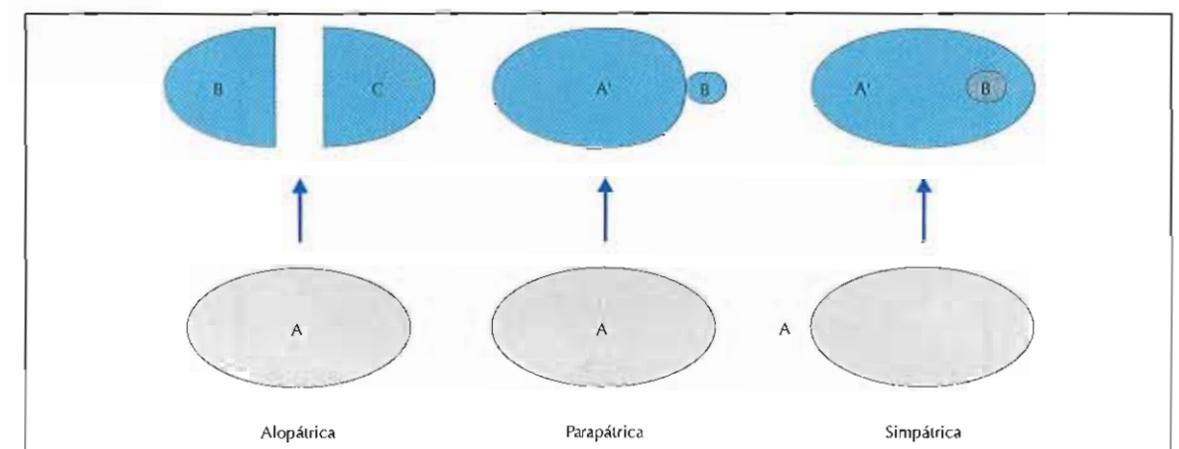
- **Especiación parapátrica** (*pará* = cerca de). Una pequeña población fronteriza (fig. 2.5) no está separada de la población principal por una verdadera barrera; sin embargo, está sometida a una presión de selección muy rigurosa y no homogé-

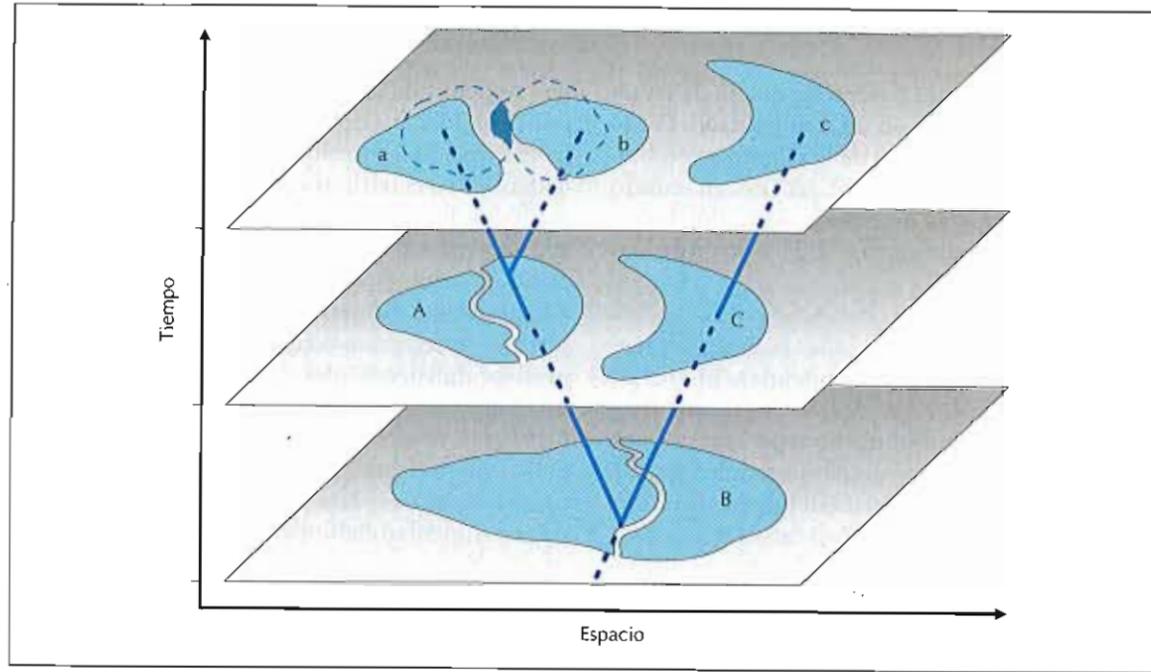
nea respecto de la que actúa sobre la población principal. Esto hace que los híbridos interpopulacionales sufran una selección negativa, particularmente drástica en el territorio ocupado por la población periférica. Esta última, a causa de la eliminación del aporte genético de los híbridos, termina diferenciándose como especie separada.

- **Especiación simpátrica** (*syn* = junto con). En el interior del territorio ocupado por una especie, por motivos independientes de los factores espaciales, un conjunto de individuos adquiere alguna peculiaridad biológica que provoca su separación de la población principal (fig. 2.6). Por ejemplo, algunas orugas de una especie determinada de mariposa que se alimentan habitualmente de las hojas de la planta X, pasan a otra planta huésped, Y. Este cambio trófico puede determinar un aislamiento funcional, no territorial, entre ambos conjuntos poblacionales y desencadenar un proceso de especiación. Tal proceso puede sufrir una aceleración en tanto que las dos especies vegetales no tengan ritmos estacionales totalmente coincidentes: la adaptación del ciclo biológico del insecto al ciclo de la planta huésped, al causar un desfase temporal entre ambas poblaciones, aumenta la velocidad de su divergencia.

- **Especiación por hibridación** (fig. 2.7). En condiciones de **simpatria\***, dos poblaciones pertenecientes a dos especies estrictamente afines pueden acoplarse y producir una descendencia establemente fértil. La población híbrida, manteniéndose en el tiempo, adquiere características propias que

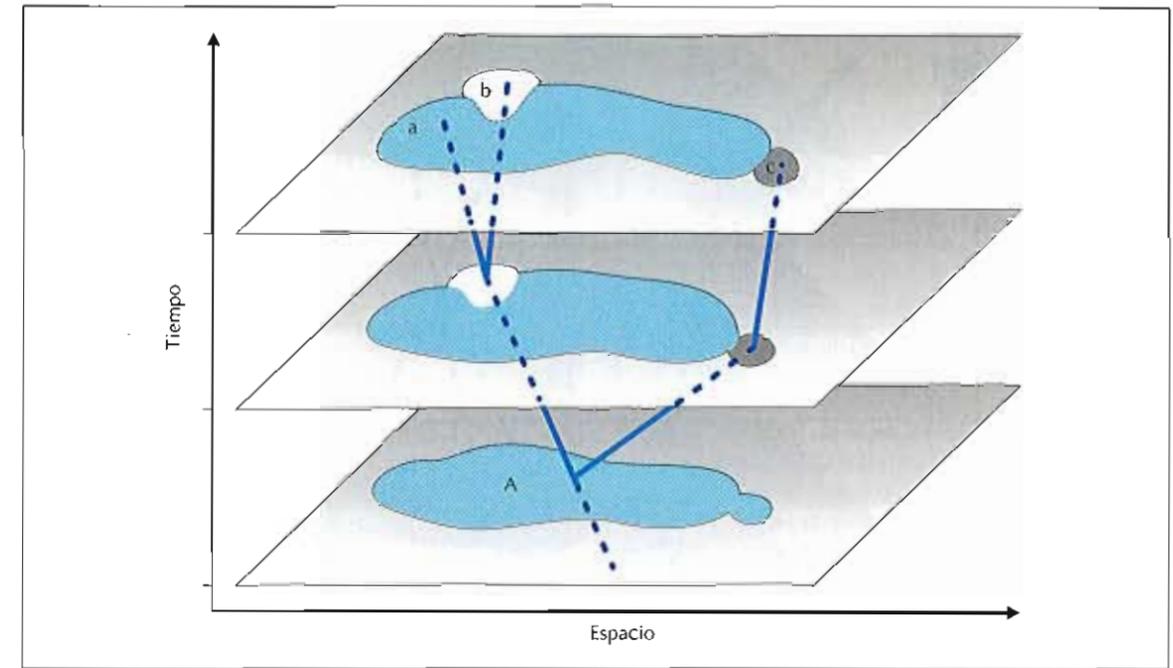
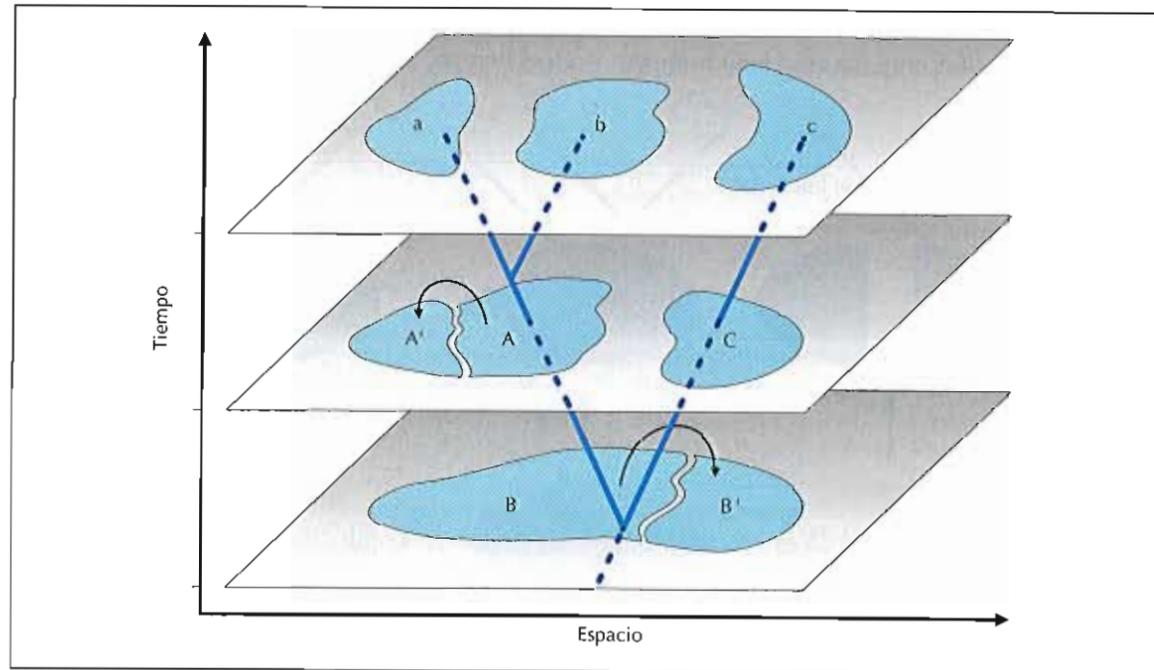
### 2.2 Modelos de especiación (de P. Ax).





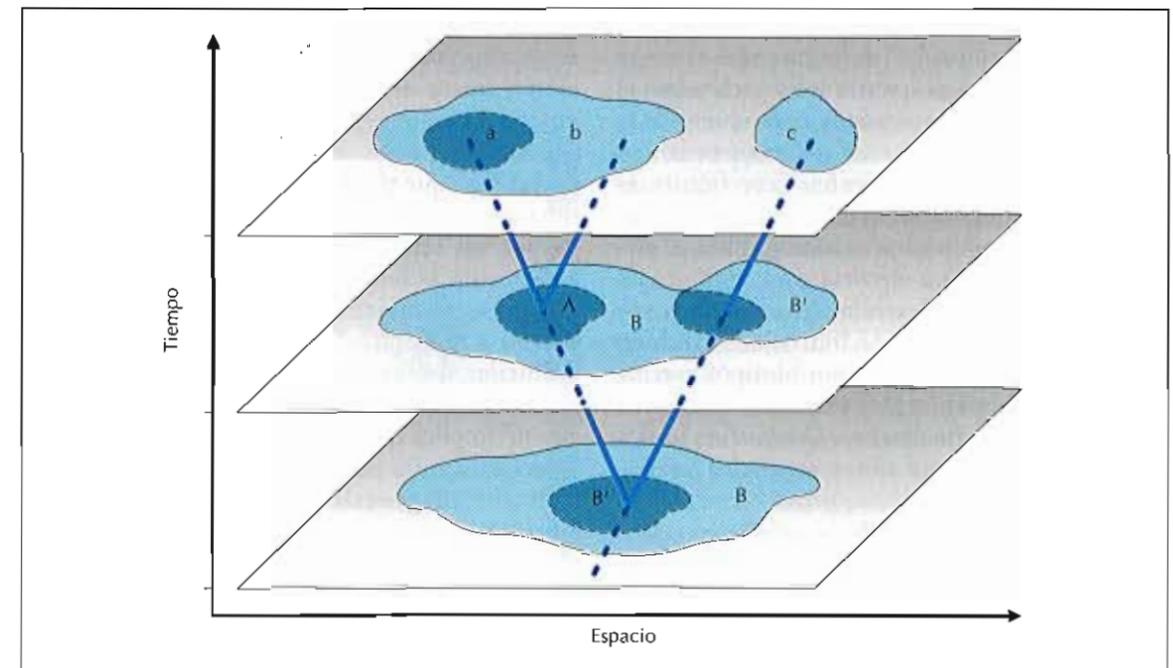
**2.3** Especiación alopatrica por vicarianza. El área de distribución B de la especie ancestral se separa en dos partes debido a la formación de una barrera, desencadenándose así un proceso de especiación. Subsecuentemente, el área A de una de las especies descendientes vuelve a fragmentarse, formándose así las dos especies a y b. Las áreas de distribución pueden modificarse con el tiempo, hasta superponerse y provocar una condición de simpatria secundaria de sus ocupantes.

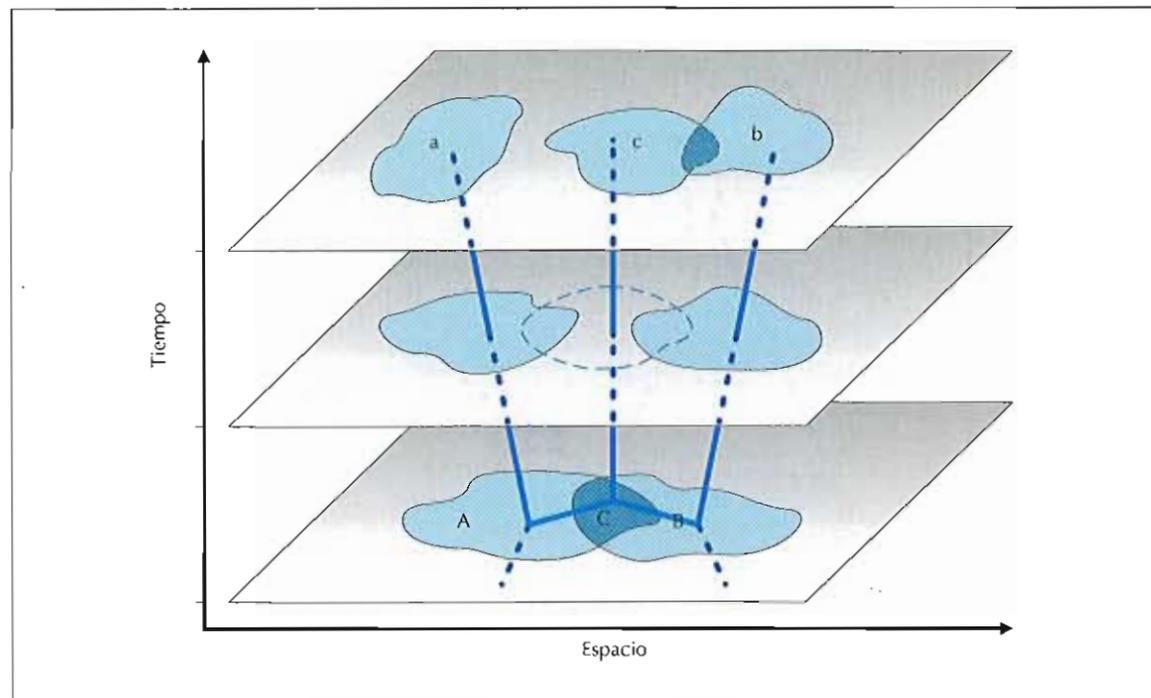
**2.4** Especiación alopatrica por dispersión. Un número de individuos de la especie ancestral, distribuida en el área B, franquea la barrera y coloniza el área B'. Se forman así dos especies alopatricas. De la misma manera se salva la barrera que existe entre A y A', y ocurre una segunda especiación.



**2.5** Especiación parapátrica. Nótese la ausencia de barreras físicas durante todo el proceso, que se desencadena y mantiene únicamente por presiones de selección diferentes.

**2.6** Especiación simpátrica. Una fracción de la especie ancestral se aísla del conjunto principal, sin que ello implique la separación de ambas unidades poblacionales en el espacio físico (B' está totalmente superpuesta a B); también A está superpuesta a B). La evolución subsecuente de las áreas de distribución puede conllevar el mantenimiento de la simpatria (especies a y b), o terminar con una alopatría secundaria (c).





**2.7** Especiación por hibridación. Lo especie c se formo por un proceso de hibridación de las especies "madre" en el área C, en donde sus respectivos distribuciones

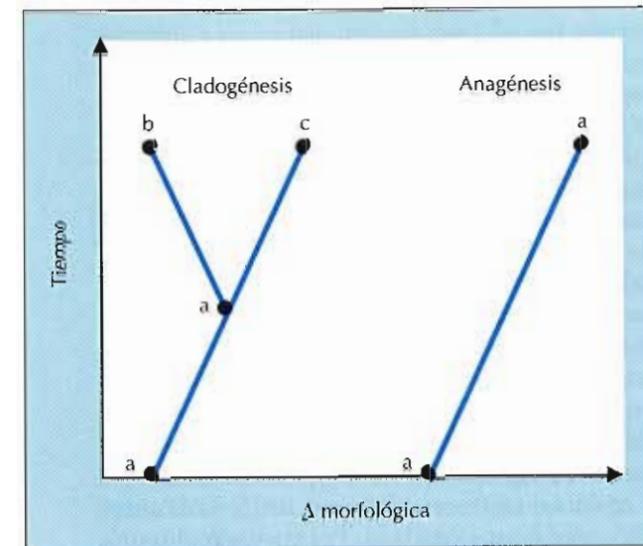
se superponen. Subsecuentemente las áreas de distribución pueden separarse totalmente, o mantener alguna superposición.

la separan de las especies parentales que, mientras tanto, aumentan su nivel de divergencia recíproca con un mecanismo similar al que nos referimos cuando hablamos de la especiación parapátrica. Este modelo de especiación parece ser muy poco frecuente en los animales (en los insectos se conoce para algunos fásquidos; entre los vertebrados, el anfibio europeo *Rana esculenta* es producto de la hibridación entre *R. lessonae* y *R. ridibunda*); en las plantas es mucho más común, y con frecuencia involucra **alopoliploidía**.<sup>\*</sup> A este propósito cabe recordar que algunos botánicos suelen utilizar el término *Convivium* para referirse a un conjunto de individuos interfértiles homogéneos; *Commiscuum* indica un grupo de individuos también interfértiles, pero integrado por biotipos heteromorfos, que están sometidos a selección diferencial en áreas distintas; finalmente, *Comparium* indica un complejo de grupos afines, separados por barreras genéticas, que todavía pueden formar híbridos, aunque estériles.<sup>[116], [141]</sup>

adaptativo (véase, por ejemplo, el modelo de especiación parapátrica); sin embargo, éstas no siempre son *necesarias* para que un evento de especiación se lleve a cabo. Es importante subrayar que el fenómeno de la especiación consiste en la *multiplicación* de las especies, *no* en su modificación a través del tiempo. En otras palabras, la especie *a* mantiene su identidad en el transcurso del tiempo, a pesar de la cantidad de "novedades evolutivas" que pueda acumular (fig. 2.8). Consideramos evidente que una especie queda definida por sus relaciones filogenéticas, no por sus características fenotípicas o genotípicas (es ampliamente reconocido que existen especies polimorfos y politípicas). En distintas etapas de su evolución, una especie puede presentarse en formas incluso muy diferentes entre sí; sin embargo, ello no implica que se les pueda considerar como especies distintas (**especiación filética**<sup>\*</sup> o especiación por **anagénesis**<sup>\*</sup>). Para tales formas<sup>2</sup>

<sup>2</sup> Desde el punto de vista biogeográfico, el problema ha sido estudiado por Zunino y Palestrini.<sup>[607]</sup>

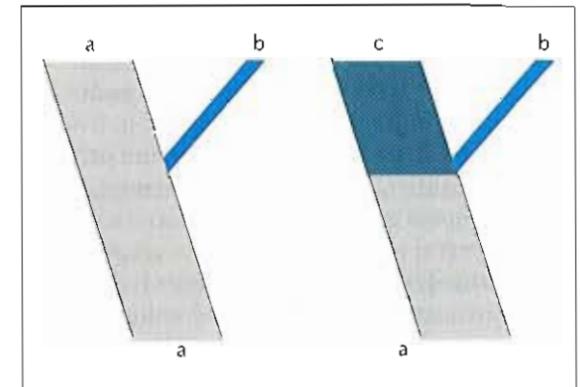
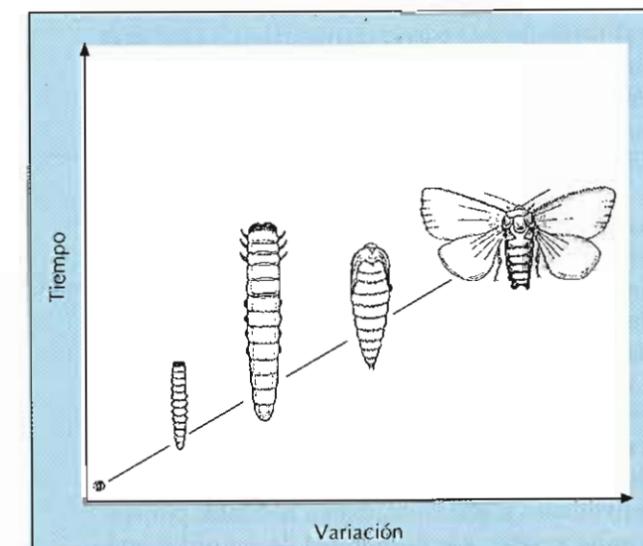
De lo que muy someramente acabamos de referir se desprende, en primer lugar, que la especiación puede tener implicaciones evolutivas en sentido



**2.8** A lo largo del tiempo la especie *a* ha sufrido un proceso de evolución anagenético, acumulando nuevas características. En ausencia de procesos de cladogénesis, los sucesivos estadios de este proceso pueden indicarse como los "eidoforontes" de una misma especie, pero no como especies distintas.

pavero y Llorente Bousquets<sup>[403]</sup> proponen el término **eidoforonte**<sup>\*</sup> (de *eidos* = imagen y *fero* =

**2.9** Los distintos estadios del ciclo vital de un individuo (aquí de un lepidóptero) han sido indicados por W. Hennig con el nombre de "semaforontes". Todos los semaforontes de un mismo individuo mantienen relaciones ontogenéticas exclusivas.



**2.10** Un evento de especiación, por muy asimétrico que sea, produce dos especies nuevas entre sí. El esquema de la izquierda, que presupone la supervivencia de la especie ancestral también después de la separación de *b*, es por lo tanto erróneo.

llevar), análogo a **semaforonte**<sup>\*</sup> (de *sema* = señal), creado por Hennig,<sup>[258]</sup> para las sucesivas fases morfológicas de un mismo individuo (fig. 2.9).

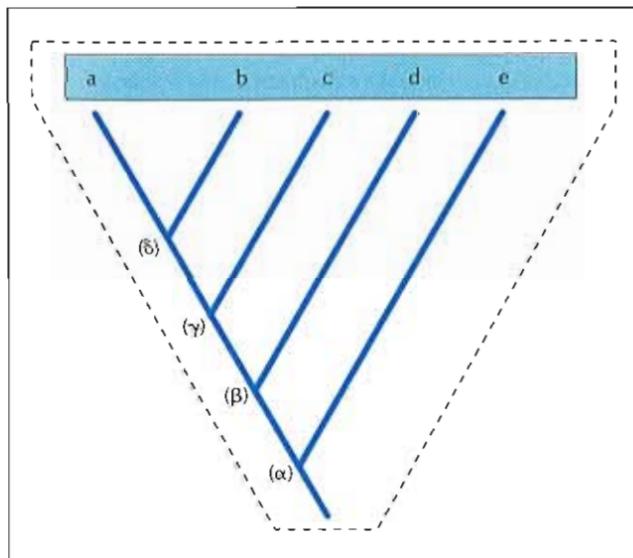
De lo anterior se desprende una consecuencia de cierta importancia. De acuerdo con el enfoque tradicional, si de una especie *a* se separa otra especie *b*, por lo menos en los casos de especiación simpátrica o parapátrica (o de todas formas, si el ancestro de *b* representa una fracción numéricamente muy pequeña de la población total), se considera que el sistema está integrado solamente por *dos* especies: *a*, respecto de la cual se considera indiferente el evento de especiación, y la nueva especie, *b* (especiación "latetal": fig. 2.10). Un enfoque alternativo se desprende de lo que hemos sostenido en las secciones anteriores: el hecho de que *a*, después de la separación de *b*, difiera mucho, poco o nada de como era antes, es totalmente irrelevante. Lo que sí es importante es que con la **cladogénesis**<sup>\*</sup> se establece una relación filogenética entre *a* y *b* que antes no podía existir, al no existir *b*. Por lo tanto, no consideramos correcto hablar de "supervivencia de la especie ancestral" ni siquiera en los casos de especiaciones fuertemente asimétricas a los que nos hemos referido. Posteriormente a un evento de especiación no nos encontramos ante *una*, sino ante *dos* especies nuevas, *b* y *c*, incluso si la última no se aparta sensiblemente del ancestro *a* por su fenotipo ni tampoco por su genotipo.<sup>(iii)</sup>

**2.3 Los grupos supraespecíficos**

Según vimos en la sección anterior, resulta evidente que la especie, en cuanto entidad individual, tiene propiedades **ontológicas\***. Por otra parte, las especies mantienen relaciones de parentesco entre sí, o sea, nexos genealógicos: en estas relaciones se fundamenta el reconocimiento de los grupos supraespecíficos. Toda entidad sistemática (taxón) que esté correctamente definida, y sobre todo —para lo que a nuestra ciencia atañe— que sea susceptible de una interpretación biogeográfica, es un **grupo monofilético\*** (**monophylum**) de entidades subordinadas, o sea, un conjunto que comprende un ancestro, *más* todos sus descendientes, y sólo ellos. Por ejemplo, el monophylum Mammalia está integrado por el mamífero ancestral, más todas las formas a las que dio origen, tanto actuales como extinguidas. Aun hoy, algunos autores adoptan un concepto algo diferente y consideran que un grupo monofilético comprende tan sólo los descendientes *actuales* de un ancestro común y exclusivo (fig. 2.11), o sus descendientes en cierta sección temporal unitaria.

De todas formas, los grupos monofiléticos supraespecíficos son conjuntos de especies, más estrictamente afines entre sí que con cualquier otra

**2.11** El monophylum del esquema incluye, según algunos autores, todas y sólo las entidades que lo representan en un momento dado (actualmente,  $\alpha \dots e$ ); según otros, está integrado también por su ancestro común y exclusivo ( $\alpha$ ), más todos los intermedios ( $\beta, \gamma, \delta$ ).



especie (es notable que en inglés al monophylum se le llame *closed descent community*); por lo tanto, quedan definidos por algunas propiedades *intrínsecas* de los elementos que los integran. Por ende, se trata de entidades cuya realidad es independiente de nuestros procesos de percepción y de clasificación. Muy diferente es el concepto de **clase\*** (en el sentido que tiene en lógica y semántica, no en la sistemática biológica de abolengo linneano). Con este término entendemos un conjunto de objetos que comparten una o más características. Cada clase es el producto de una actividad mental humana, que agrupa objetos independientemente de la eventual existencia de nexos intrínsecos entre ellos, que no se investigan. Por estos motivos una clase de objetos puede ser *descrita* en forma cabal por medio de una *definición*: por ejemplo, la clase de objetos “aviones” puede ser definida como “máquinas voladoras provistas de alas y de uno o más motores”. Una operación similar puede hacerse con clases como “animales venenosos”, “plantas suculentas”, etc. Los individuos correspondientes, al contrario, no pueden definirse (en la terminología de los filósofos medievales, son *inefables*). No podemos definir un avión dado, ni cierto gato particular o cierto hombre: podemos tan sólo describirlos, indicarlos (**definición ostensiva**), y reconocerlos por medio de un nombre (*nomen proprium*). Si admitimos que la especie tiene la categoría ontológica de individuo, entonces las especies *no* son clases. Las especies, en cuanto individuos, no tienen miembros, o representantes —aunque estos términos se utilicen con mucha frecuencia—, sino más bien *partes*. Un cierto árbol está formado por partes (ramas, hojas, etc.) que no son “miembros de la clase árbol fulano”, sino partes del individuo Árbol Fulano. Y los organismos de la misma especie no son representantes, sino partes de tal especie.

Un razonamiento similar puede aplicarse a cualquier monophylum de nivel supraespecífico. En sentido científico, el águila y el gorrión no son ejemplos de aves, o sea, no son miembros de una clase de objetos que llamamos aves, sino que son partes del monophylum **Aves**, que mantienen entre sí y con las demás partes del mismo monophylum relaciones intrínsecas, de naturaleza histórico-genealógica. En este sentido, tampoco los monophyla supraespecíficos son clases, sino entidades individuales y, por ende, deben indicarse por sus *nomina propria*, y la posibilidad de definirlos está

sometida a las mismas limitaciones a las que obedecen las especies. De acuerdo con otro enfoque, los grupos supraespecíficos (monofiléticos) no serían estrictamente individuos, sino tipos especiales de

individuos llamados *grupos históricos*, y compartirían tanto algunas características de los individuos como otras de las clases.<sup>[361]. [343]</sup>

**2.4 El estudio de las relaciones filéticas**

Los elementos básicos de toda reconstrucción filogenética son los llamados **adelphotaxa\***. Los adelphotaxa (grupos hermanos) son especies, o monophyla, entre las cuales se dan relaciones de parentesco filético de primer grado (*adelphos* = hermano). Proceden de una misma división binaria, o dicotómica (fig. 2.12), y forman así un par monofilético. Para la escuela taxonómica filogenetista (o **cladista\***) a la que hacemos alusión, los adelphotaxa se consideran del mismo nivel categórico en los esquemas sistemáticos de abolengo linneano (obviamente, no todos los taxones del mismo nivel son también adelphotaxa). De hecho, para el cladismo dos especies se agrupan en un mismo taxón de orden superior, o en dos taxones diferentes, tan sólo en función de sus relaciones de parentesco filogenético. Toda otra información, y en particular toda semejanza eventual que no sea imputable a **sinapomorfia\***, sino a **plesiomorfia\*** o al efecto de la anagénesis, carece de toda relevancia respecto de la clasificación. Ésta, al contrario, procede directamente del **cladograma\*** de los elementos involucrados.

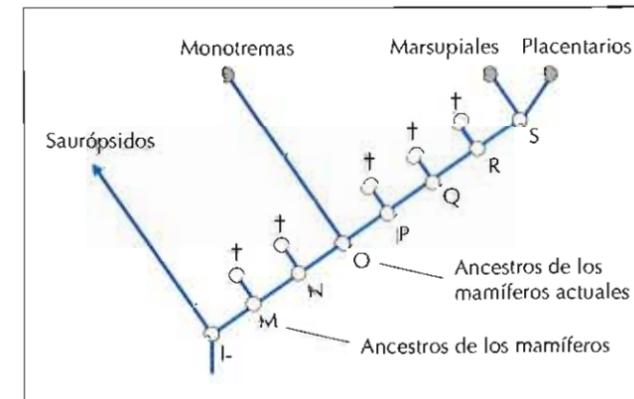
Las relaciones filogenéticas se desprenden del **análisis de los caracteres\***. Todo carácter puede presentarse en dos o más estados, pero su expresión siempre puede evaluarse como sigue (fig. 2.13), por lo menos en teoría:

- **Estado del carácter plesiomorfo** (= primitivo). En los insectos, por ejemplo, la condición de **apterismo** de los grupos menos evolucionados.
- **Estado del carácter apomorfo** (= derivado). Por ejemplo, la presencia de alas en los insectos.

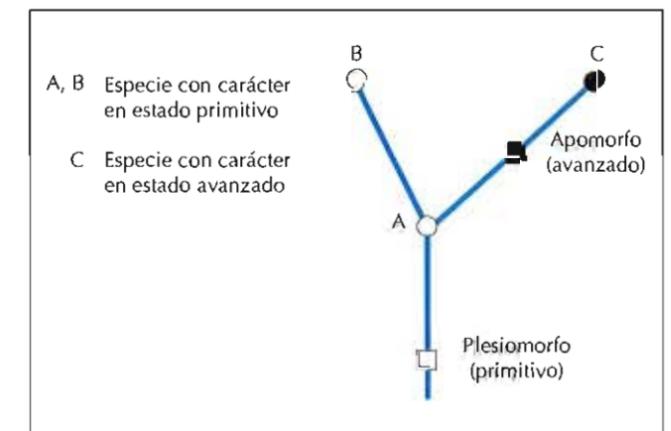
Cabe resaltar que los conceptos de plesiomorfía y **apomorfía** no tienen un valor absoluto, sino relativo, según el universo sistemático y el nivel filogenético investigado. Por ejemplo, en el marco de los insectos en su totalidad, el carácter “presencia de alas” es apomorfo; sin embargo, en el marco de los dípteros resulta plesiomorfo respecto del apterismo secundario de muchas especies **ectoparásitas**.

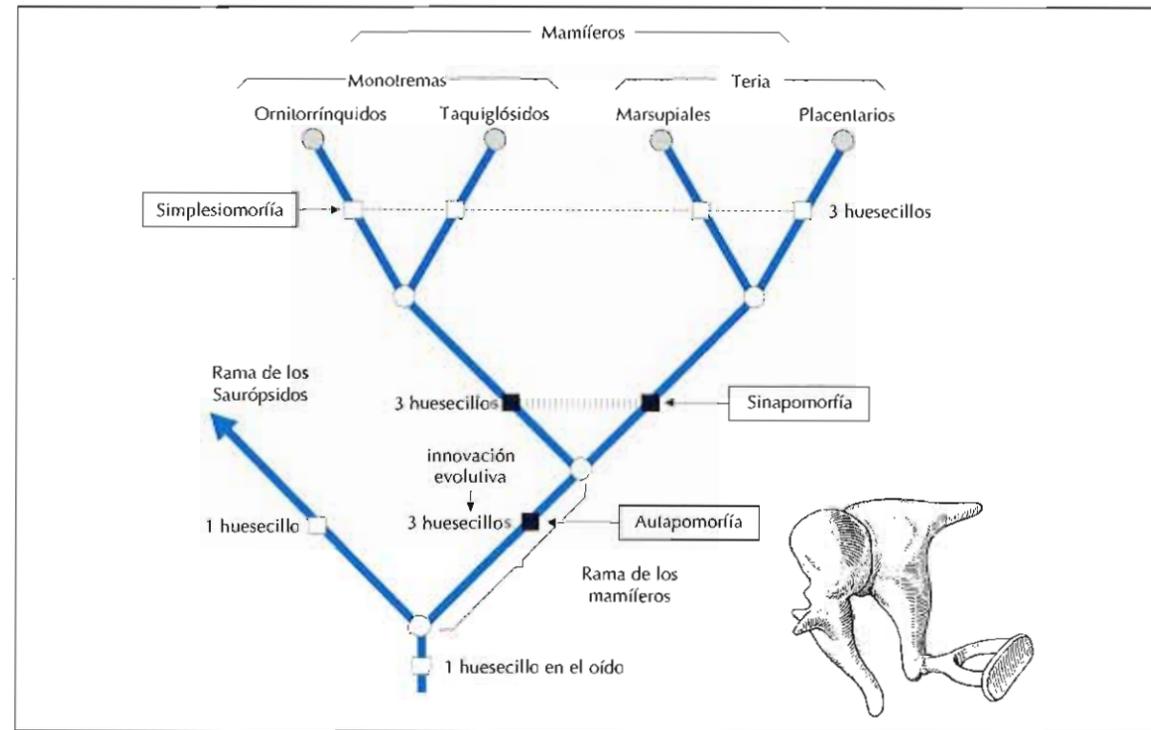
Si dos o más especies o grupos superiores comparten un carácter primitivo, hablaremos de **simplesiomorfia\***. Por ejemplo, tanto el hombre como

**2.12** Relaciones filogenéticas entre los saurópsidos (= “reptiles” + aves) y los mamíferos. Los saurópsidos son el adelphotaxon (grupo hermano) de los mamíferos; los monotremas son el grupo hermano de los Theria (marsupiales + placentarios); los marsupiales y los placentarios son también adelphotaxa (modificado de P. Ax).



**2.13** Un carácter puede manifestarse en estado primitivo (plesiomorfo) —que por convención se indica con un cuadrado claro— o derivado (apomorfo), que indicamos con un cuadrado negro.





**2.14** Una misma estructura constituye una autapomorfía cuando representa una novedad evolutiva; una sinapomorfía cuando caracteriza un conjunto de especies que la heredaron como tal de un ancestro común y

exclusivo, y una simplesiomorfía si se considera en el marco de un conjunto de especies que la comparten por haberla de un ancestro no exclusivo (modificado de P. Ax).

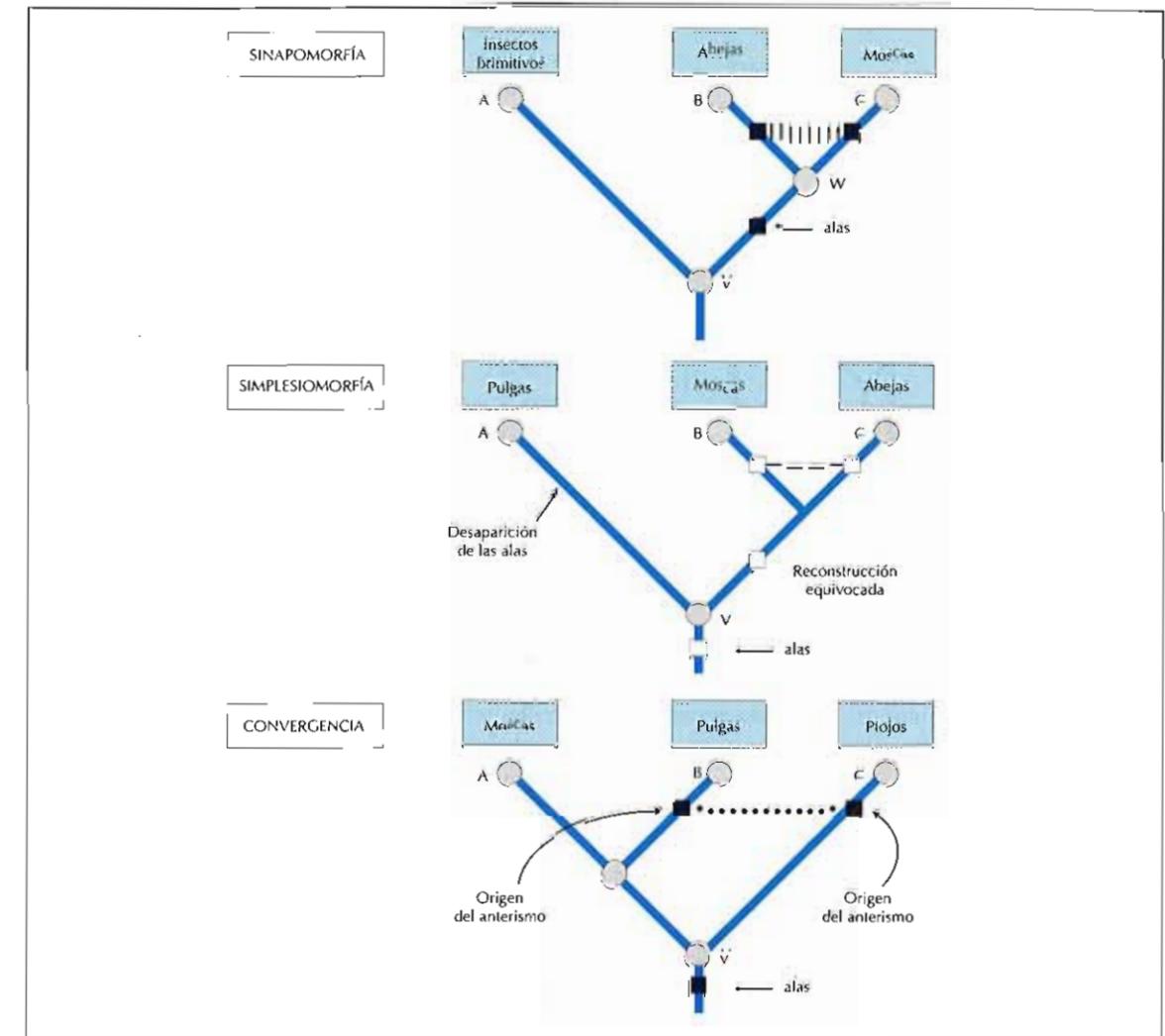
el gato poseen tres huesecillos en el oído medio (yunque, martillo y estribo); sin embargo, siendo este carácter común a todos los mamíferos, en el hipotético universo hombre + gato se trata de una simplesiomorfía. Si es cierto que este mismo carácter apareció como tal en el ancestro de todo el grupo, que a su vez derivaría de una forma reptiliana que poseía tan sólo un osículo, entonces para ese ancestro el carácter “tres osículos en el oído medio” es al mismo tiempo derivado y exclusivo (autapomorfo). Las dos ramas de los mamíferos que derivan de tal ancestro —los Monotremata y los Theria (Marsupialia + Placentalia)— comparten este nuevo carácter que, por lo tanto, representa para ellas una sinapomorfía (= carácter derivado compartido y exclusivo) (fig. 2.14).

Supongamos que tenemos tres grupos de especies, A, B, C, de los cuales dos comparten un carácter. ¿Qué información nos puede proporcionar esta situación acerca de las relaciones de parentesco, o filogenéticas, entre tales grupos? Tres casos son posibles (fig. 2.15):

• **Sinapomorfía.** El estado del carácter compartido (alas presentes) es apomorfo (cuadrado negro) y exclusivo. Por lo tanto, indica que existe una relación de afinidad más estricta entre tales grupos —en este caso, moscas y abejas— de la que tiene cada uno de ellos con el tercer grupo, los insectos primitivos.

• **Simplesiomorfía.** El estado del carácter compartido (alas presentes) es plesiomorfo (cuadrado blanco), pues ya existía como tal en el ancestro común a los tres grupos. La simplesiomorfía no proporciona ninguna información sobre las relaciones entre los taxones que la presentan. En la figura, por ejemplo, la reconstrucción de la filogenia basada en la simplesiomorfía llevaría a considerar las moscas y las abejas más afines entre sí, y las pulgas más separadas, cuando sabemos que la relación más estricta se da entre pulgas y moscas. En este caso, en la rama filética A, el carácter “alas presentes” se perdió por reducción secundaria.

• **Convergencia.** El estado del carácter compartido (pérdida secundaria de las alas) es apomorfo (cuadrado negro), pero apareció de manera indepen-



**2.15** El carácter presencia/ausencia de alas puede utilizarse para reconstruir las relaciones filéticas entre los gru-

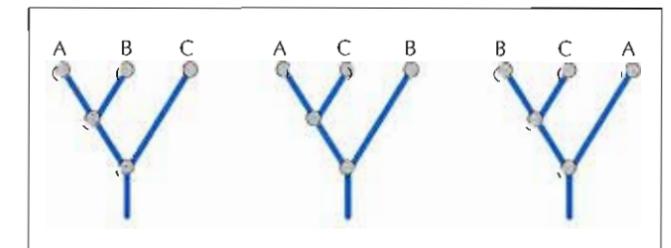
pos de insectos. Sin embargo, el segundo esquema está equivocado, pues se fundamenta en una simplesiomorfía.

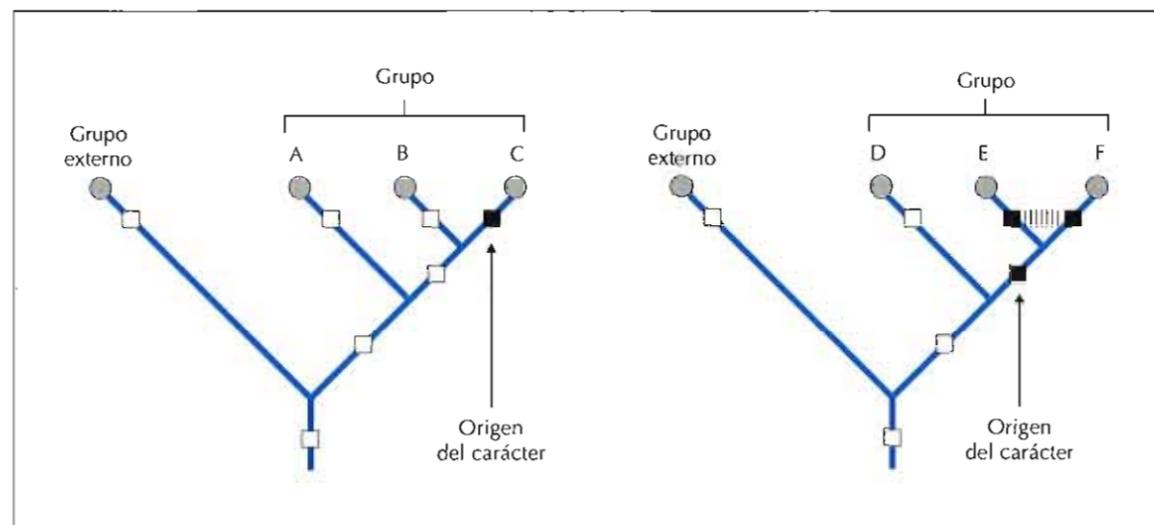
diente en las dos ramas filéticas de las pulgas y de los piojos, y por ende sería totalmente equivocado reunir los dos taxones con base en tal carácter.

**Reconocimiento del estado de los caracteres**

A la base de las teorías sistemáticas que nos ocupan radica lo que ha sido llamado “el problema filogenético elemental”, que podemos formular como sigue (fig. 2.16). De tres taxones, A, B y C, dos (digamos A y B) presentan un carácter homólogo en común. Se nos pregunta: ¿Es lícito afirmar que entre A y B existe una relación de parentesco más estricta que la que hay entre cada uno de ellos y C? La respuesta es afirmativa si el carácter compartido es sinapomorfo y si, al mismo tiempo, C

**2.16** Representación gráfica del problema filogenético elemental: ¿cuál es la reconstrucción correcta de las relaciones entre tres especies que integran un grupo monofilético?





**2.17** Dos ejemplos del reconocimiento del estado de un carácter (plesiomorfo versus apomorfo) a partir de la posición del carácter en el grupo externo (*out-group*) (redibujado de P. Ax).

presenta el mismo carácter en estado plesiomorfo o, sea como sea, no presenta la misma apomorfía. La respuesta es negativa si el carácter compartido es simplesiomorfo.

**Comparación con un grupo externo.** Para analizar el estado de un carácter, o sea, para comprender si (en un taxón dado) cierto carácter es plesiomorfo o apomorfo, nos apoyamos generalmente en el llamado **“test del out-group”**\*, es decir, en la comparación con un grupo externo (fig. 2.17), que responde a la regla siguiente: “si en el ámbito de un (supuesto) grupo monofilético un carácter es compartido por más de uno y por menos de todos los elementos subordinados que lo representan, pero está presente en el mismo estado en por lo menos un elemento subordinado de un segundo grupo sistemático diferente, aunque filogenéticamente afín al primero (= grupo externo), tal carácter es muy probablemente plesiomorfo”. En otras palabras, tal carácter apareció en un ancestro común tanto al grupo en estudio como al grupo externo, conservándose sucesivamente en algunas de las líneas filéticas de tal ancestro.<sup>[557]</sup>

Es importante resaltar que, al contrario, si el estado del carácter en cuestión no aparece en el grupo externo, ello no demuestra de manera absoluta que se trata de una apomorfía: el propio carácter podría simplemente haberse perdido en el transcurso de la evolución del grupo externo. Sin embargo, la hipótesis de que se trate de una sinapomorfía no queda refutada.

En la práctica corriente, se considera incompleto el análisis filogenético de un grupo supuestamente monofilético cuando no se puede utilizar un grupo externo como elemento de comparación. De hecho, el uso del grupo externo permite evaluar los caracteres compartidos en términos de apomorfías *vs.* plesiomorfías —es decir, permite la inferencia acerca de la polaridad de la evolución de los caracteres— y, de ahí, la construcción de **cladogramas radicados\***, es decir, de árboles que expresan al mismo tiempo las relaciones genealógicas que se dan entre los grupos involucrados y su secuencia (fig. 2.18).

Hay también otros elementos en los que podemos apoyarnos para inferir el estado plesiomorfo o apomorfo de un carácter: los que proceden del proceso ontogenético y los que nos brinda la paleontología. Los cladistas ortodoxos, por su parte, tienden a no admitir la validez de este tipo de inferencias.

**Comparaciones ontogenéticas.** Están fundamentadas en las ideas que Von Baer y Haeckel sostuvieron en el siglo XIX, en cuanto a que el estado del carácter que en un supuesto monophylum se encuentra tan sólo en las etapas juveniles es probablemente primitivo. Por ejemplo, las ballenas, organismos desprovistos de dientes, desarrollan en el estado embrionario esbozos de dientes, que en fases posteriores sufren un proceso de regresión. Es por tanto razonable suponer que la ausencia de dientes represente un carácter apomorfo: las ballenas descienden de un ancestro provisto de dientes (estado plesiomorfo).

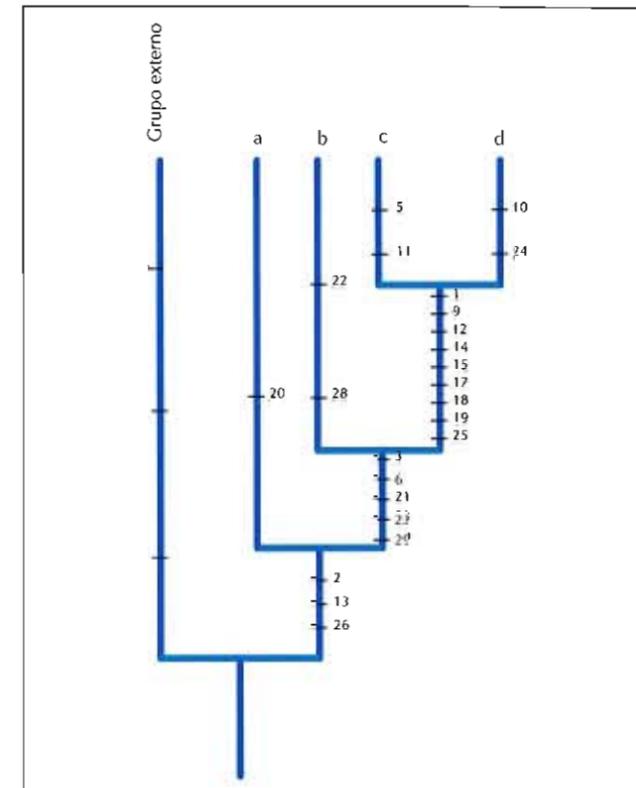
**Comparaciones paleontológicas.** Se efectúan entre estructuras actuales y fósiles, de edades diferentes, a partir del principio según el cual en un supuesto monophylum las estructuras más antiguas son probablemente plesiomorfias. Por ejemplo, las patas de los caballos actuales están provistas tan sólo de un dedo; se considera razonable suponer que se trata de una condición apomorfa, pues hay fósiles que atestiguan que los ancestros de los caballos poseían tres o más dedos, lo cual representaría la condición plesiomorfa.

Podemos afirmar que ambos criterios, el ontogenético y el paleontológico, deben aplicarse con todo cuidado y en forma muy crítica. En particular, los datos del desarrollo ontogenético pueden conducir muy a menudo a conclusiones equivocadas, sobre todo en presencia de caracteres neoténicos, cuya estructura juvenil se mantiene también en la etapa adulta de ciertas especies. Por ejemplo, en el hombre la conformación del cráneo es mucho más parecida a la de un simio joven que a la de uno adulto; no obstante, se trata de un carácter apomorfo, y no plesiomorfo, si tomamos en cuenta que en términos generales se puede considerar al hombre como un simio neoténico.

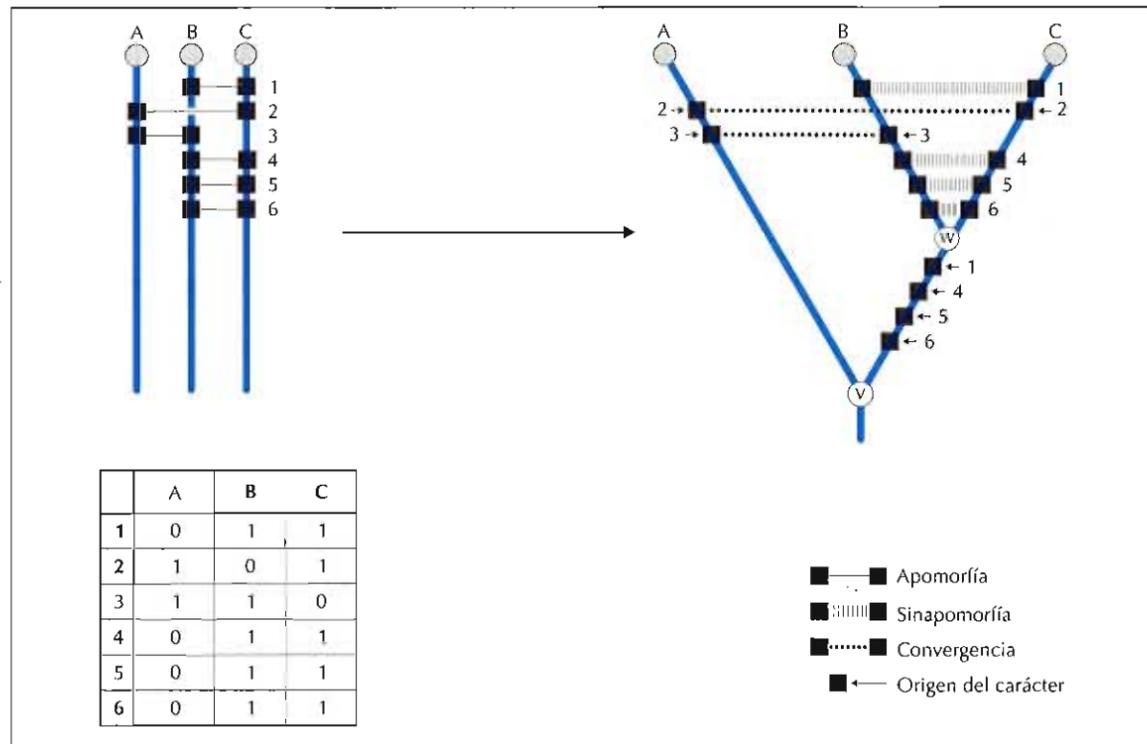
Los datos paleontológicos también pueden ser engañosos; por ejemplo, en un cierto monophylum una estructura derivada puede ser en apariencia más antigua que la estructura primitiva correspondiente, tan sólo porque, por pura casualidad, los fósiles plesiomorfos que se han encontrado son geológicamente más recientes que los hallazgos de fósiles apomorfos.<sup>[20], [454]</sup>

**2.5 Construcción del cladograma**

De acuerdo con los criterios filogenéticos de adopción más frecuente, el cladograma que representa las relaciones entre los elementos subordinados de un monophylum se construye de manera tal que esté implicado el número mínimo de novedades evolutivas iguales que aparecen en forma independiente (**homoplasias\***). En otras palabras, se aplica el llamado **criterio de la máxima parsimonia\***. El **criterio de parsimonia** encuentra sus avatares en el principio de la “navaja de Ockham”, formulado por el gran precursor medieval del empirismo, Guillermo de Ockham, quien sostenía que todo problema tiene que enfocarse eliminando todas las hipótesis que no sean estrictamente necesarias. El naturalista que aplica este criterio no forzosamente considera que la naturaleza sea de por sí parsimoniosa



**2.18** Cladograma que pone de manifiesto las relaciones entre los taxones o ... d, basado en una matriz de 29 caracteres procesada mediante un algoritmo de máxima parsimonia. Los caracteres en estado apomorfo están asociados a los ramas filéticas en los que se presentan (números). El empleo del grupo externo permite radicar el cladograma, es decir, reconocer el origen de la secuencia cronológica de los eventos de cladogénesis.



2.19 Después de analizar seis caracteres en tres especies (diagrama y matriz a la izquierda), se construye el esquema filogenético (derecha), aplicando el principio de parsimonia (modificado de P. Ax).

tecimiento único en la historia de la humanidad —lo que obedecería al principio de la parsimonia— o sí, por el contrario, poblaciones diferentes, lejanas en el espacio y en el tiempo, llegaron a tal invento en forma independiente —lo que sería, en términos cladísticos, un caso de homoplasia—. Veamos un ejemplo.

Sean *A*, *B* y *C* tres especies con seis caracteres. Supongamos que el análisis morfológico nos ha permitido elaborar la matriz de la figura 2.19, en donde los caracteres figuran en términos de presencia (1) vs. ausencia (0). ¿Cuál sería el árbol filogenético más probable? Puesto que *B* y *C* comparten el mayor número de caracteres (4), y que el test del grupo externo indica que es poco probable que se trate de caracteres plesiomorfos, es razonable suponer que las más estrictas relaciones de parentesco se dan entre estas especies. Sin embargo, los caracteres compartidos podrían representar el efecto de una evolución convergente. En términos cladísticos, no se trataría de sinapomorfías, sino de homoplasias. Se aplica, entonces, el principio de la parsimonia de la siguiente forma: la especie *B* comparte con *A* el carácter exclusivo 3, lo cual está en contradicción con lo que señalamos en el apartado anterior. Tal

contradicción se resuelve si suponemos que el carácter 3 ha evolucionado en forma independiente en *B* y en *A* (homoplasia, posiblemente por convergencia). El árbol de la figura 2.19 (arriba, a la derecha) supone tan sólo dos homoplasias, la que acabamos de mencionar y la que involucra el carácter 2 en las especies *A* y *C*. De acuerdo con el principio de la parsimonia, consideramos que ese árbol representa el esquema más probable de las relaciones filogenéticas entre *A*, *B* y *C*, pues es el que implica el menor número de homoplasias.

El principio de la parsimonia, sin dejar de ser el que se utiliza con más frecuencia, no es el único que se aplica en el análisis cladista. Algunos de los programas de análisis informatizado proceden de acuerdo con el **principio de congruencia** (o de **compatibilidad**): el cladograma de taxones más probable es aquel árbol que resulta compatible con el mayor número de cladogramas posibles para un conjunto dado de caracteres.

A todo lo anterior hay que agregar un problema que sigue siendo objeto de debate: la ponderación de los caracteres. No nos detendremos mucho en este aspecto —que, por otra parte, no es irrelevante en los análisis biogeográficos de tipo histórico—.

Sin embargo, no se puede pasar por alto que, según algunos autores, el conflicto entre las interpretaciones de la evolución de un monophylum que se desprende del análisis de diferentes conjuntos de caracteres tendría que resolverse más bien recono-

ciendo un diferente valor heurístico a conjuntos de caracteres que pertenecen a estructuras que tienen un papel biológico diferente, y no —o no tan sólo— aplicando los principios de la parsimonia y de la compatibilidad.<sup>[197]</sup>

### 2.6 La teoría de los árboles y las hipótesis filogenéticas

Para el biogeógrafo, es de gran importancia disponer de hipótesis razonables sobre las relaciones filogenéticas entre los organismos involucrados en los problemas que enfrenta.

Los cladogramas que se obtienen sometiendo una matriz de caracteres a un proceso de elaboración en la computadora (existen varios programas que trabajan según distintas lógicas y se adaptan a muchos problemas diferentes)<sup>[197]</sup> representan, como ya dijimos, hipótesis probabilísticas acerca de las relaciones de parentesco entre los elementos considerados. Otro sistema para contrastar tales hipótesis recurre a la teoría de los árboles y a ciertas consideraciones probabilísticas acerca de la relación dialéctica entre especiación y extinción en el tiempo. La teoría de los árboles forma parte de la teoría de los **grafos\*** que propuso Euler en 1736, a la que remitimos el lector para mayor información. En el marco de esta teoría, se llama **árbol\*** a un grafo que conecta cualquier número de nodos, sin formar circuitos.

Muy a menudo los libros de biogeografía pasan por alto la teoría de los árboles y su estructura. Al contrario, por varios motivos, consideramos oportuno hacer hincapié en esta teoría. En primer lugar, si bien es preciso tomar en cuenta los límites que hemos subrayado en la sección anterior, no hay duda de que la manera más coherente de representar la filogenia de los seres vivos es un árbol dicotómico. También las relaciones biogeográficas, tanto diacrónicas como sincrónicas, pueden representarse en forma de uno o más árboles bidimensionales o tridimensionales. Un árbol nos permite representar una fracción más o menos extensa de la historia evolutiva de los seres vivos y de las relaciones con el espacio físico donde tal historia se desarrolla y con la cual interactúa íntimamente la superficie de la Tierra. Es cierto que la evolución y la filogénesis no son algo que *ocurra* a los seres vivos, sino que ambos procesos forman parte de su propia existencia; sin embargo, es también cierto que los organismos y sus espacios vitales evolucionan en conjunto y que entre ambos existen nexos indivisibles. Los cambios que ocurren en los

organismos, y los que se dan en las respectivas áreas de distribución, son fenómenos congruentes, y ambos implican series de eventos con desarrollo ramificado que pueden representarse por medio de dendrogramas.

#### La dimensión fractal de los árboles

El término **fractal** (de *fractus* = roto, partido) indica una figura autosemejante, que tiende a repetirse a diferente escala de aumento. Figuras de este tipo son las líneas de las costas, las trayectorias del movimiento browniano, los árboles, los rayos, las montañas, el sistema circulatorio, el brote de la coliflor, etc. Ya en la década de 1940, al examinar un helecho arbóreo que terminaba con 13 frondas largas de casi tres metros, William Beebe observaba que cada una de ellas estaba integrada por 36 ramitas menores, formadas a su vez por 62 hojuelas, y que cada una de éstas se subdividía en 24 partes, así que cada fronda quedaba integrada por un total de 53 568 partes.<sup>[41]</sup>

La naturaleza fractal de la línea costera hace imposible medir con precisión el desarrollo de cualquier costa. Por ejemplo, las costas de Italia (cuya extensión suele indicarse muy burdamente en 8 000 km) resultan más o menos largas, de acuerdo con la longitud del segmento de recta que tomemos como unidad de medida, un milímetro o un kilómetro.<sup>[521]</sup>

El concepto de fractal amplía el concepto de dimensión geométrica. Es bien sabido que el punto es una figura geométrica que no tiene dimensiones, que la línea tiene tan sólo una dimensión, el plano dos y el volumen tres. La dimensión *d* de un objeto se expresa con la fórmula:

$$N = (P/p)^d$$

y de ahí

$$d = \log N / \log(P/p),$$

donde *p* es la medida de la parte en la que el objeto ha sido subdividido, *P* es la medida original correspondiente y *N* el número de partes en que el propio objeto queda subdividido.

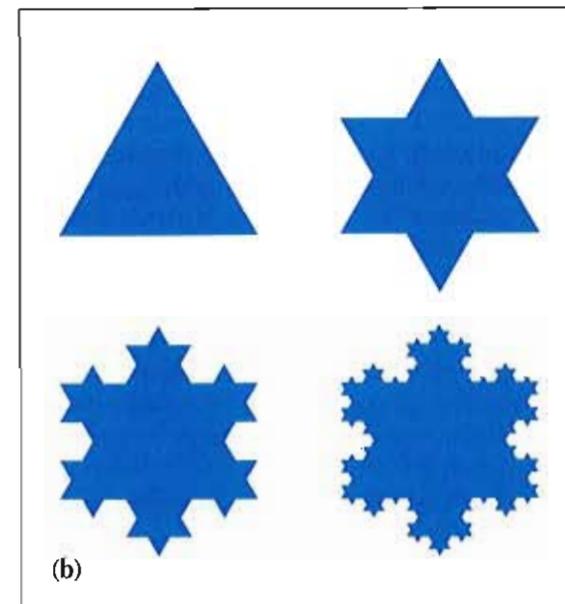
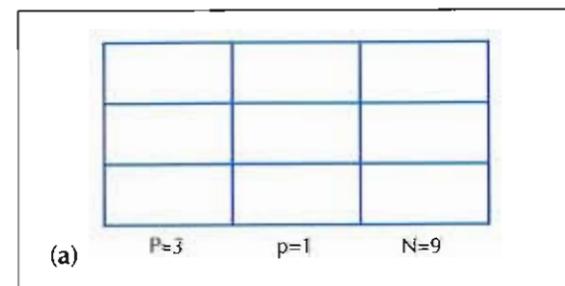
Por ejemplo, subdividamos los lados de un rectángulo en tres partes iguales; así  $p = 1$  y  $P = 3$ . Dibujemos las líneas divisorias de la superficie de tal rectángulo: obtendremos nueve pequeños rectángulos ( $N = 9$ ) exactamente semejantes al rectángulo grande (fig. 2.20a). Aplicando la fórmula, obtendremos:

$$d = \log 9 / \log 3 = 2.$$

En otros términos: puesto que hemos dividido en tres (denominador) los lados de la figura, y hemos obtenido nueve figuras que se asemejan entre sí (numerador), deducimos (razón entre los logaritmos) que tal figura tiene una dimensión dos, o sea, que es una figura plana.

Casos no triviales son los que corresponden a figuras más complejas. Por ejemplo, la curva de Koch

**2.20 (a)** Auto semejanza: cada uno de los nueve rectángulos pequeños es similar al rectángulo grande. **(b)** fractal de Koch.



se obtiene dividiendo en tres partes iguales ( $P = 3$ ,  $p = 1$ ) los lados de un triángulo equilátero, creando un vértice en el segmento central y repitiendo toda la operación un número infinito de veces. Tal operación multiplica cada vez por cuatro ( $N = 4$ ) el número de los lados de la figura (fig. 2.20b). Por lo tanto, obtendremos:

$$d = \log 4 / \log 3 = 1.26.$$

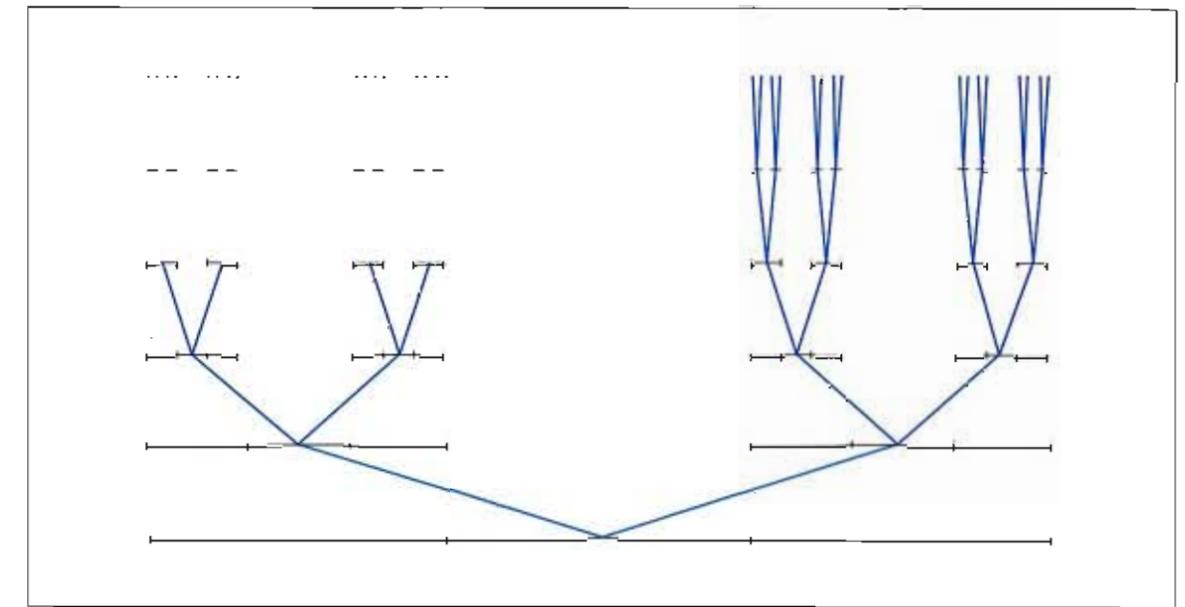
Aparece así una dimensión (fractal) fraccionaria, cuyo valor está comprendido entre uno y dos. Esto significa que la línea (cerrada) de la curva de Koch, tras una reiteración infinita de particiones, es algo más que una línea (dimensión 1), pero menos que una superficie (dimensión 2). Significa también que las dimensiones de número entero de la geometría clásica (0, 1, 2 y 3, respectivamente para los puntos, las líneas, los planos y los sólidos) representan tan sólo casos particulares de dimensiones que pueden tener un valor variable, también fraccionario.<sup>[308], [412]</sup>

Otro caso relevante tiene que ver precisamente con los árboles evolutivos. Un árbol dicotómico perfecto (sin extinciones) se asimila al **fractal de Cantor**, o sea, a una figura que se obtiene al dividir repetidamente un segmento en tres ( $P = 3$ ,  $p = 1$ ), con la eliminación de la parte central y la formación de dos nuevos segmentos ( $N = 2$ ). Si transcribimos cada segmento en forma de bifurcación (fig. 2.21), obtenemos un árbol cuyas ramificaciones terminales tienen una dimensión fractal  $d = \log 2 / \log 3$ , o sea, aproximadamente 0.63.<sup>[227]</sup> Lo anterior significa que la  $n$ -ésima generación —o bifurcación— es un conjunto de seres que forma algo más que un conjunto de puntos (dimensión 0), pero algo menos que una línea continua (dimensión 1). Tanto la evolución de los seres vivos como su representación gráfica tienen un desarrollo fractal (fig. 2.22).

En la medición de una línea fractal, por ejemplo, una línea costera, la longitud de la unidad de medida que se usa es inversamente proporcional al número de los pasos (*steps*) que se tienen que hacer. Por ende, podemos definir una magnitud, llamada extensión fractal ( $E$ ), que resulta de la relación:

$$E = ns^D,$$

donde  $D$  es la dimensión fractal. La dimensión de  $E$  es  $1/D$ . Por ejemplo, la extensión fractal de la curva de Koch (donde  $D = 1.26$ ) puede calcularse a partir de su versión con seis vértices (véase la fig. 2.20), donde  $n = 12$  y la medida de cada segmento peri-



**2.21** Al fractal de Cantor (líneas horizontales) se han superpuesto los líneas de ramificación correspondientes. En realidad, la ramificación se continúa al infinito. El conjunto de los puntos terminales tiene una dimensión de 0.63 (véase texto).

metro corresponde a un tercio del lado del triángulo equilátero original, a saber,  $s = 1/3$ . Por lo tanto:

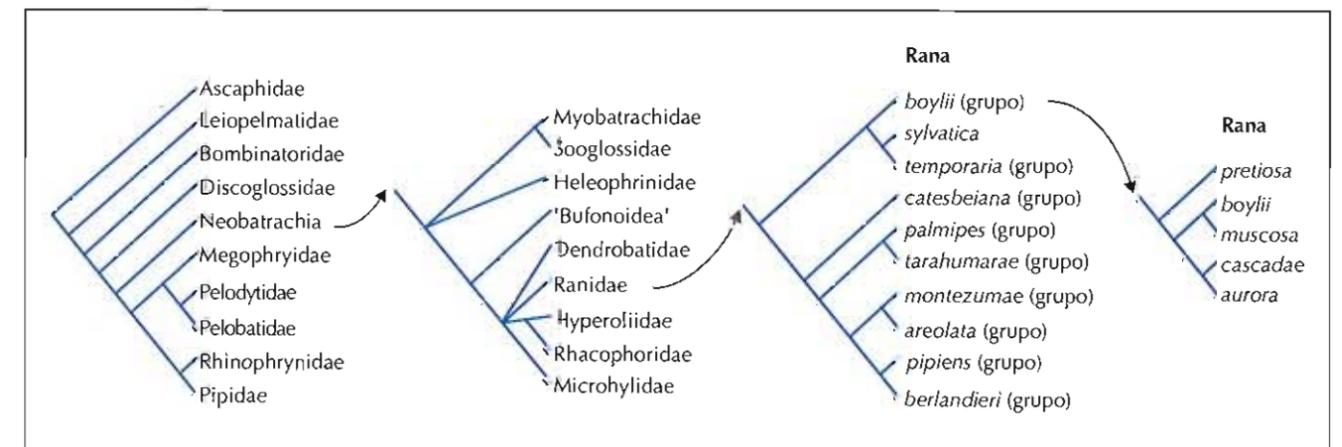
$$E = 12 (1/3)^{1.26} = 3.$$

También obtendremos el mismo resultado (3) a partir de la versión con 18 vértices de la curva de

Koch (donde  $n = 48$  y  $s = 1/9$ ), o con cualquier otro tipo de desarrollo de la misma curva

Estos conceptos pueden aplicarse, por ejemplo, al tratar de calcular la densidad de las aves que viven a lo largo de un acantilado costero. Se trata de una densidad que no se refiere a una superficie, pues el hábitat es largo y angosto y puede considerarse una línea. Además, nótese que el recurso

**2.22** La ramificación filogenética tiene una estructura fractal. Aquí sólo se ilustran los líneas evolutivos que llevan al género *Rana*. Nótese la estructura auto semejante del conjunto (modificado de D.M. Green).





alimenticio procede de otro hábitar, el mar. Es el caso de la isla de Amchitka (Mar de Bering), rocosa y de perfil sumamente irregular ( $D = 1.66$ ). Su perímetro, medido en una unidad ( $s$ ) de 1.33 km, requiere 100 unidades ( $n$ ), y resulta ser de 133 km. Puesto que en la costa de la isla se han hallado 66 nidos de águila, se nos plantea el interrogante: ¿Cuál es su densidad por kilómetro?

Suponiendo que el perímetro de la isla sea de 133 km, obtendríamos una densidad de  $133/66 = 2.0$  nidos/km, con una distancia media de 0.5 km entre dos nidos contiguos. Sin embargo, una costa con un valor fractal mayor de 1 impone un cálculo distinto. Utilizando la fórmula anterior calculamos la extensión fractal de la línea costera (160.5), después aplicamos la fórmula de la separación media ( $S$ ), donde  $N$  es el número de los nidos:  $S = (E/N)^{1/D} = 1.7$  km, lo cual corresponde a cerca de 0.6 nidos/km. Por lo tanto la densidad, y de ahí la competencia, entre los individuos de esta especie parecerá distinta al tomar en cuenta la estructura fractal de su hábitar.

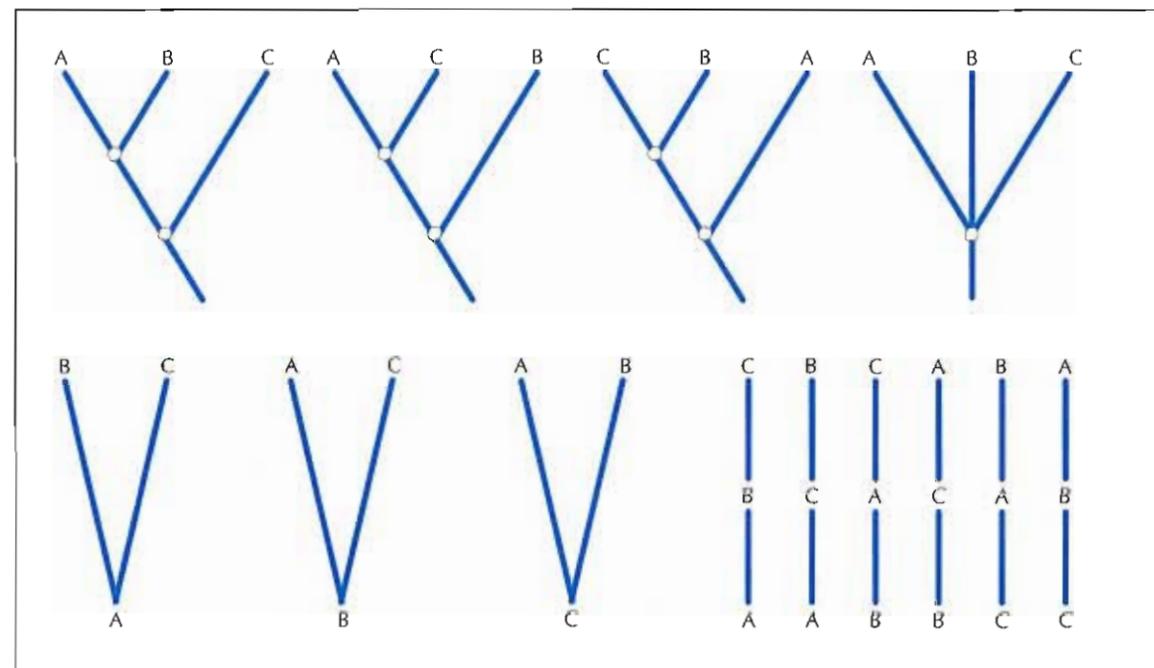
Otros análisis fractales de importancia biogeográfica pueden involucrar las áreas ocupadas por una especie, los procesos evolutivos, los fenómenos de dispersión y las poblaciones humanas.<sup>[12], [82], [209], [249], [283], [315], [544]</sup>

**Teoría de la ramificación**

El estudio de la topología de los árboles y de su significado evolutivo ha experimentado un gran desarrollo durante los últimos años, debido en parte al progreso de la informática.<sup>[190], [488]</sup> Aquí sólo trataremos algunos aspectos relativamente simples, pero de gran interés.

Empecemos por plantearnos la siguiente pregunta: ¿Cuántas son las maneras posibles de estar en relación de parentesco para un número dado de especies que representan a un monophylum? En otras palabras, ¿cuántos son los árboles filogenéticos posibles para un número dado de ramas terminales? Supongamos que tenemos tres especies,  $A, B, C$ , con relaciones de parentesco directas.<sup>[83], [545]</sup> Las posibles maneras de conectarlas son un total de 13 (fig. 2.23). Sin embargo, en la mayoría de los casos los biólogos disponemos tan sólo de especies terminales, o sea, actuales, ya que generalmente los ancestros no dejan una documentación fósil adecuada para esta clase de estudios. Además, los programas de cladística todavía no permiten el análisis directo de los caracteres de los fósiles: éstos suelen utilizarse para las comparaciones con los esquemas filogenéticos que ya se han obtenido a partir de los caracteres de las especies terminales. Además, la ramificación suele ser dicotómica, y

**2.23** Tres especies afines pueden conectarse de acuerdo con 13 esquemas posibles (V. Vornero, modificado).



las eventuales politomías se consideran puntos del cladograma sin resolver: efectivamente, un mayor poder de resolución del análisis resolvería las supuestas rritomías o politomías en una serie de dicotomías subsecuentes. Planteamos, pues, los siguientes vínculos:

- que todos los árboles sean dicotómicos;
- que se conozcan tan sólo las especies (o los taxones) terminales.

En el caso de tres especies, habrá sólo tres tipos de árbol, o sea de cladograma, que corresponderán a los primeros tres de la figura 2.23; obsérvese que los tres se ajustan a un mismo esquema de ramificación ("topológico"). El número de los cladogramas y de los esquemas topológicos aumenta, obviamente, al aumentar las especies consideradas (fig. 2.24). El número  $C$  de los cladogramas posibles para  $n$  especies se expresan con la fórmula:

$$C = \frac{(2n-3)!}{2n-2(n-2)!}$$

Lo anterior significa, por ejemplo, que con nueve especies terminales es posible consrruir más de dos millones de cladogramas.

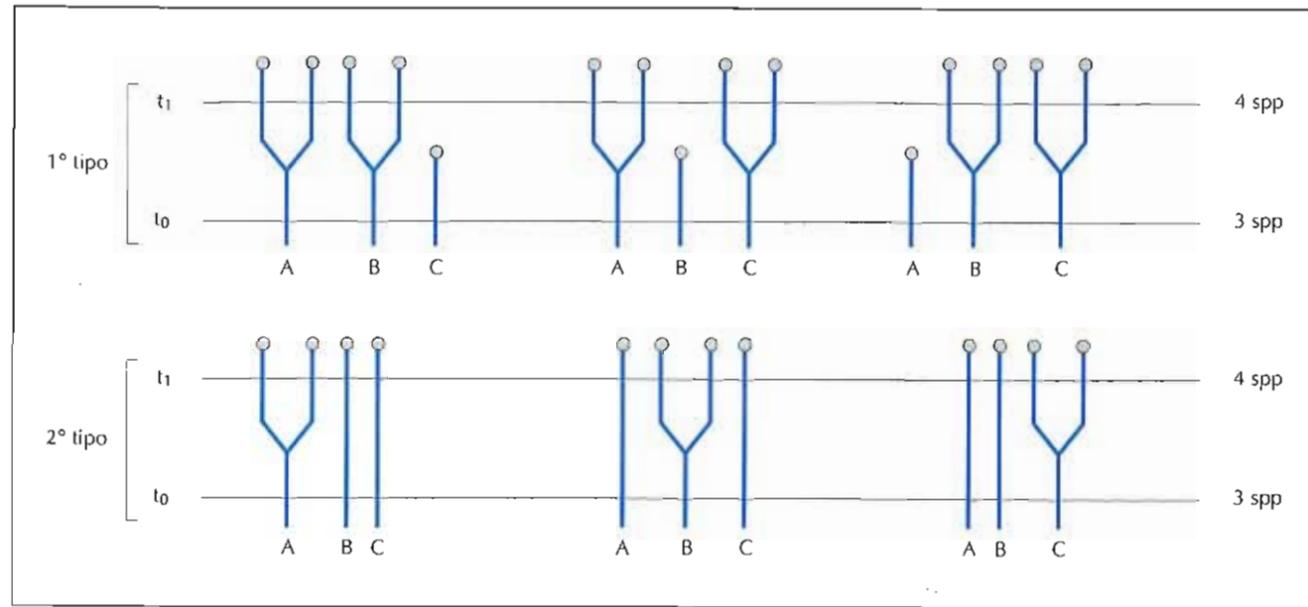
La reconstrucción de una filogenia es una empresa intelectual difícil, y no está desprovista de riesgos de errores. Sin embargo, además de los criterios que ya mencionamos al hablar de los caracteres y de su utilización en cladística, disponemos también de criterios estadísticos y formales para evaluar los árboles filogenéticos.<sup>[73]</sup> Veamos someramente cómo se aplican.<sup>[217]</sup>

En un intervalo de tiempo  $\Delta t = t_1 - t_0$ , cada línea evolutiva tiene una cierta probabilidad de extinguirse ( $p_0$ ), de permanecer ( $p_1$ ) y de dar origen a dos especies ( $p_2$ ). Para un sistema de tres especies, que en el intervalo se transforma en uno de cuatro, hay seis posibilidades distintas, puesto que son posibles dos diferentes secciones temporales, cada una con tres variantes (fig. 2.25). La función generadora de probabilidad para el número de especies  $S_1$  en el tiempo  $t_1$  es:

$$[f(x)]_0^S = (p_0 + p_1x + p_2x^2)_0^S$$

**2.24** Esquemas topológicos y cladogramas relativos (basada en D. Simberloff).

Núm. taxones	Esquemas topológicos	Cladogramas
2	1	1
3	1	3
4	2	12+3=15
5	3	60+30+15=105



**2.25** Entre el tiempo  $t_0$  y el tiempo  $t_1$  una especie puede dar origen a dos especies nuevas, extinguirse o permanecer inalterada. Para un sistema de tres especies que

poso de cuatro a uno, por cada sección temporal hoy tres variantes (redibujado de N.L. Gilinsky).

La probabilidad de que haya  $S_1$  líneas (especies) en el tiempo  $t_1$  es el coeficiente de  $x^{S_1}$  en la función generadora. Por ejemplo, si el sistema inicial comprende tres especies, o sea si  $S_0 = 3$ , entonces:

$$f(x)^3 = (p_0 + p_1x + p_2x^2)^3 = p_0^3 + 3p_0^2p_1x + x^2(3p_0p_1^2 + 3p_0p_2^2 + 3p_1^2p_2 + p_1^3) + x^3(3p_0p_2^2 + 3p_1^2p_2) + x^4(3p_1p_2^2) + x^6(p_2^3).$$

Puesto que tenemos que llegar a cuatro especies, tendremos que calcular el coeficiente de  $x^4$ , es decir:

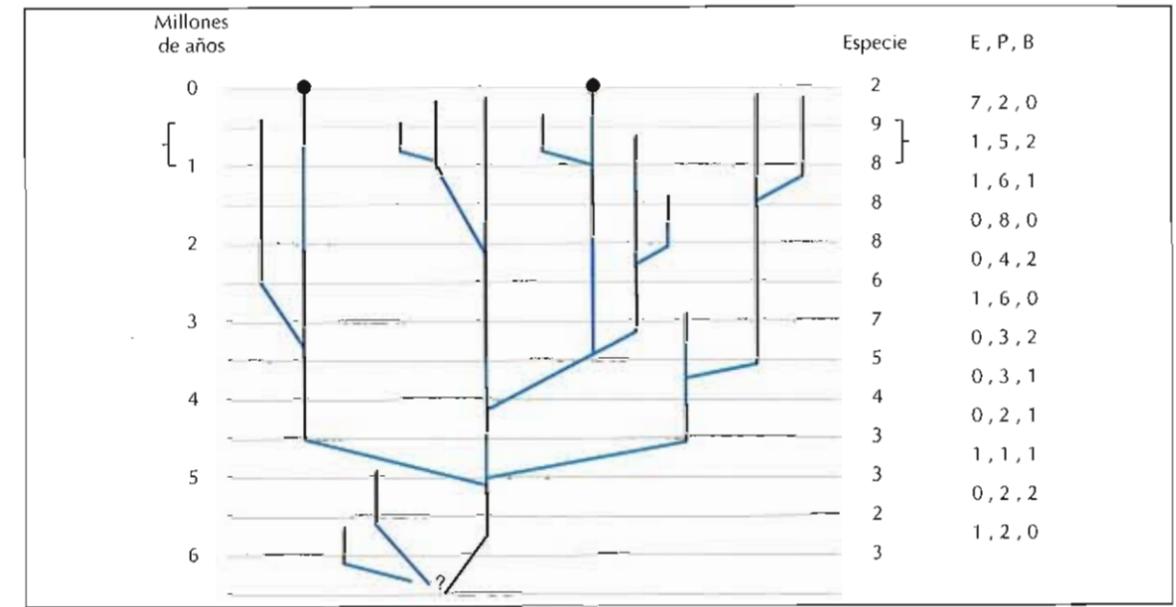
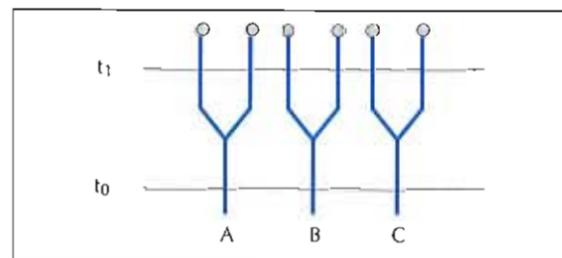
$$(3p_0p_2^2 + 3p_1^2p_2).$$

Lo anterior significa que hay tres variantes (véase los exponentes), donde una línea ( $p_0$ ) se extingue y dos líneas (véase los exponentes) permanecen ( $p_1$ ); una de tales líneas se bifurca en dos especies ( $p_2$ ). Si, al contrario, quisiéramos saber de cuántas maneras se puede llegar de tres a seis especies, tendríamos que calcular el coeficiente de  $x^6$ , o sea, ( $p_2^3$ ). La fórmula anterior significa que hay tan sólo una variante o, mejor dicho, tan sólo una posibilidad, aquella donde (véase exponente) tres especies se bifurcan ( $p_2$ ), como en la figura 2.26. En el extremo opuesto, si pasamos de tres a cero especies, el

coeficiente de  $x^0$  es uno, o sea, hay tan sólo una variante, la que implica la extinción de las tres (véase exponente) especies ( $p_0^3$ ). El procedimiento es análogo para toda otra combinación posible.

Si en lugar de un proceso que a partir de tres especies lleva a cuatro pasamos por ejemplo de 10 a 11, los tipos de secciones y, sobre todo, el número de las variantes posibles crecen con velocidad vertiginosa. Del cálculo, que sólo puede efectuarse con la ayuda de una computadora, resultan cinco tipos y 8350 variantes (primer tipo: 10 variantes con una extinción, nueve persistencias y una bifurcación; segundo tipo: 360 variantes con una extinción, siete persistencias y dos bifurcaciones; tercer tipo: 2520 variantes con dos extinciones, cinco

**2.26** Representación gráfica del caso  $p_2^3$  (véase texto).



**2.27** Árbol filogenético de los proboscidos. Se omitieron los nombres de las especies, de las cuales en la actualidad solamente existen dos. Líneas negras: secuen-

cias estratigráficas conocidas; en color: secuencias hipotéticas (basado en N.L. Gilinsky).

persistencias, tres bifurcaciones, etc.). Si, al contrario, pasáramos de 10 a 20 especies, es obvio que hay sólo una variante, o sea ( $p_2^{10}$ ), en donde todas las especies se bifurcan ( $p_2$ ). Si de 10 especies pasáramos a 15 (o a cinco), tendríamos valores intermedios. Finalmente, si tomáramos como punto de partida 5... o 15... especies, obtendríamos una vez más valores diferentes. Cuando el número inicial es 10, las posibles variantes son decenas de miles (concretamente, 59 049); con 15, son decenas de millones; si en el tiempo  $t_0$  hay 20 o más especies, el número de las variantes se hace literalmente astronómico.

Lo que acabamos de resumir, además de su interés intrínseco, es de gran importancia, dado que es la base para calcular el grado de probabilidad de un árbol dado y, de ahí, el nivel de probabilidad de cierta reconstrucción filogenética. Supongamos, por ejemplo, que se intente averiguar si es factible una reconstrucción de la filogenia de los elefantes durante los últimos seis millones de años (fig. 2.27), por lo menos desde el punto de vista formal. Esto es importante, ya que estamos trabajando con un árbol filogenético que está fundamentado en una serie de datos que se pretenden objetivos, o sea, sobre hallazgos fósiles.

En primer lugar se secciona el árbol "horizontalmente" en intervalos de 0.5 Myr<sup>3</sup> y se calcula para

cada intervalo el número de extinciones (E), persistencias (P) y bifurcaciones (B) (véase la fig. 2.27). Después se examina un primer intervalo, por ejemplo, entre 1 y 0.5 Myr; a partir de un grado de diversidad específica de 8, llegamos a 9 con una extinción, cinco persistencias y dos especiaciones. Es fácil calcular que el patrón que encontramos —1, 5, 2— corresponde a una de las 168 posibles variantes (sobre un total de 1016 para cuatro tipos, véase el cuadro 2.2). Estadísticamente, la probabilidad de la situación que hemos determinado es 0.268. Repitiendo estas operaciones para todas las secciones, y aplicando en forma adecuada el test del  $\chi^2$ , resulta que para el árbol en cuestión, considerado en conjunto (con 24 grados de libertad, o sea, 12 secciones  $\times$  2), la probabilidad está entre 0.1 y 0.5. El árbol filogenético en cuestión es por lo tanto posible, por lo menos desde el punto de vista probabilístico. De resultar lo contrario, hubiera sido preciso volver a reconsiderar nuestra reconstrucción filogenética, tratar de incrementar el número de los datos o formular nuevas hipótesis acerca del recorrido evolutivo del grupo en cuestión.

<sup>3</sup> Adoptamos el uso internacional: Myr = millón de años.

**Cuadro 2.2** TIPOS Y VARIANTES DE OCHO ESPECIES QUE SE CONVIERTEN EN NUEVE

Número de variantes	Número de estirpes		
	que se extinguen	que continúan	que se dividen
8	0	7	1
168	1	5	2
560	2	3	3
280	3	1	4
1016			

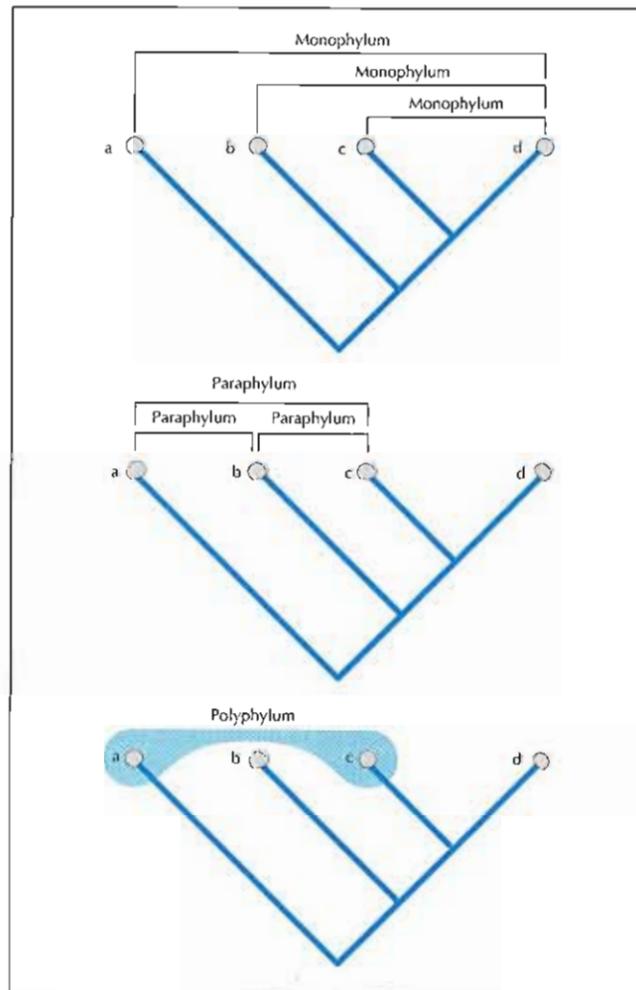
**2.7** Filogénesis y sistemática

**Grupos naturales y grupos artificiales**

Los autores de la escuela filogenetista (o cladista), que empieza con la obra de W. Hennig, aceptan tan sólo el monophylum como grupo natural y, por ende, admiten tan sólo taxones estrictamente monofiléticos. De ahí, tomando como referencia la figura 2.28, se acepta como natural un taxón que incluya las especies *c* y *d*, más otro que incluye *b*, *c* y *d*, y finalmente el más extenso, que incluye las cuatro especies consideradas. Tales taxones *integran* otros tantos monophyla, sólo en una dimensión **neontológica\***, o sincrónica; en un enfoque diacrónico, los mismos taxones comprenderían también todas las especies ancestrales comunes —y exclusivas— de cada grupo monofilético.

Según ciertos postulados, los autores de la escuela evolucionista tradicional, encabezada por G.G. Simpson y E. Mayr, aceptan como grupos naturales también otros conjuntos, como serían *a* y *b*, o *a*, *b* y *c* de la figura 2.28. Tales grupos, que para los cladistas serían **parafiléticos\***, comparten un mismo ancestro, que sin embargo *no es exclusivo*. Las especies *a*, *b* y *c* proceden todas de un mismo ancestro, pero éste es *también* ancestro de *d*. Desde el punto de vista de la distribución de los caracteres, estas tres especies difieren de *d* tan sólo por el hecho de que *no* presentan la(s) apomorfía(s) que caracterizan a *d*. Las especies *a*, *b* y *c* comparten, entonces, un carácter "negativo"; en otras palabras, en ellas los caracteres que en *d* se manifiestan en estado apomorfo se mantienen en condición plesiomorfa. En un nivel supraespecífico, un ejemplo clásico de esta situación está representado por el cladograma reptiles *vs.* aves (véase la fig. 2.29).

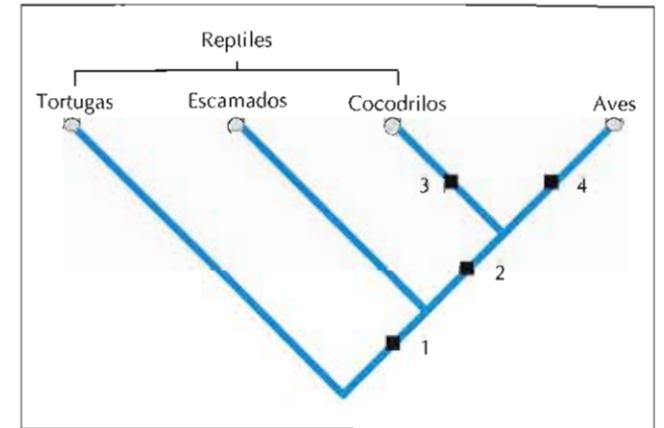
**2.28** Ejemplos de taxones monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos (modificado de M. Ridley).



Según los cladistas, los llamados reptiles forman un grupo artificial (*paraphylum*) que no puede aceptarse en la sistemática: los cocodrilos están más estrictamente relacionados con las aves que con el grupo formado por lagartijas y serpientes (*Squamata*). De acuerdo con el enfoque cladístico, los cocodrilos y las aves integran un grupo monofilético, que debería llamarse **arcosauria**.

Si bien los argumentos del cladismo parecen plenamente justificados, puesto que están fundamentados en relaciones de parentesco (y por lo tanto intrínsecas) entre especies y grupos superiores, no se puede pasar por alto la homogeneidad biológica de los "reptiles", a pesar de su condición de grupo parafilético.

Para evitar el riesgo de que desaparezca el término "Reptiles" —y sobre todo su contenido—, así como algunos más que indican otros tantos grupos y cuyo mantenimiento está justificado por consideraciones análogas, algunos autores proponen que "con la expresión reptiles tenemos que indicar al ancestro más reciente que éstos comparten con mamíferos y aves, más todos sus descendientes, haciendo caso omiso de los mamíferos y las aves".<sup>[155]</sup> Una segunda solución posible es considerar las aves y los mamíferos como dos grupos particulares de reptiles.<sup>[408]</sup> Finalmente, algunos biólogos proponen que, ante un caso similar al del grupo aves-rep-

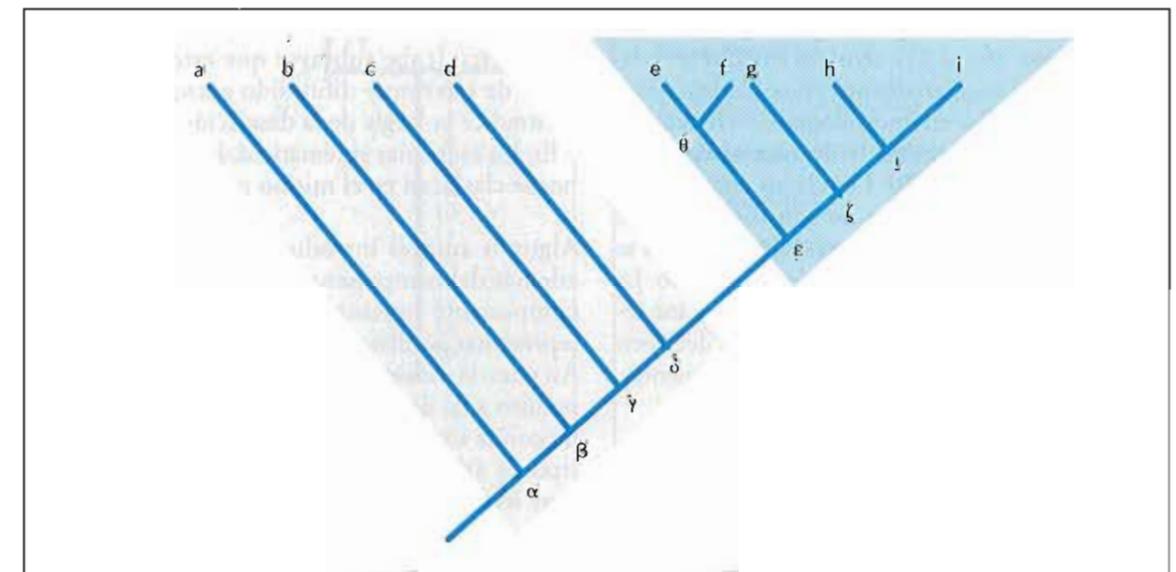


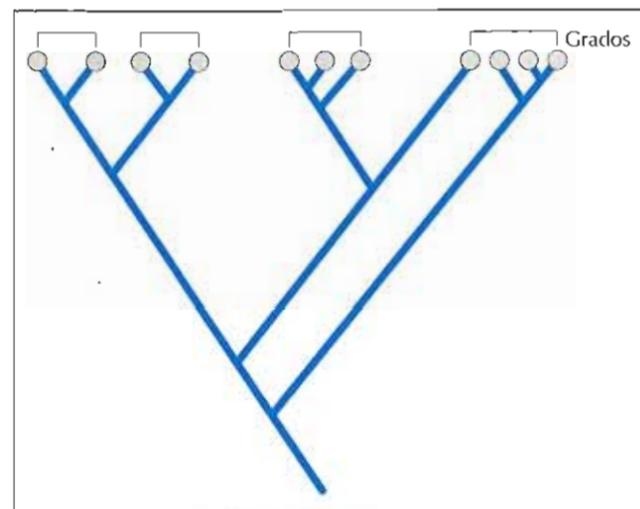
**2.29** Los cocodrilos están relacionados más estrictamente con las aves que con los demás "reptiles" (nombre que, al referirse a un grupo parafilético, debería escribirse entre comillas).

tiles, es decir, cuando se considere preciso tomar en cuenta los efectos de la drástica diferenciación anagenética de una rama filética, se admitan como lícitos los llamados "grupos parafiléticos convexos" (fig. 2.30).<sup>[187]</sup> Un **grupo parafilético convexo** se define como sigue: "un conjunto de especies es convexo si, para cualquier pareja de especies que lo integre, todas las especies que se distribuyen a lo

**2.30** En el marco del grupo monofilético representado por los taxones *a* ... *i* (todos, y tan sólo ellas, derivados del ancestro  $\alpha$ ), el subgrupo *e* ... *i* es igualmente monofilético, pues se remonta al ancestro  $\epsilon$ . Un subgrupo integra-

do por *a* ... *d*, es parafilético por no incluir a todos los taxones derivados de  $\alpha$ , y es convexo por no existir ninguna discontinuidad en la fracción del cladograma, que conecta con  $\alpha$  todos sus elementos subordinados.





**2.31** Nótese la diferencia entre clados (monofiléticos) y grados (basado en G.G. Simpson).

largo del recorrido filogenético que las une están también incluidas en el grupo". En otras palabras, no debe existir discontinuidad alguna en el árbol filogenético que conecta tales especies.

En cuanto a los grupos polifiléticos (fig. 2.28), ninguna de las corrientes taxonómicas actuales admite su validez, por haberse establecido en función de caracteres adquiridos por convergencia o paralelismo por parte de grupos filéticamente independientes. Un grupo integrado por peces y del-fines, por ejemplo, sería obviamente polifilético.

**Sistemática tradicional y sistemática cladista**

El enfoque evolucionista tradicional en sistemática distingue entre **clados\*** (= conjuntos monofiléticos) y **grados\*** (fig. 2.31), término con que se indican grupos no necesariamente monofiléticos, pero sí fundamentados en morfologías —en sentido muy amplio— diferentes (volvamos al ejemplo: reptiles vs. aves, fig. 2.29). Los clados están identificados por caracteres que no son forzosamente adaptativos, mientras la identidad de los grados se fundamenta en datos de fuerte valor adaptativo. La escuela evolucionista traduce su enfoque y sus resultados taxonómicos en **filogramas**, es decir, en esquemas que se ajustan a los principios siguientes:

- Es preciso distinguir entre clados y grados.
- Las ramas filéticas que se separan de las dicotomías tienen inclinación diferente, pues toman en cuenta también el número de las autapomorfías, o sea el nivel de divergencia de los caracteres. En

relación con los cladogramas, lo anterior hace que los filogramas contengan más información (por supuesto, los cladistas no están de acuerdo con esta afirmación).

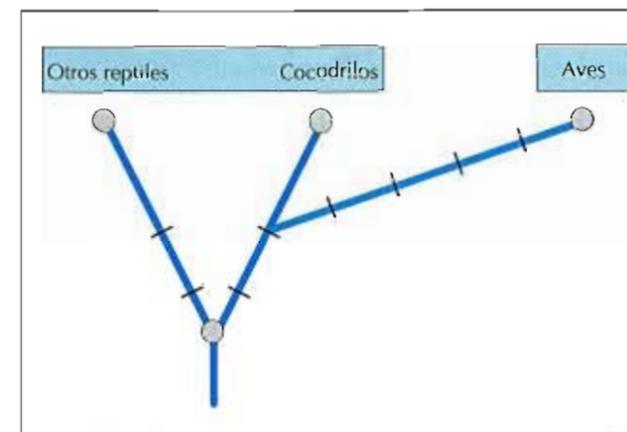
- En los esquemas sistemáticos de tipo categórico —como los de tipo linneano— dos taxones hermanos pueden ocupar niveles diferentes.

En el enfoque cladístico, al contrario, se propone una verdadera revolución en la sistemática clásica. Las categorías sistemáticas de abolengo linneano (Phylum, Clase, Orden, Familia, Género) se consideran un verdadero chaleco de fuerza, que impide una representación eficaz de la compleja ramificación del árbol filogenético. Y puesto que, de acuerdo con la teoría cladista, el proceso filogenético sigue un patrón rigurosamente dicotómico, para los cladistas los taxones también incluyen sólo dos —y no más— taxones inmediatamente subordinados. Por ejemplo, el taxón mamíferos no está integrado por tres taxones subordinados de igual nivel, monotremas, marsupiales y placentarios, sino por dos: monotremas y teria. Estos últimos, a su vez, incluyen a los marsupiales y placentarios, como taxones de un mismo nivel jerárquico (fig. 2.14).

En conclusión, un cladograma se ajusta a los siguientes principios:

- Las secuencias filogenéticas son siempre dicotómicas.
- Cada especie ancestral desaparece al momento de separarse en sus dos especies descendientes (de no ser así, la "especie madre" que sobreviviere a la dicotomía sería un conjunto parafilético).
- La representación de las dicotomías tiene que ser simétrica, en cuanto indica puras relaciones de parentesco (cabe subrayar que este principio, a pesar de estar muy difundido entre los cladistas, contradice la "regla de la desviación" de Hennig).
- En los esquemas sistemáticos, los grupos hermanos se clasifican en el mismo nivel jerárquico.

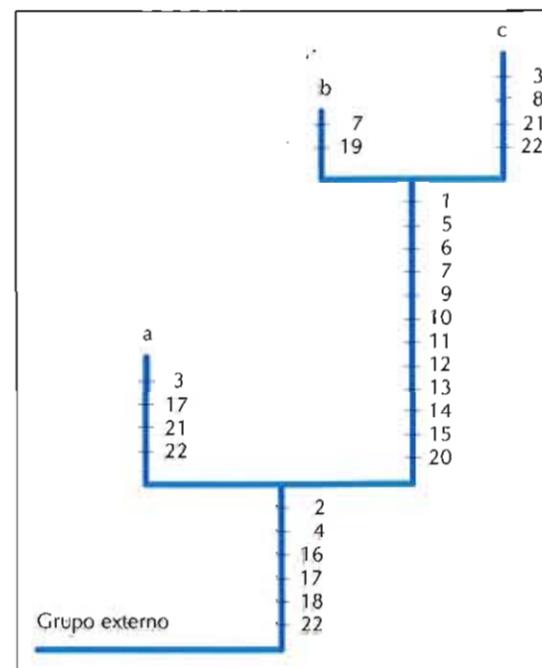
Algunos autores introducen en ciertos árboles, además del componente vertical (el tiempo), un componente horizontal, con el que pretenden representar las distancias evolutivas (fig. 2.32).<sup>[347]</sup> Así pues, la inclinación de los segmentos que corresponden a las diversas líneas filéticas varía de acuerdo con la situación que se quiera representar. Este tipo de árboles, sin embargo, resulta a menudo muy tosco (la mayor o menor divergencia respecto de la condición ancestral suele representarse tan sólo cualitativamente, también por motivos gráfi-



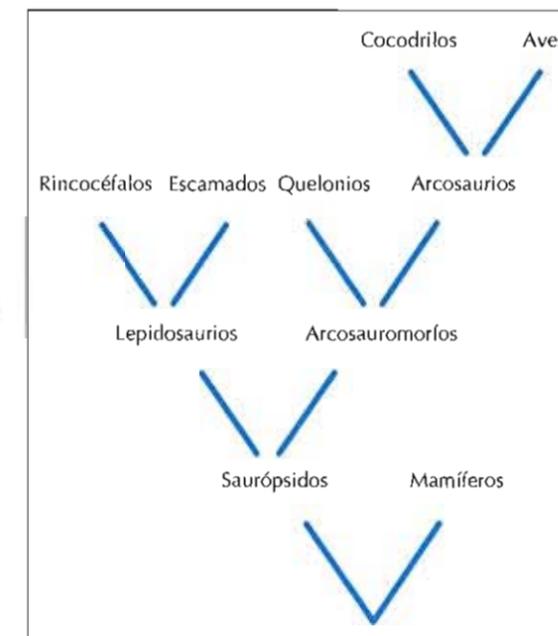
**2.32** La rama filética, más larga e inclinada, que lleva a las aves, indica su mayor distancia evolutiva con respecto a los demás taxones del esquema (modificado de E. Mayr).

cos). Un método de uso bastante reciente en cladística consiste en variar la longitud de las ramas del cladograma en función del número de los cambios evolutivos. De todos modos, este procedimiento no resulta del todo satisfactorio, pues

**2.33** En el cladograma, rotacionado por grupo externo, la longitud diferente de los segmentos pretende evidenciar en forma gráfica el distinto grado de acumulación de autoapomorfías en las sendas ramas filéticas. Nótese que a, b y c, a pesar de ser contemporáneos, no están alineados como en los esquemas corrientes.



**2.34** Este esquema filético puede deducirse inmediatamente del ejemplo de clasificación filogenética de los taxones correspondientes.



**EJEMPLO DE CLASIFICACIÓN TRADICIONAL**

**Clase Reptiles**

- Orden Quelonios
- Orden Rincocéfalos
- Orden Escamados
- Orden Cocodrilos

**Clase Aves**

**Clase Mamíferos**

**EJEMPLO DE CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA**

**Saurópsidas**

- Lepidosaurios
- Rincocéfalos
- Escamados
- Arcosauromorfos
- Quelonios
- Arcosaurios
- Cocodrilos
- Aves

**Mamíferos**

los nudos y las salidas del cladograma (fig. 2.33) no están alineados respecto del eje vertical y, por ende, el valor de  $y$  pierde su significado de referencia temporal.

En lo que atañe a los esquemas sistemáticos, el cladismo —o, por lo menos, su versión extrema— excluye totalmente el uso de las categorías linneanas tradicionales, ordenando los taxones en una escala jerárquica, como se ve en el ejemplo de la figura 2.33 (derecha). Un método tal permite traducir gráficamente un cladograma en el esque-

ma sistemático correspondiente de manera inmediata (véase la fig. 2.34). Desde el punto de vista formal, hay que reconocer que se trata de un método algo pesado, sobre todo cuando se quiere comparar —como es preciso en la biogeografía— esquemas sistemáticos de diferentes grupos. Al mismo tiempo, es patente la ventaja de poner inmediatamente de manifiesto las relaciones de parentesco que, como hemos resaltado varias veces, son las que presentan el mayor interés para los biogeógrafos.

## EL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN

La etapa inicial de toda investigación biogeográfica consiste en el análisis y la transcripción en un mapa de las áreas de distribución de las especies.<sup>[533]</sup> Sin embargo, al revisar los tratados de biogeografía publicados en las últimas décadas (véase por ejemplo Darlington,<sup>[146]</sup> Udvardy,<sup>[533]</sup> Nelson y Platnick,<sup>[383]</sup> Humphries y Parenti,<sup>[269]</sup> y hasta los más recientes de Brown y Lomolino<sup>[72]</sup> y Craw *et al.*<sup>[129]</sup>), nos quedamos sorprendidos por el hecho de que, si bien todos los autores resaltan lo que es obvio (la importancia del estudio de las áreas de distribución), no definen en forma explícita (y muy a menudo tampoco implícita) cuál es el **concepto de área de distribución** en el que se basan. De ahí nos planteamos el interrogante: ¿Qué es el área de distribución? Y, en primer lugar, ¿qué es el área de distribución específica? Con el fin de contribuir a fundamentar desde el punto de vista teórico cualquier estudio o análisis biogeográfico, consideramos imprescindible definir, de manera explícita y no ambigua, el concepto de área de distribución específica.

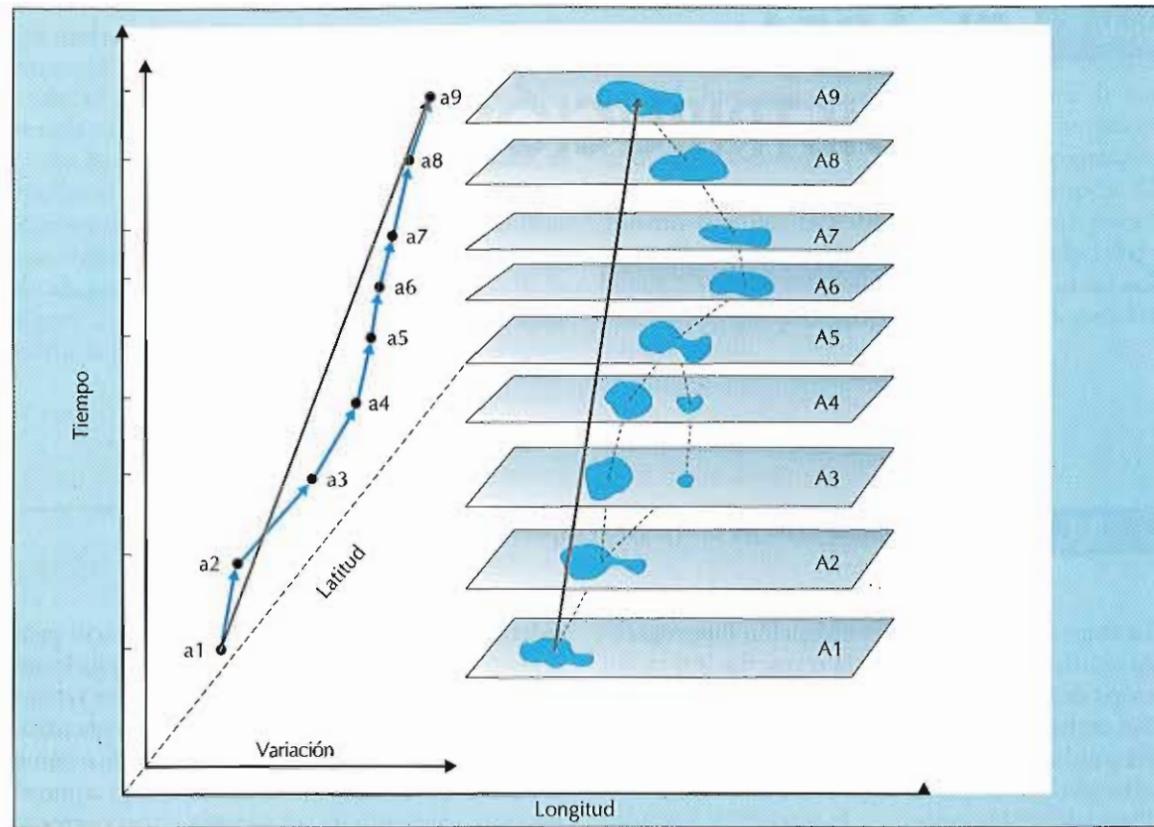
Si el área de distribución no fuera más que la mera proyección geográfica de la especie, no representaría otra cosa que una colección de puntos en el espacio y, por ende, su valor no rebasaría el de una clase de objetos\*. Así, toda interpretación biogeográfica en términos causales, tanto sincrónicos como diacrónicos, perdería gran parte de su fundamento teórico, reduciéndose a poco más que una descripción.

Del concepto de especie y de especiación que destacamos en el capítulo anterior se desprende que el área de distribución de una especie debe con-

siderarse como aquella fracción del espacio geográfico que queda definida por las interacciones con la especie en cuestión. Tal concepto recoge también las ideas más recientes de la ecología teórica,<sup>[329]</sup> que no considera el espacio geográfico como el puro soporte físico de la biosfera, sino como el segundo elemento de un sistema cuyas partes se ajustan y se modifican mutuamente. En otras palabras, podemos considerar el área de distribución de una especie como *aquella fracción del espacio geográfico donde tal especie está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosistema.*<sup>[607]</sup>

Este concepto del área de distribución específica permite, entre otras cosas, enfocar en términos no ambiguos, ni demasiado subjetivos, algunos problemas que proceden de las múltiples maneras en que los seres vivos ocupan el espacio. Por ejemplo, es frecuente que el biogeógrafo se plantee la pregunta: ¿Todo hallazgo no ocasional de una especie en un lugar dado implica necesariamente que tal lugar forma parte de su área de distribución?

Un ejemplo de este tipo de problemas son las áreas de **hibernación** de las aves migratorias. ¿Hay que considerarlas parte del área de la especie, al igual que los territorios de nidificación, que muy a menudo están separados por miles de kilómetros? Es claro que para la presencia de tales especies en los territorios de hibernación no resultan indiferentes las comunidades y ecosistemas locales. Sin embargo, es igual de evidente que el papel biológico —en el sentido más completo de la palabra— de las especies migratorias sólo tiene lugar en las áreas de reproducción. Durante el invierno, en las tierras templadas del hemisferio norte la



**3.1** Secuencia de las posibles etapas de la evolución del área de distribución A de la especie a. Así como el ocupante (gráfica izquierdo) sufre una evolución anagenética, cuyos etapas podemos indicar como "eidoforontes", la propia área sufre un proceso de evolución, tanto

cualitativo como cuantitativo, cuyas etapas pueden indicarse como áreas semaforontes (derecha). En ambos esquemas el segmento que conecta la etapa inicial y la final del proceso representa el sumatorio de todos los cambios que han ocurrido en el intervalo considerado.

ausencia de golondrinas y codornices, que han migrado hacia climas más favorables, no difiere sustancialmente de la "ausencia" de lirones, osos y murciélagos. Éstos, si bien no se han desplazado en sentido geográfico, también se escamotean a la temporada desfavorable por medio de la hibernación, "autoexcluyéndose" así por algún tiempo del sistema.

Una consecuencia de mayor alcance del concepto de área de distribución al que acabamos de referirnos involucra los aspectos teóricos de la biogeografía histórica. Si la especie es lo que confiere realidad de "área de distribución" al espacio que ocupa (en virtud de las interacciones que entre ambas entidades se establecen, como partes de un sistema integrado), entonces el área de distribución y su ocupante comparten un destino común. Más precisamente, el área de distribución, al igual que la especie, tiene propiedades ontológicas: nace (con el nacimiento del ocupante), se modifica a tra-

vés el tiempo y desaparece al desaparecer su ocupante. Con estas premisas, podemos considerar la evolución del área de distribución de una especie (fig. 3.1) no como una mera sucesión cronológica de la proyección geográfica de la especie en cuestión, sino como una secuencia de "áreas semaforontes", para las que se ha propuesto el término "nemoforontes" (= portadores de lugares) (Zunino, en prensa).<sup>[604]</sup> De acuerdo con este tipo de enfoque, el área de distribución se definiría como *la máxima secuencia de nemoforontes que mantienen entre sí una relación exclusiva ancestro-descendiente*. La interrupción de esta continuidad relacionada con la especiación (véase Zunino, 1998, 1999 y en prensa)<sup>[602], [603], [604]</sup> coincide con la extinción del área de distribución como tal entidad, y convierte los espacios ocupados por las poblaciones en proceso de divergencia en nemoforontes ancestrales de dos nuevas áreas de distribución. Con fundamento en estas premisas, consideramos que, así como la espe-

cie tiene propiedades genealógicas —además de ontológicas—, el área de distribución también tiene propiedades ontológicas y genealógicas.

Así como entre las sucesivas etapas de la evolución anagenética de una especie ("eidoforontes",

véase el cap. 2.3) se dan relaciones de tipo necesario, entre las sucesivas representaciones geográficas de una misma especie ("nemoforontes") se dan nexos que también son de orden causal.

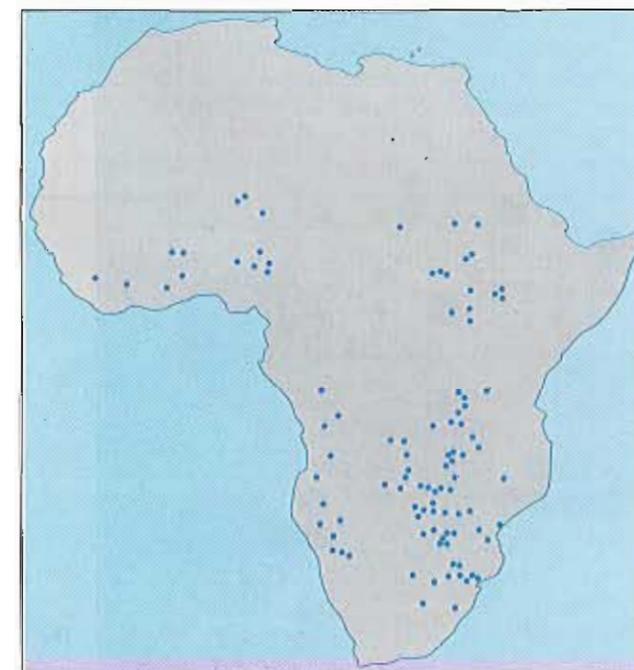
**3.2 La descripción del área de distribución**

Para realizar la descripción del área de distribución de una especie y su transcripción en un mapa es necesario, en primer lugar, trazar sus fronteras. Esta operación se realiza a partir de una "nube de puntos" (fig. 3.2), cada uno de los cuales representa una localidad que se atribuye a la misma área. En términos puramente descriptivos, una nube de puntos en un mapa puede constituir una representación suficiente de la distribución geográfica de una especie. Sin embargo, para un análisis más profundo y, sobre todo, para un estudio comparativo, es preciso reconstruir el desarrollo de las líneas de frontera del área. Tal reconstrucción puede efectuarse "a ojo" (fig. 3.3), o con diferentes métodos, más o menos estandarizados, diseñados para evitar los efectos de la subjetividad del operador. Entre éstos, mencionaremos por motivos históricos el mé-

todo del círculo mínimo (fig. 3.4c), del radio medio a partir del centro geométrico (fig. 3.4b), uno similar, elaborado por Calhoun y Casby (fig. 3.4a), y finalmente el del mínimo polígono convexo (fig. 3.4d). Todos estos métodos ya se consideran obsoletos, porque pasan por alto que los datos que se utilizan no son puntos geométricos, sino muestras aleatorias de unidades poblacionales, y que éstas tienen una dimensión en el espacio. Sin embargo, hay que reconocer que se trata de los primeros intentos de sortear la atrevida subjetividad con la que muy a menudo hoy todavía se trazan las áreas de distribución.

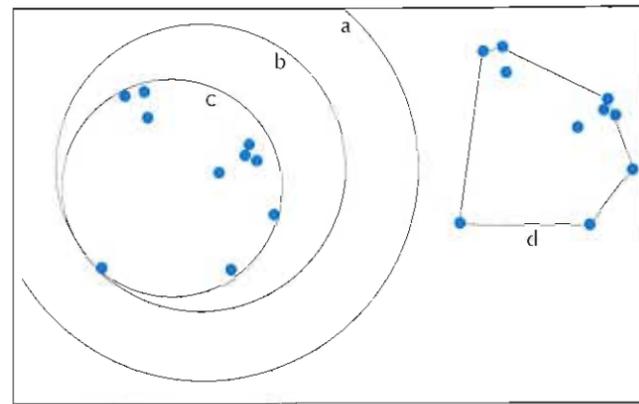
Actualmente, existe la tendencia a utilizar dos métodos diferentes, ambos informatizados: el **método cartográfico** y el **areográfico**. El *método cartográfico*<sup>[93]</sup> consiste en colocar sobre un mapa un retículo de mallas cuadradas, cuyos lados miden generalmente 10 km —por lo menos, en Europa—. Como base, suelen utilizarse los mapas elaborados mediante la proyección Universal Trans-

**3.2** Representación de un área de distribución con el método de la "nube de puntos".



**3.3** Representación "ojo" de un área de distribución a partir de puntos puntuales.





**3.4** Representación de la misma área de distribución a partir de una serie de datos puntuales, de acuerdo con el método del círculo mínimo (c), del radio medio medido a partir del centro geométrico (b), del método de Calhoun y Casby (a) y del mínimo polígono convexo (d) (modificado de E.H. Rapoport).

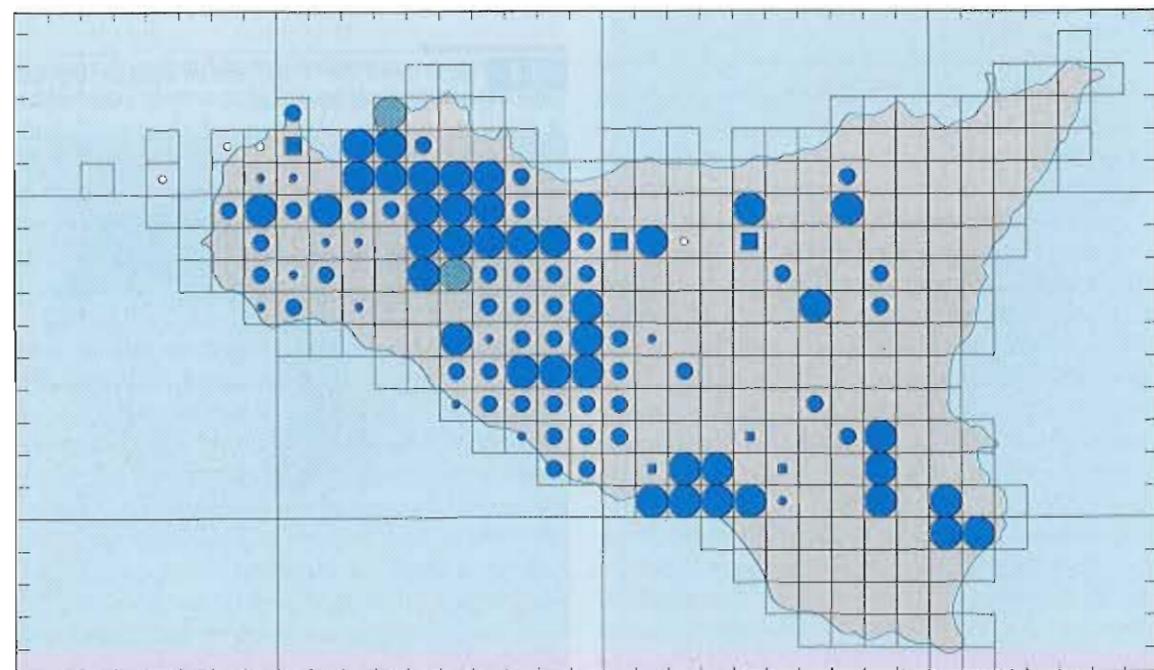
diferenciados permite asociar a la presencia de la especie datos referidos a su **abundancia** y/o a la cronología de los hallazgos (véase, por ejemplo, la figura 3.5).

Los **métodos areográficos**,<sup>[440]</sup> por el contrario, siguen utilizando las tradicionales “nubes de puntos”, en el supuesto de que marcar un punto en un mapa con el mayor cuidado posible permite evitar el error de atribuirle una dimensión arbitraria, cosa que sí ocurre con el método cartográfico. Por otra parte, la areografía toma en cuenta que un hallazgo representa una unidad poblacional y que, por ende, forzosamente tendrá que ser transformado en una unidad espacial. Sin embargo, la extensión de tal unidad no puede establecerse *a priori*, siendo función de algunas variables subjetivas relacionadas con las características del muestreo, y sobre todo de las propiedades intrínsecas de la población. *Ceteris paribus*, es función de la manera con que la especie ocupa su espacio. El procedimiento areográfico para dibujar el área de distribución deriva de la aplicación de la teoría de los grafos y, en particular, del concepto de árbol de máxima conectividad. Los puntos se unen por medio de un grafo abierto (que no forme circuitos), que minimice el recorrido entre cada punto de la

versal de Mercator (UTM). La ubicación de un hallazgo en el interior de una malla del retículo hace que se le considere “positiva”, independientemente de la colocación del dato en el marco de la superficie representada por la malla. El uso de símbolos

**3.5** Representación de un área de distribución de acuerdo con el método cartográfico. El empleo de distintos símbolos permite diferenciar los datos de la presencia

en cada malla del retículo, agregando la información cronológica y la abundancia (modificado de C. Iapichino y B. Massa).



nube. El valor de los arcos, es decir, de los segmentos que unen dos puntos, se somete a elaboración estadística, obteniéndose así el llamado “índice de propinquidad media” que se utilizará como radio para trazar un círculo alrededor de cada punto (fig. 3.6a). El círculo en cuestión representa la unidad elemental del área de distribución, tal como la malla para el retículo en el método cartográfico; sin embargo, en la areografía su tamaño se ajusta a las características de cada especie. De la unión de las unidades elementales, que se efectúa, una vez más, mediante cálculos estadísticos, resulta el perfil del área de distribución (fig. 3.6b).

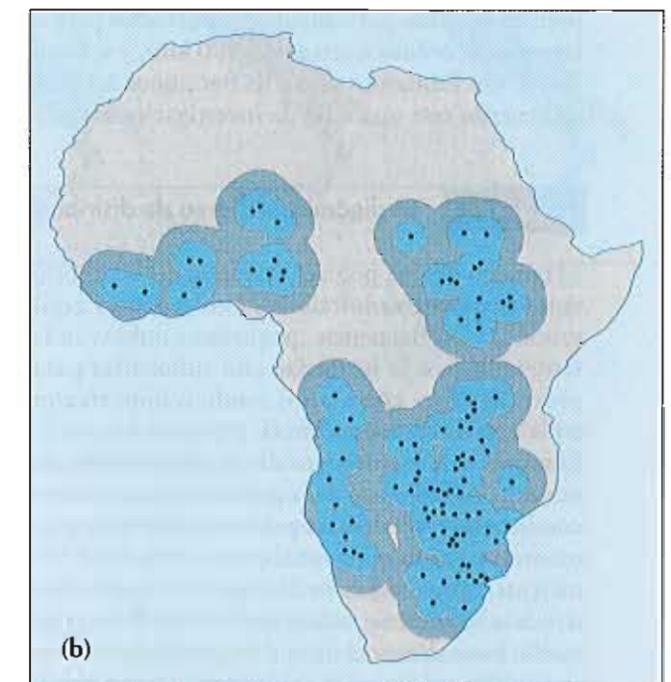
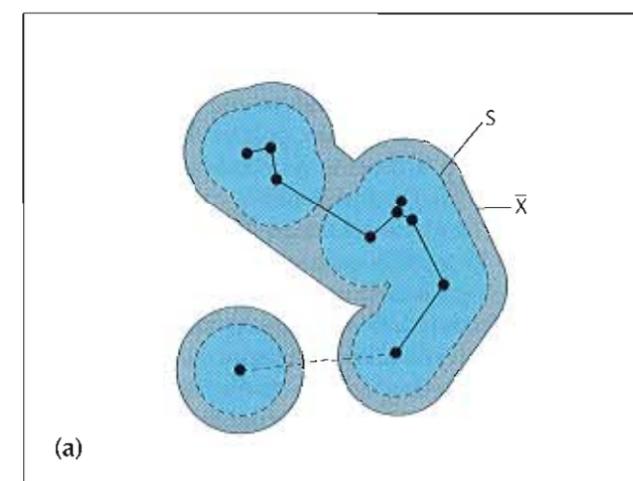
El análisis de modelos ficticios ha demostrado que el “rendimiento” del método areográfico es mejor cuando se tienen muestreos aleatorios (es decir, datos que se distribuyen irregularmente, como los que suelen utilizarse en la biogeografía), y también cuando la nube de puntos disponible no es particularmente densa. Si bien es menos elegante que la areografía, el método cartográfico ha tenido gran éxito en los últimos años, sobre todo en Europa, por ser mucho más ágil y por basarse en técnicas informáticas que han tenido un gran desarrollo.

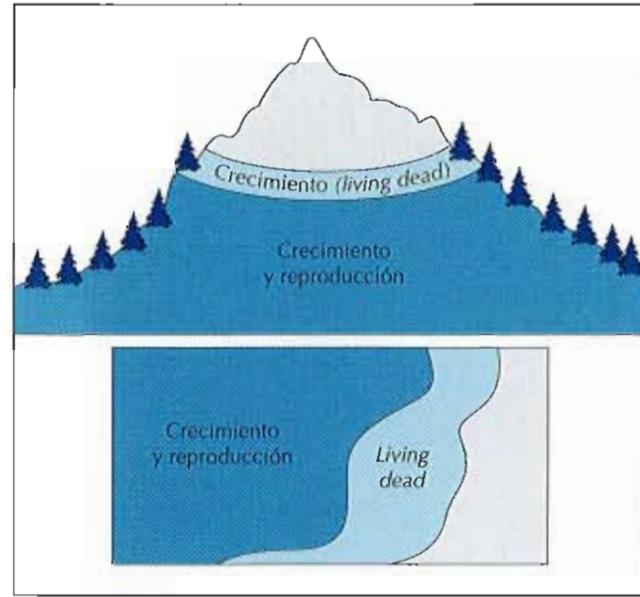
En todo caso, nos parece evidente que ambas representaciones del área de distribución adolecen de un mismo e insalvable defecto: los mapas son sólo intentos imperfectos de transcribir sobre una superficie plana una realidad que se distribuye en una

superficie convexa, lo cual es matemáticamente imposible. Además, los mapas anulan el relieve. A gran escala, esto puede ser irrelevante; sin embargo, cuando el análisis involucra territorios limitados y fisiográficamente muy complejos (el norte de Italia, el estado mexicano de Oaxaca, etc.), los puntos que estén distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal pueden aparecer más cercanos de lo que realmente están y provocar una deformación de la imagen final del área.

De todas formas, los métodos que acabamos de mencionar permiten lograr imágenes más o menos satisfactorias del perfil del área de distribución de la especie, de sus fronteras externas —y, eventualmente, internas—, así como de sus posibles disyunciones. Sin embargo, al biogeógrafo también le interesa saber cómo está ocupada el área de distribución. Es evidente que un área puede considerarse ocupada de manera más o menos homogénea en función del poder de resolución del observador (fig. 3.7). En cualquier caso, la ocupación del área nunca es realmente homogénea, debido tanto a la condición **anisótropa\*** del ambiente (es decir, a la falta de homogeneidad de los vínculos que el medio impone al ocupante en puntos diferentes del área) como a la dinámica demográfica del propio ocupante. Por ejemplo, en California la lagartija *Cnemidophorus hypererythrus* se distribuye en un territorio cuya superficie sería de unos 11 300

**3.6** Representación de un área de distribución según el método areográfico, en un ejemplo ficticio (a) y otro real (b). Las unidades básicas —relativas a cada punto— han sido trazadas utilizando como radio la media aritmética  $\bar{X}$  de los arcos, o la desviación estándar (S) (modificado de E.H. Rapoport).





**3.9** Con frecuencia, las fronteras de un área de distribución están ocupadas por individuos que no son reproductores (*living dead*).

menor altitud, sobreviven sin lograr reproducirse. En otras palabras, lo que es realmente el área de distribución está rodeado por una franja ocupada por lo que D.H. Janzen llamó *living dead* (muertos vivientes). Estos individuos pueden influir incluso en forma muy significativa en la economía del sistema, aunque no lo integran realmente puesto que no pueden reproducirse.

La importancia de las zonas marginales ocupadas por los muertos vivientes es tanto mayor cuanto más pequeña es el área de distribución. Ya que el tamaño de las áreas de distribución tiende a reducirse con la latitud, los muertos vivientes abundan especialmente en los trópicos, lo cual también contribuye a incrementar la **biodiversidad** en las regiones cálidas. La relación entre latitud y tamaño de las áreas se expresa en la **regla de Rapoport**: *El promedio del rango latitudinal que ocupan las especies aumenta al aumentar la latitud*. Así, por ejemplo, las áreas de distribución de las especies arbóreas que en Estados Unidos viven en el nivel del paralelo 30° (Texas-Florida) se extienden en sentido latitudinal por unos 18°, mientras más al norte (Alaska), alrededor del paralelo 70°, su amplitud alcanza en promedio los 38° (fig. 3.10). La explicación es básicamente ecológica: si tomamos en cuenta que la variación térmica aumenta con la latitud (en el centro de Alaska se registran tempera-

turas de hasta -30°C en invierno y de +30°C en verano), queda claro que las plantas y los animales que colonizan tales regiones poseen una gran tolerancia térmica, y están adaptados a ocupar áreas extensas con características climáticas muy diferenciadas. La regla de Rapoport ha sido debatida con cierta frecuencia. Hoy en día algunos autores la consideran válida, otros no, y otros más la aceptan sólo parcialmente.<sup>[117], [246] [285], [516], [517]</sup>

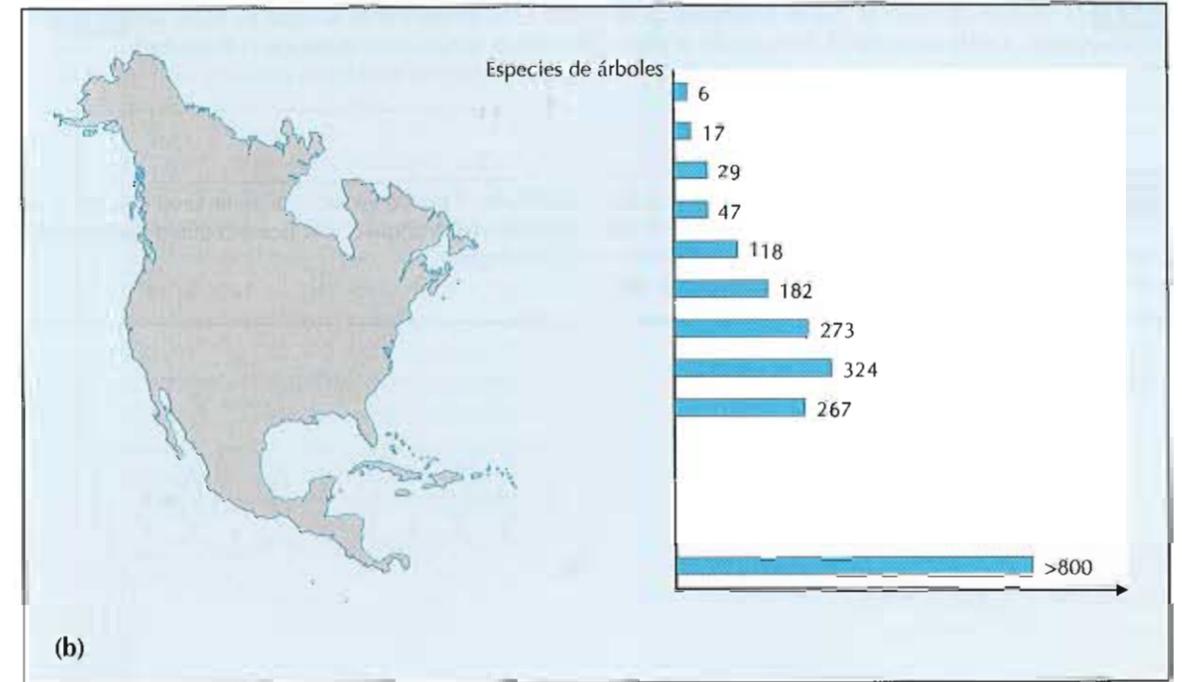
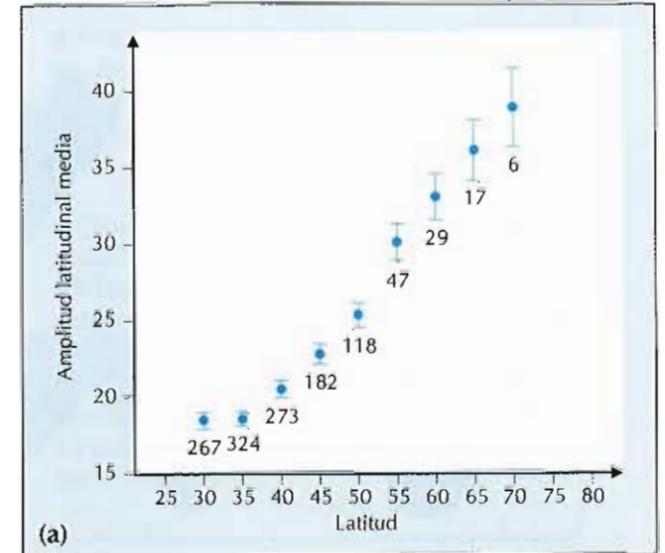
Por último, el área de distribución específica es una entidad compleja, no homogénea, y sobre todo dinámica; resulta de la interacción entre tendencias opuestas y se encuentra constantemente en estado de equilibrio fluctuante. Lo que varía no es sólo el número de individuos que integran cada población —como acabamos de resaltar, también el espacio ocupado está sometido a fluctuaciones—. Los movimientos de los animales en el ámbito de la población son básicamente casuales y se asemejan a los de las moléculas de un gas. El hallazgo casual de un lugar favorable aumenta las probabilidades de supervivencia del individuo; lo opuesto se da en los lugares desfavorables.

**Modificaciones del área de distribución**

El área de distribución de una especie puede ampliarse, reducirse, desplazarse, fragmentarse y sufrir otras modificaciones antes de desaparecer con la extinción de su ocupante (fig. 3.11). En el pasado, algunos autores indicaron que la evolución del área de distribución respondería a un proceso cíclico comparable al ciclo biológico del individuo; es decir, las áreas pasarían por la etapa de juventud, madurez y, finalmente, envejecimiento (hay que destacar, sin embargo, que un autor como G.G. Simpson consideraba muy dudosa la analogía). La más simple modificación que puede afectar un área de distribución es la expansión seguida de contracción. Si al final del proceso el área ocupada por la especie ya no coincide con el territorio original, entonces hablaremos de desplazamiento (fig. 3.12a). Los episodios de expansión y contracción de las áreas pueden complicarse en varias formas y llevar a la formación de unidades aisladas, en presencia o no de barreras (fig. 3.12c, d).<sup>[146]</sup>

Otra clase de desplazamientos ocurre cuando una especie viene ocupando territorios diferentes, sin que ello implique expansiones ni reducciones sensibles (fig. 3.12b). En contados casos se trata de movimientos “organizados”, como son los de los lemmings o de ciertas poblaciones humanas. Es más frecuente que se trate del efecto final de un sinnúmero de movimientos, en buena parte casuales,

**3.10 (a)** Extensiones latitudinales medias de las áreas de distribución de algunas especies arbóreas de América del Norte en función de la latitud. Las líneas corresponden a las medias, los números a los números de las especies. **(b)** Número de especies de árboles de América del Norte a diferentes latitudes (de G. Stevens).

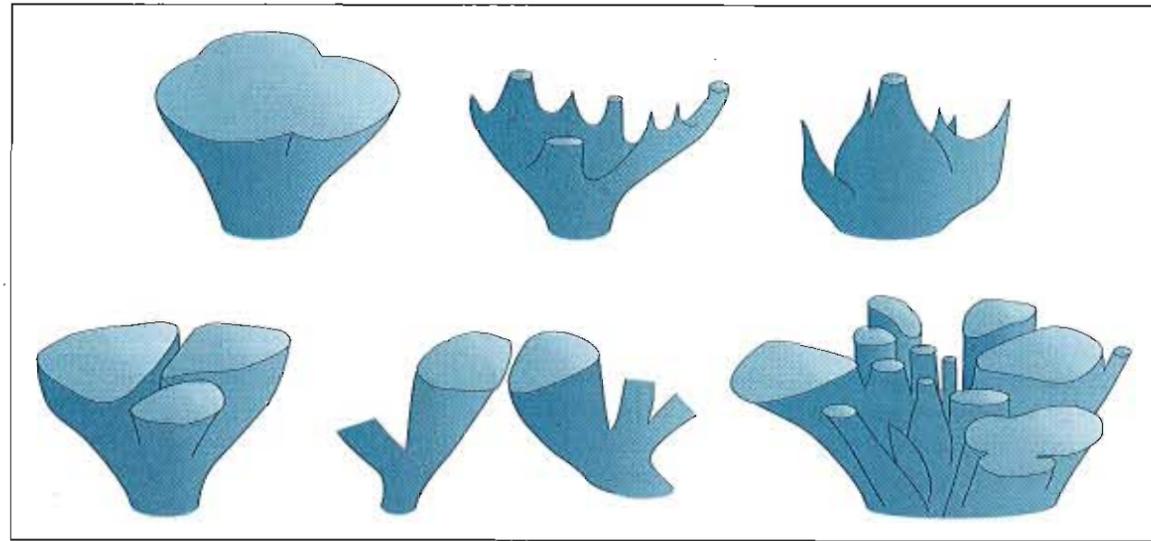


de grupos familiares o de individuos: los individuos que avanzan en la dirección “correcta”, o sea, hacia los sitios más favorables, sobreviven; los demás se extinguen.

Las vicisitudes que sufren las áreas de distribución de las diferentes especies son los acontecimientos que en última instancia determinan la presencia, la ausencia y la abundancia de una biota; en una palabra, su estructura. Efectivamente, el paisaje biológico que nos rodea resulta de una historia de áreas de distribución. Cada ambiente natu-

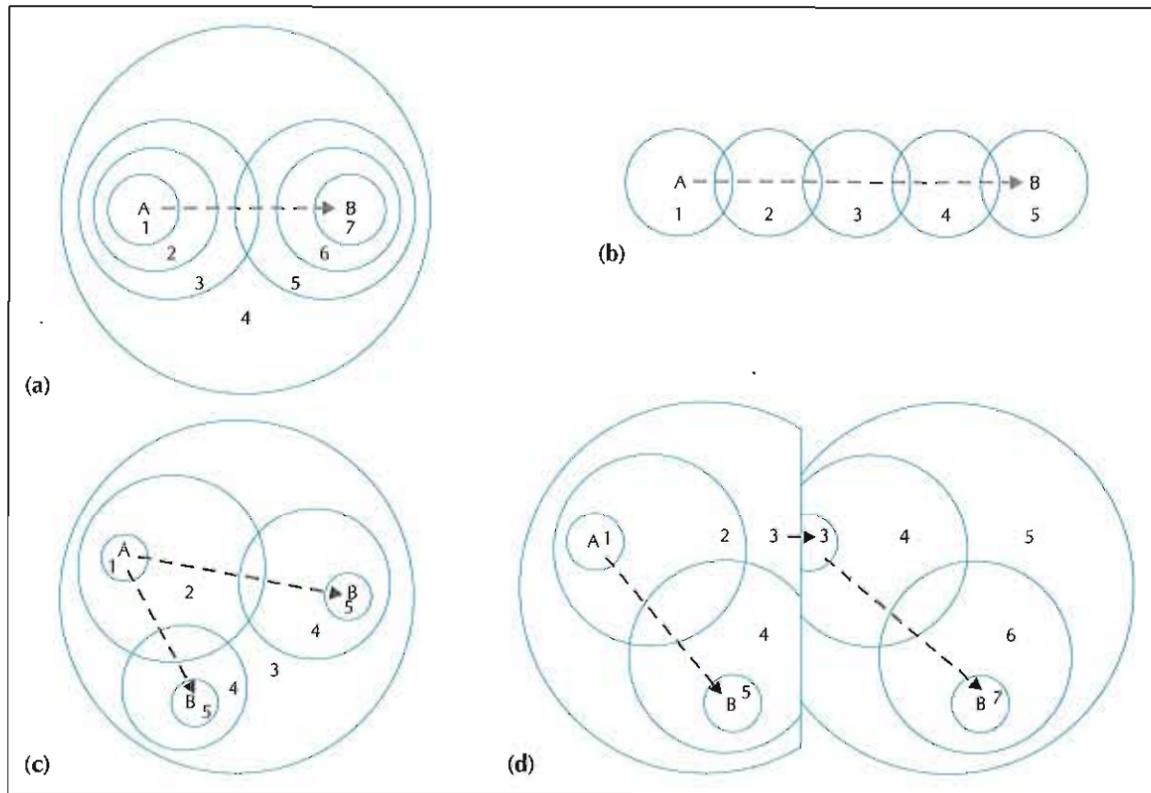
ral, de la pradera a la selva, del desierto al litoral, está ocupado por gran número de especies de bacterias, protistas, hongos, plantas y animales; en la microfauna de un metro cuadrado de suelo, aunque no sea especialmente fértil, se encuentra un promedio de casi cien especies tan sólo de nematodos y, muy a menudo, hasta en los ambientes que parecen ser más pobres de vida, los especialistas en mamíferos, los ornitólogos, los malacólogos, los entomólogos, los botánicos, etc., descubren la presencia de un número relevante de especies que





**3.11** El área de distribución puede fragmentarse de varias maneras, siendo una entidad dinámica. En el plano horizontal se representa el espacio, el eje vertical corresponde al tiempo (redibujado de F. Ehrendorf).

**3.12** Un área de distribución A puede expandirse y después restringirse (a), o desplazarse paulatinamente en el espacio (b); con B indicamos su posición final. La evolución del área A puede causar en B una disyunción (c); finalmente, A puede evolucionar en un área disyunta si el ocupante (d) franquea una barrera (línea vertical) (de P.J. Darlington).



suelen resultar inadvertidas para un observador superficial. Este hecho se debe a dos factores: el primero es bastante trivial, y consiste en la dificultad de capturar, e incluso divisar, muchos de los organismos, sobre todo animales —gran cantidad de los cuales son de actividad nocturna, o de costumbres muy sigilosas—; el segundo, sin embargo, está relacionado con la distribución de la abundancia: en cada grupo, y en cada ambiente, suelen encontrarse pocas especies comunes y muchas francamente raras (fig. 3.13).

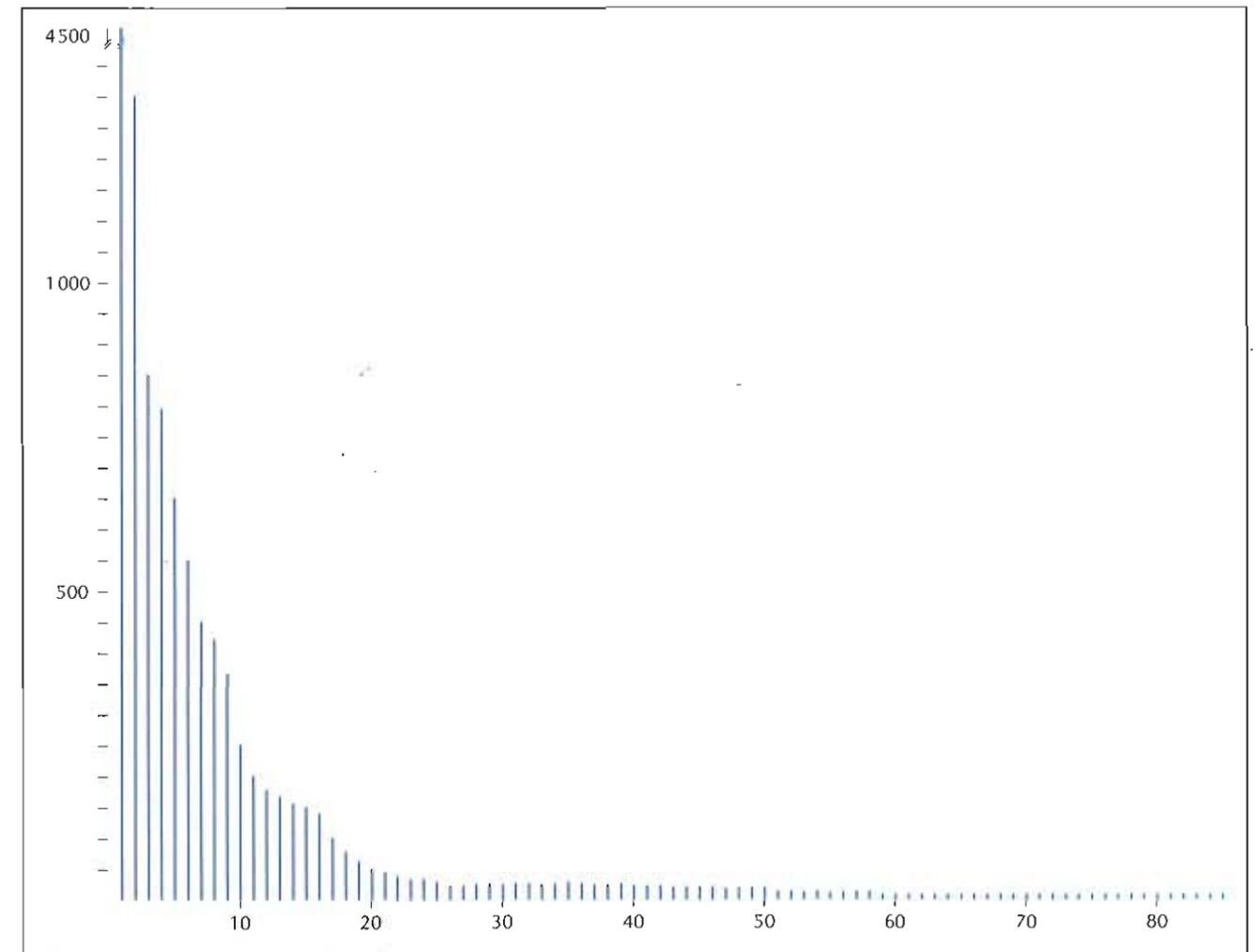
Las **especies comunes** dominan sobre todas las demás por el número de sus efectivos o por la biomasa; tienen un interés biogeográfico notable, y sobre todo ecológico. Unos cuantos taxo-

nes superiores están integrados por una mayoría de especies dominantes; es decir, representan los grupos de mayor éxito biológico. Entre los vertebrados no marinos, por ejemplo, se encuentran:

- **Ciprínidos:** son los peces dominantes en las aguas interiores.
- **Ránidos:** prácticamente cosmopolitas, son los anfibios más comunes.
- **Colúbridos:** una de las familias de serpientes que cuenta con el mayor número de especies; está representada en casi todo el mundo.
- **Paseriformes:** son las aves más comunes en todos los continentes.

**3.13** Abundancia relativa de 85 especies de nemátodos halladas en el fondo de un afluente del río Po (norte de Italia). Sólo podemos considerar realmente abundan-

te la especie *Paraigalaimella bernensis*, representada en la muestra por 4 500 individuos, y unas pocas más.



• **Roedores:** comprenden 41 por ciento de las especies actuales de mamíferos, muy abundantes por doquier.

Otro taxón muy bien representado —aunque tan sólo por una especie— es el género *Homo*. Sin detenernos más en los ejemplos, que por lo demás provienen con toda claridad de una extensa literatura, hay que resaltar que, en términos generales, un número limitado de formas (especies o grupos taxonómicos de nivel superior, que no rebasan el de familia) monopolizan prácticamente la mayoría de los recursos naturales del planeta. En conclusión, existe una especie de oligarquía biológica, donde el máximo éxito reproductivo, ecológico y biogeográfico es privilegio de unos pocos grupos de organismos.

Lo que acabamos de subrayar, sin embargo, no contradice el hecho de que hay un sinnúmero de taxones poco comunes, e incluso realmente raros, que ocupan los nichos ecológicos cuya posición podríamos calificar de “intersticial” respecto de la de los grupos dominantes. Hay motivos para considerar que las especies raras, aunque sean muy poco relevantes por su número de efectivos y biomasa, tienen un papel esencial en los equilibrios naturales. Son ellas, efectivamente, las que más aportan a la biodiversidad, mucho más incluso que las especies dominantes.

Es muy posible que la existencia de unas pocas formas dominantes se deba a ciertas ventajas iniciales de algunos taxones que, con el paso del tiempo, habrían mejorado sus propias características morfológico-funcionales de acuerdo con un proceso de tipo autocatalítico. Efectivamente, las especies que amplían su área de distribución y, por lo tanto, también sus oportunidades evolutivas, son siempre las dominantes: en términos generales, y a pesar de las excepciones, podemos considerar que los organismos se difunden en el espacio en función de adquirir ventajas, no para escapar a situaciones desfavorables.<sup>1</sup>

Los grupos dominantes no están destinados a quedar como tales para siempre. Tarde o temprano,

<sup>1</sup> Es interesante recordar que, al contrario de lo que se sostuvo en el pasado, muchos fenómenos migratorios humanos se deben a la búsqueda de buenas oportunidades más que a la huida de condiciones extremas. No siempre es cierto que el emigrante pertenece a la clase social más pobre, también puede ser el que dispone de los medios suficientes para viajar y de las capacidades necesarias para mejorar su vida en un nuevo contexto económico y social.<sup>[541]</sup>

el medio físico y/o biológico sufre un cambio, y lo que en un momento dado había sido un factor de ventaja se convierte en algo negativo. Así, ocurre que algunos grupos importantes y muy difundidos desaparecen, como los dinosaurios, o se reducen a un componente bien modesto, como ocurrió con los braquiópodos. Los últimos representan uno de los llamados **grupos relictuales**, que suelen ser llamados —aunque impropia— “fósiles vivos”. Además de los braquiópodos, que ya mencionamos y que hoy día han sido casi enteramente reemplazados por los moluscos bivalvos, cabe recordar los dipnoos de las aguas dulces tropicales, los cecílicos, las salamandras, las tortugas, los cocodrilos y, entre los mamíferos, los monotremas y los marsupiales. Algunos de los taxones relictos sobrevivieron gracias al hecho de ocupar áreas muy aisladas del resto del mundo, como es el caso del tuatara (*Sphenodon punctatus*) de Nueva Zelanda y, a mayor escala, de los marsupiales. Con mayor frecuencia los grupos relictos deben su supervivencia al hecho de ocupar áreas que son relativamente estables tanto desde el punto de vista climático como ecológico, en primer lugar las regiones tropicales. Es el caso de muchos de los animales que acabamos de mencionar; es importante destacar que no siempre las formas relictas están en peligro de extinción o sufren procesos de contracción. Basta recordar al tlacuache (*Didelphis marsupialis*) que, a pesar de ser un marsupial de tipo primitivo, compite exitosamente con varias especies de mamíferos mucho más modernas, a tal punto que su área de distribución, de matiz netamente neotropical, está expandiéndose año tras año hacia el centro y norte de América del Norte.

**Área de distribución y factores limitantes**

Entre los factores que condicionan tanto la extensión como la forma del área de distribución de una especie, el clima tiene un papel de importancia primordial. Concretamente, la temperatura es la mayor responsable de la distribución espacial de los organismos. Hay que subrayar que no se trata de la temperatura en sí, sino más bien de sus variaciones a lo largo del día y de las estaciones, tal como pusimos de relieve al hablar de la regla de Rapoport. Muchos autores clásicos, como G. Buffon, A.R. Wallace o W. Matthew, ubicaban en las zonas templadas septentrionales, sobre todo del Viejo Mundo, el centro de dispersión y posible evolución de los seres vivos. De acuerdo con este enfoque —que por otra parte parece hoy demasiado eurocéntrico— los cambios climáticos que sufrieron las tie-

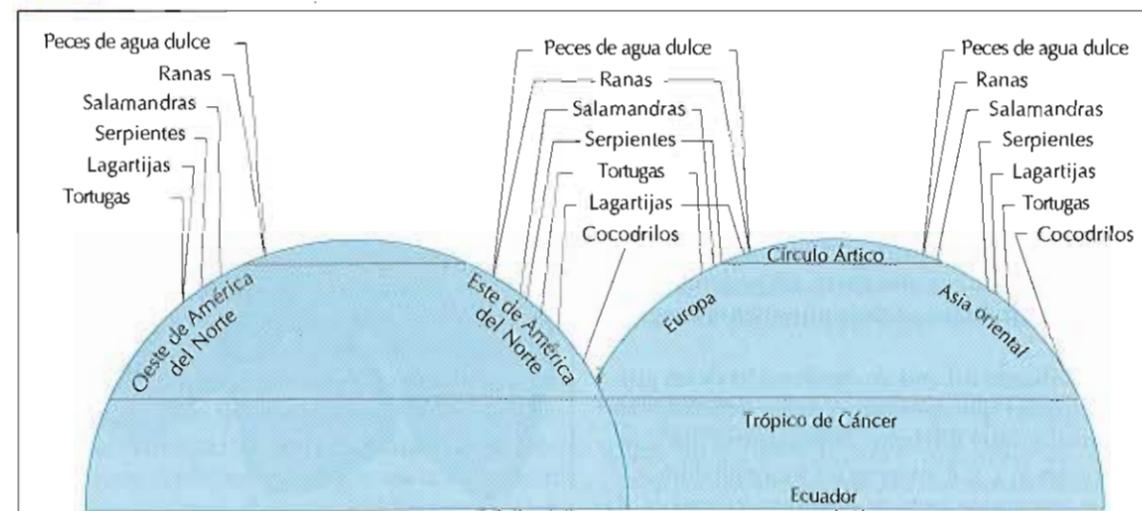
rras septentrionales durante las glaciaciones, así como su fuerte estacionalidad, representarían un factor importante que habría impulsado y seguiría impulsando la evolución orgánica hacia modificaciones y adaptaciones siempre novedosas y diferentes. Esta hipótesis tuvo el gran mérito de promover tanto un gran incremento en los datos y las observaciones como un intenso debate, cuyo resultado fue impulsar notablemente los estudios de la biogeografía histórica. Sin embargo, tal hipótesis resultó insostenible, y prácticamente se invirtió durante las primeras décadas del siglo xx. En la actualidad, los biogeógrafos evolucionistas (para los vicariancistas y los panbiogeógrafos esto no tiene ningún sentido: véase cap. 8) consideran que la mayoría de los taxones se originó en los trópicos, donde todavía hoy se encuentran los valores más altos de biodiversidad y de riqueza sistemática. Sólo un número limitado de especies pudo colonizar las zonas templadas, y poquísimas las regiones circumpolares. Un ejemplo clásico es el género *Rana*, taxón dominante en casi todas las tierras firmes. Se considera que este género de anfibios tuvo su origen en las zonas tropicales del Viejo Mundo; sin embargo, también se conocen muchas especies en áreas templadas. Únicamente dos especies eurasiáticas —*Rana temporaria* y *R. arvalis*— están presentes también al norte del Círculo Polar Ártico, donde las poblaciones logran sobrevivir gracias a mutaciones que acortan el periodo de desarrollo larvario. El crecimiento rápido de los renacuajos es imprescindible para su supervivencia durante el corto verano ártico. La única rana americana que actualmente

puede sobrevivir en condiciones similares, la *R. sylvatica*, es una especie estrictamente afín a las dos del Viejo Mundo. Este hecho suele interpretarse como resultado de la antigua dispersión de una rana asiática hacia el este por el estrecho de Bering, y su posterior indigenación en América del Norte.

Las temperaturas bajas, más que constituir sólo un factor, resultan ser un complejo de distintos factores limitantes. Efectivamente, la frontera septentrional —o meridional— de un organismo puede estar determinada por la mínima invernal o por la estival, o por una media de las mínimas de todo el año. Además, las temperaturas desfavorables pueden afectar a los jóvenes más que a los adultos, en el momento del parto más que durante la búsqueda del alimento, etc. En otros casos, el efecto del frío es indirecto, pues el factor que realmente actúa puede ser el tiempo de permanencia de la nieve (muy importante para los herbívoros) o la presencia de competidores que resulten más eficientes en cierto intervalo de temperatura.

Los climas fríos limitan sobre todo la distribución de los animales heterotermos (o ectotermos) en relación directa con su nivel de evolución (fig. 3.14). Así, los peces, cuyo hábitat acuático atenúa las variaciones térmicas e impide que la temperatura baje excesivamente, logran colonizar también los mares y los lagos más fríos de las regiones polares. Los batracios, que son organismos prácticamente acuáticos y cuyo ciclo reproductivo es apenas más complejo, presentan exigencias térmicas no muy diferentes. En cambio, los reptiles, con un sistema de reproducción más sofisticado y un des-

3.14 Límites septentrionales de la distribución de algunos vertebrados (modificado de P.J. Darlington).



arrollo más organizado, son más exigentes en cuanto a condiciones térmicas. Su necesidad de calor limita drásticamente su presencia en latitudes altas; sin embargo, algunas serpientes y lagartijas se han adaptado al frío, convirtiéndose en organismos ovovivíparos: la hembra no deposita sus huevos, los guarda en su cuerpo y “sigue al sol”, calentándose lo más posible hasta el nacimiento de la cría.<sup>[484]</sup>

El caso de los organismos homeotermos (aves, mamíferos) es muy diferente: estos animales son capaces de mantenerse calientes mediante un mecanismo metabólico y, por ende, su distribución no necesariamente está limitada por las bajas temperaturas. Gaviotas, lechuzas, roedores, osos, renos, focas y otros animales rebasan los límites de distribución espacial que las temperaturas del medio imponen a reptiles y demás vertebrados heterotermos.<sup>[146]</sup> No es sorprendente que ciertos vertebrados homeotermos no hayan logrado colonizar

regiones de clima rígido o que incluso mueran en los ambientes fríos —pues se trataría de especies que se originaron y evolucionaron en áreas de latitud baja—. El *Homo sapiens*, por ejemplo, que pertenece a un grupo de simios tropicales, sólo está adaptado a los climas cálidos. Efectivamente, todavía hoy nuestro cuerpo se mantiene —si bien al abrigo de ropas o mantas— en condiciones de microclima tropical, con una temperatura de aproximadamente 30°C. Nuestra especie pudo expandir su área de distribución sólo gracias al microclima artificial que supo crear alrededor de su cuerpo, con la indumentaria y el control del fuego.

El tema de los parámetros climáticos como factores que condicionan el área de distribución podría ocupar muchas páginas más. La literatura que trata este tema es realmente muy abundante, por ello invitamos al lector interesado a consultar los tratados de ecología.

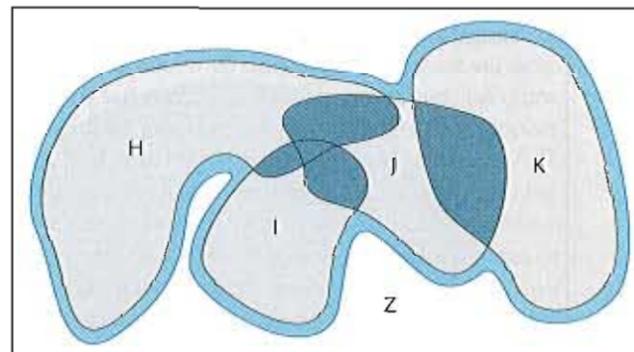
### 3.4 El área de los grupos supraespecíficos

De lo discutido en las secciones anteriores se desprende que el área de distribución de un conjunto heterogéneo de especies (una comunidad, una formación vegetal, un **gremio\***) tiene tan sólo un sentido sincrónico. Si falta información adicional, los nexos que se dan entre los componentes de tales conjuntos (especies, o complejos de especies que tienen papeles homogéneos) son puramente contingentes o, por lo menos, no son genealógicos y, por ende, no son susceptibles de ningún análisis de tipo histórico en sentido filogenético. En otras palabras, no hay razón alguna para sostener que el área de distribución de estos conjuntos sea *de por sí* algo más, y algo diferente, que una colección de áreas de distribución específicas cuyo *status* es el de una *clase de objetos*. Por ejemplo, el área de distribución de la formación “matorral mediterráneo” es la que hoy podemos observar, pues los elementos que integran tal formación están sometidos en la actualidad a un mismo conjunto de vínculos ecogeográficos, independientemente de las posibles relaciones históricas que podrían llegar a darse entre ellos y que, por otra parte, no podemos desglosar a partir de un análisis puramente ecogeográfico.

El significado del área de distribución de un grupo de especies que comparten nexos genealógicos exclusivos es muy diferente. Supongamos que cuatro especies *h, i, j, k* integren un monophylum *z*, y que sus respectivas áreas de distribución sean *H, I,*

*J, K*. El área *Z* resulta de la superposición de las áreas específicas (fig. 3.15). Si tomamos en cuenta el concepto de área de distribución específica que discutimos con antelación, y el hecho de que las especies que integran un grupo monofilético mantienen entre sí relaciones **tocogenéticas\*** (o sea, genealógicas) exclusivas, entonces también entre *H, I, J, K* se darán relaciones, que por lo menos en parte serán genealógicas y, por ende, de orden causal. Por lo tanto, el área de distribución de un grupo supraespecífico monofilético no es simplemente una clase de objetos (áreas); es una enti-

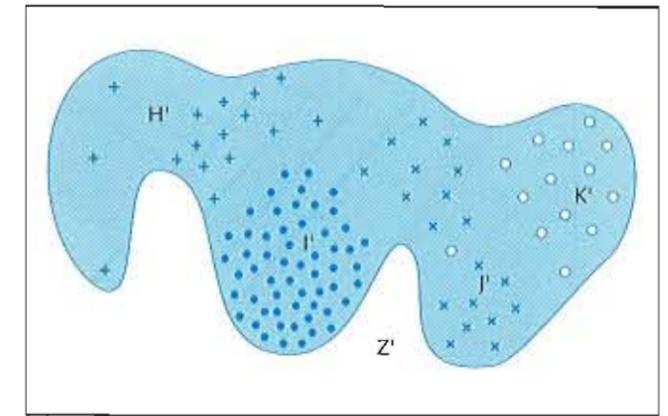
3.15 Área de distribución de un monophylum (*Z*, perfil externo) trazado a partir de la compactación de las áreas de distribución (*H, I, J, K*, perfiles internos) de las especies que lo representan.



dad real cuyos elementos subordinados mantienen entre sí relaciones intrínsecas exclusivas de orden genealógico. Lo anterior implica algunas consideraciones tanto metodológicas como teóricas.

Desde el punto de vista metodológico, si admitimos que las áreas de distribución están sometidas a un proceso de anagénesis así como a uno de cladogénesis,<sup>2</sup> es incorrecto dibujar el área de un grupo supraespecífico (monofilético) a partir de un conjunto de datos único, en cuyo marco no se haga diferencia entre los datos que se refieren a una u otra especie. En primer lugar, ello llevaría a una pérdida de información, al enmascarar las posibles superposiciones de áreas de diferentes especies. Además, la evolución anagenética de cualquier especie puede determinar la adquisición de una modalidad diferente de ocupar el espacio, en particular en lo que se refiere a la densidad de las poblaciones (fig. 3.16), lo que a su vez se reflejaría en una diferencia entre los “índices de propinuidad” de cada especie. Es evidente, pues, que dibujar el área de un grupo dando a todos los puntos de la nube disponible el mismo tratamiento en lugar de compactar las áreas específicas conlleva los riesgos tanto de perder información como de deformar al área de distribución.

Desde el punto de vista teórico, es necesario tener una prudencia extrema en la utilización de grupos parafiléticos (aunque fueran convexos: véase la sección 2.7) en biogeografía, y sobre todo en los análisis de biogeografía histórica. Si, por ejemplo, en el marco del grupo monofilético *A-us* (fig. 3.17), los taxónomos han establecido los grupos subordinados *B-us* (integrado por las especies *B-us a... B-us g*) e *I-us* (que comprende *I-us h... I-us m*), es obvio que *I-us* es una unidad monofilética cuyos



3.16 Área de distribución del monophylum de la figura 3.15 (*Z'*) trazado a partir de los datos relativos a las especies que lo representan (*H', I', J', K'*) considerados en conjunto. Nótese la menor resolución.

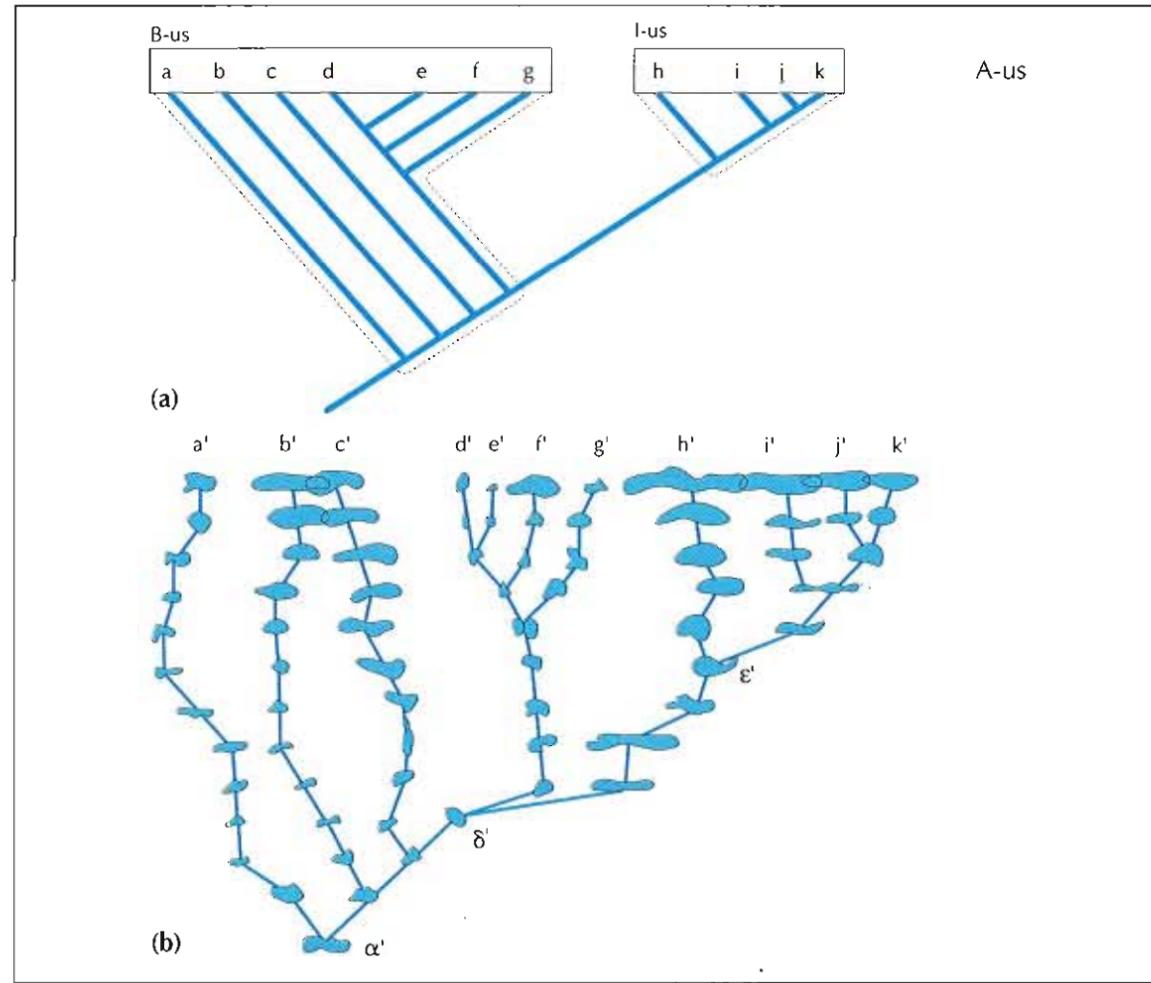
representantes, y tan sólo ellos, comparten un ancestro común y exclusivo. El área de tal ancestro tiene relaciones (genealógicas) exclusivas con las áreas *h', i', j', k'*, de cuya compactación procede el área de distribución de *I-us*. Al contrario, *B-us* es un grupo parafilético, aunque convexo, y las relaciones filogenéticas directas de *I-us* no se dan con *B-us* en conjunto, sino con el conjunto *B-us d... B-us g*, a través del ancestro exclusivo que ambos conjuntos comparten. Lo mismo ocurre con las áreas de distribución y, por lo tanto, el área de *B-us*, como término de comparación para el estudio del área de *I-us*, no puede utilizarse por tener una cantidad de información no adecuada (o sea, las áreas *a', b', c'*), lo que reduce su poder de resolución, y por ello su utilidad.

### 3.5 El análisis del área de distribución

El área de distribución puede estudiarse desde muchos puntos de vista diferentes, algunos de los cuales resultan de gran interés para el biogeógrafo. En las secciones anteriores hemos señalado que a lo largo de su existencia, a escala histórica, el área de distribución puede sufrir variaciones en lo que atañe a su posición geográfica, su forma y su arreglo interno; a escala ecológica, en un lapso más corto, puede sufrir fluctuaciones más o menos importantes. Tales fluctuaciones afectan principalmente la distribución de la densidad de las poblaciones en el interior del área, o sea la manera en que la especie ocupa el espacio.<sup>[440]</sup> En condiciones

de estabilidad del área, y sin considerar los posibles efectos de anisotropía del medio, la densidad poblacional de una especie será homogénea en la fracción central del área, y disminuirá en forma más o menos regular en la franja fronteriza (fig. 3.18), donde las unidades poblacionales tienden a reducir su tamaño, al mismo tiempo que aumenta la distan-

<sup>2</sup> En este contexto, “anagénesis” se refiere al proceso de modificación del área de distribución y “cladogénesis” a su separación en dos unidades, proceso coincidente con la cladogénesis del ocupante.



**3.17** Esquema de las relaciones genealógicas entre los 11 especies a ... m que representan el género *Aus* (a) y entre las respectivas áreas de distribución a' ... k'. Las especies a ... g forman un grupo subordinado parafilético

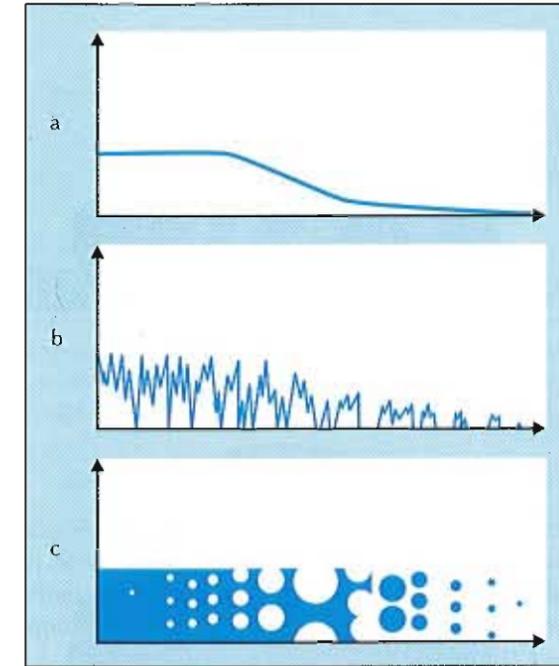
convexo (*B-us*), y h ... k otro grupo subordinado, esto vez monofilético (*I-us*). Nótese que el segundo grupo tiene relaciones directas con un grupo d' ... g' o través del oncestro δ', pero no con todo el grupo *B-us* en conjunto.

cia que las separa. Al contrario, el proceso de expansión del área de distribución implica (fig. 3.19) un aumento repentino de la densidad poblacional inmediatamente detrás de la franja fronteriza.

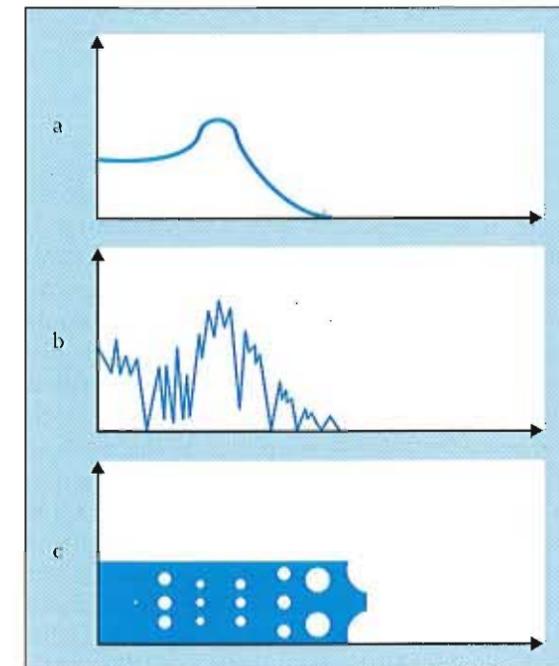
En un ambiente terrestre absolutamente isótropo, el área de una especie que no esté sometida a ninguna limitación (climática, de competencia u otras) no se apartaría mucho del modelo circular si no ocurrieran eventos casuales que afectaran localmente la tasa de reproducción. De hecho, puesto que no conocemos ni una sola área de distribución que sea realmente circular, el biogeógrafo puede tener interés en comparar el desarrollo y la orientación de diferentes ejes de un área ("direcciones preferenciales", fig. 3.20) con la distribución

espacial de los factores ambientales, tanto abióticos como bióticos, que representen limitaciones potenciales.

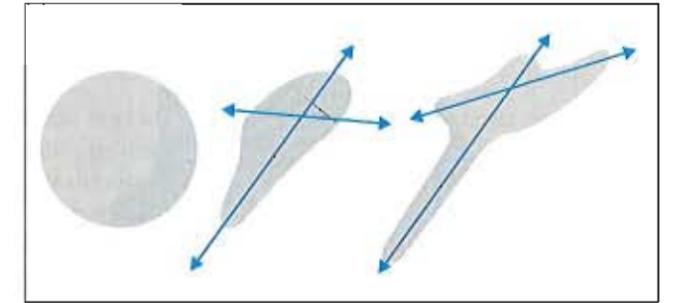
Pueden compararse áreas homogéneas por las afinidades filéticas de sus ocupantes o por otros motivos en cuanto a sus relaciones espaciales recíprocas: dos áreas pueden estar total o parcialmente superpuestas, ser tangentes o estar disjuntas (es decir, separadas por una distancia más o menos grande). El ecólogo investiga, sobre todo, el grado de superposición de las áreas y su grado de asimetría (fig. 3.21); el biogeógrafo está interesado más bien en su ubicación geográfica y en las características del entorno, y, por eso, en las posibles vías de comunicación entre biotas diferentes que en otras



**3.18** Tres distintas maneras de representar el territorio de frontera de un área de distribución en equilibrio (de E.H. Rapoport).

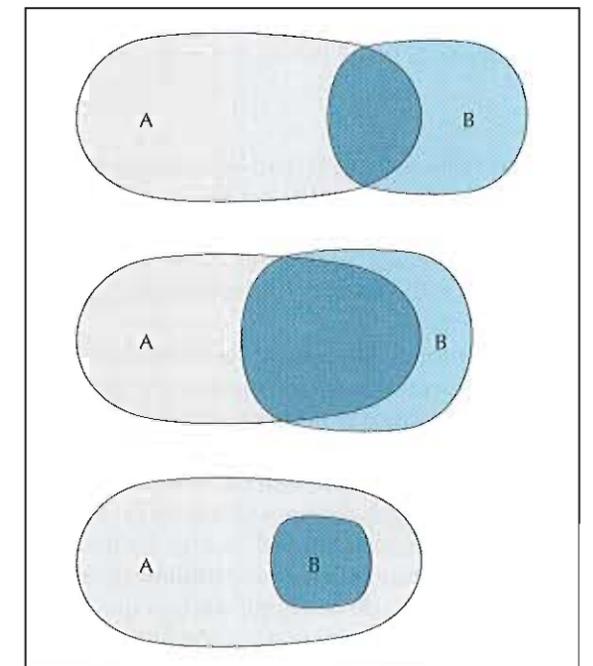


**3.19** Tres distintas maneras de representar el territorio de frontera de un área de distribución en proceso de expansión (de E.H. Rapoport). Nótese el aumento repentino de la densidad de las poblaciones poco antes de su caída a cero.

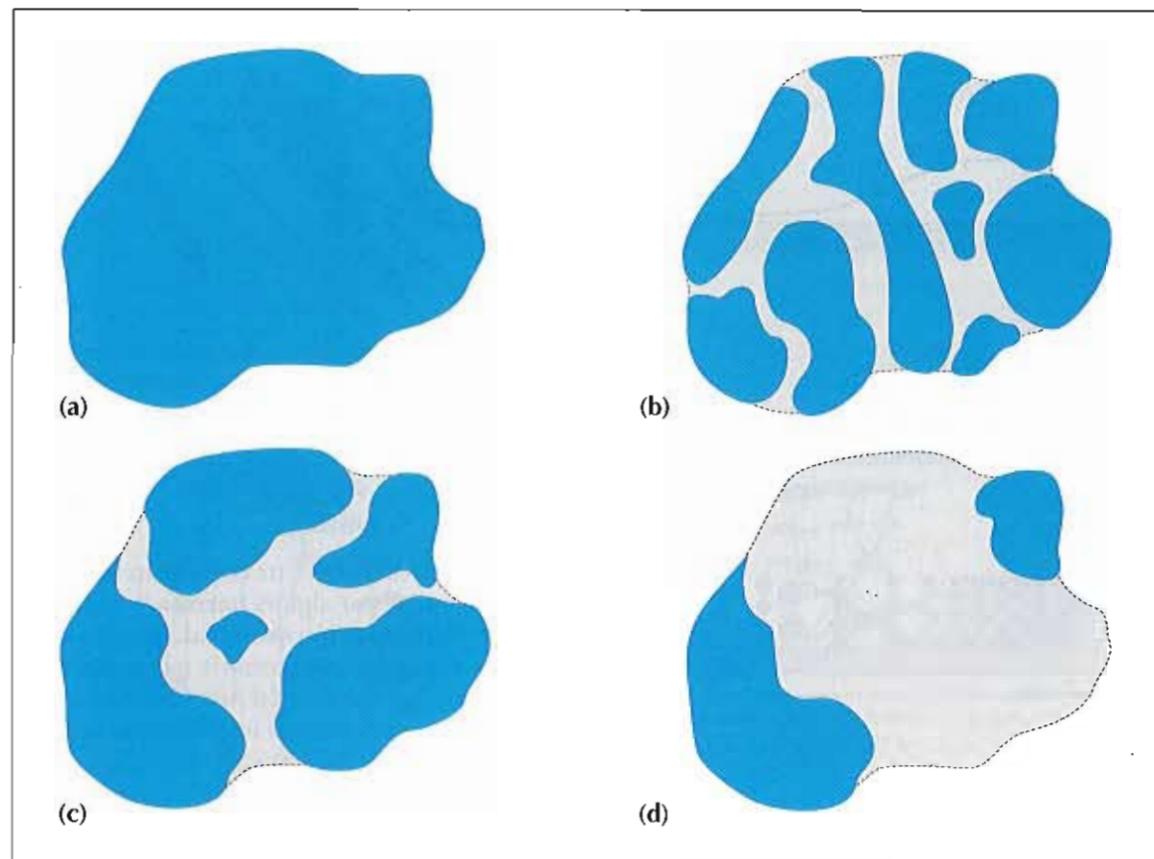


**3.20** Direcciones preferenciales de la deformación del área de distribución con respecto al modelo circular. Se interpretan como el efecto de la respuesta del ocupante a la diferente distribución de los factores ambientales limitantes.

partes de su área —o en otra etapa de su historia— estén separadas por alguna **barrera**.<sup>[440]</sup> Un caso bastante llamativo, muy conocido por los entomólogos europeos, es el territorio que se desarrolla entre el extremo suroeste del Asia Central antiguamente soviética y el norte de Irán, donde se superponen las fracciones periféricas meridionales de áreas de distribución de **gravitación\*** centroasiática,



**3.21** Tres ejemplos de superposición de áreas. El grado de superposición de B con respecto a A es de 30, 80 y 100 por ciento; el de A con respecto a B es de 20, 40 y 14 por ciento.



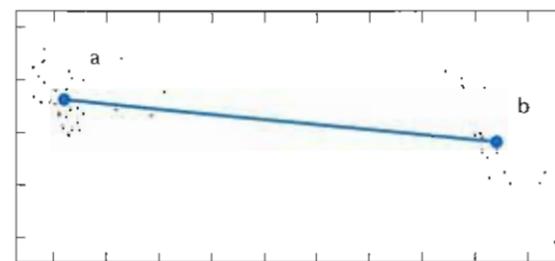
**3.22** Áreas de distribución continuo (a), discontinuos (b, c) y disjuntas (d). El método areográfico puede ator-

gar criterios no subjetivos para discriminar entre discontinuidad y disyunción.

o centroasiática-siberiana, con las septentrionales de tipo iraní o iraní-anatólico. Quizá no sea casual que estos mismos territorios, entre el Elbrús y el Hindü Kü?, hayan sido los que durante siglos permitieron el tráfico comercial terrestre entre China y el Mediterráneo.

Las distribuciones geográficas de las disyunciones entre áreas de especies y grupos filogenéticamente homogéneas tienen una importancia excepcional en la biogeografía histórica, y se discutirá en detalle en el capítulo 8. Aquí sólo nos ocuparemos de algunas consideraciones acerca de la **disyunción\*** y la **discontinuidad\*** como fenómenos. Con mucha frecuencia, ambos términos se utilizan como sinónimos; sin embargo, creemos que es más correcto indicar como disyunción la separación entre áreas que se consideran elementos singulares de un sistema, reservando la palabra discontinuidad para el análisis de un área unitaria en términos de fracciones realmente ocupadas *vs.* fracciones libres. En este enfoque, la discontinuidad puede

describirse, y medirse, en términos de relaciones entre “ocupado y libre” (fig. 3.22), mientras la disyunción puede describirse y medirse en términos de distancias entre áreas. Este último aspecto, quizá más interesante para el biogeógrafo, no está desprovisto de dificultades. Efectivamente, la distancia entre áreas de distribución puede medirse a partir de los puntos de sus respectivas fronteras más cercanos entre sí, o a partir de algún punto interno. Sin embargo, la primera alternativa implica pasar por alto toda información relativa a la forma, tamaño y estructura de las áreas, lo que no parece muy adecuado si tomamos en cuenta lo que se analizó en las secciones anteriores. Una decisión conceptualmente más correcta es considerar la distancia entre los **baricentros** de las áreas (fig. 3.23). Éstos se determinan a partir de las coordenadas geográficas de cada punto de la “nube” que resulta de la transcripción de los datos del mapa, a las que se aplica el teorema de Varignon. Este teorema, que tomamos prestado de la física, permite calcular el



**3.23** Las áreas de a y b han sido representadas como nubes de puntos, de cuyas coordenadas se obtienen los respectivos baricentros (puntos en color). El segmento que conecta los baricentros describe gráficamente lo disyunción entre ambas áreas.

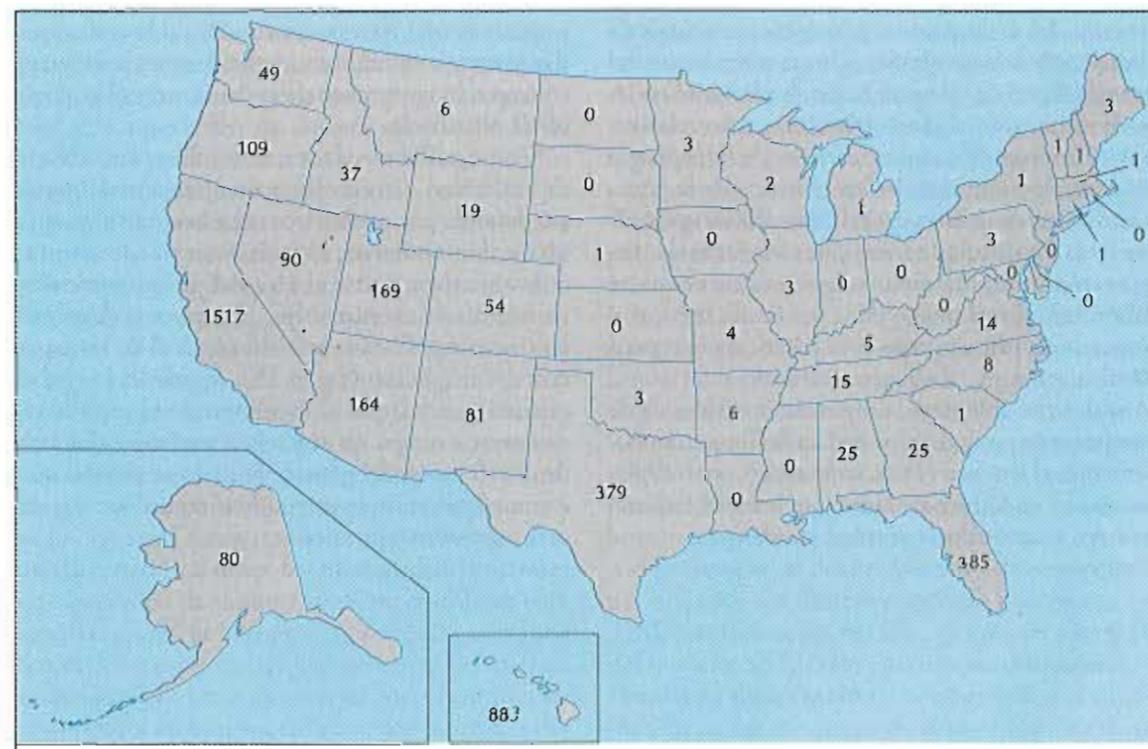
baricentro de una nube de partículas dispersas en un espacio. Para aplicarlo a nuestro problema, debemos asumir que cada partícula —es decir, cada punto— tiene la misma masa, convencionalmente 1. Por lo tanto, el baricentro *B* está individualizado por las coordenadas  $X_b$  y  $Y_b$ , que se calculan por medio de la fórmula:

$$x_b = \frac{\sum m_i x_i}{M} \text{ y } y_b = \frac{\sum m_i y_i}{M},$$

donde *m* es la masa de cada punto del sistema, *x* y *y* son sus respectivas coordenadas, *M* es la masa total del sistema.

El baricentro así calculado es función, para cada área de distribución, tanto de la superficie de la propia área como de la manera en que el ocupante se distribuye. Por lo tanto, el baricentro superpone un conjunto de datos diferentes sobre el área de distribución que representa. La comparación entre baricentros resulta, entonces, ser mucho más informativa que la que se basa en los centros geométricos o en otros puntos convencionales que se establezcan utilizando parámetros puramente espaciales.

La comparación entre las áreas de distribución y los territorios donde están ubicadas, sean éstos definidos por parámetros geográficos o biogeográficos (la Península Ibérica o la región Afrotropical), se enmarca en el gran tema del endemismo. Este término, tras haber sido aplicado y discutido por los De Candolle, fue vuelto a definir por Griesbach

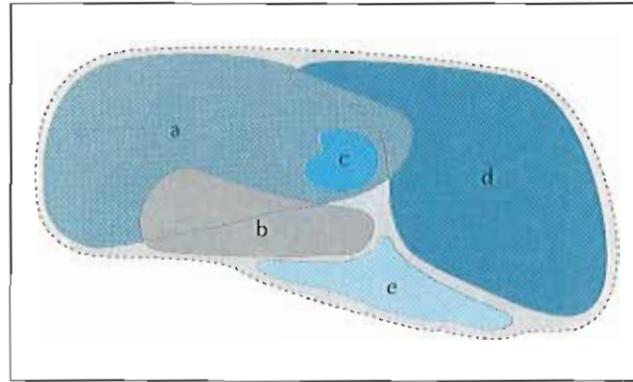


**3.24** Número de plantas endémicas por cada estado de Estados Unidos. Nótese la gran cantidad de especies exclusivas de California (1 517) y el bajo número de ende-

misimos de los estados del noreste. También el número de endemismos de los Howai es muy alto, a pesar de la escasa extensión de estas islas (de A. Gentry).

en 1872. De acuerdo con diferentes autores, un área de distribución (y su respectivo ocupante) se entiende como: área de distribución restringida, área de distribución sin discontinuidades, área de distribución bien delimitada, área de distribución definida por fronteras naturales, área de distribución de tamaño muy inferior al promedio de los taxones del mismo nivel. En tiempos recientes, muchos autores, sobre todo botánicos, hablan de endemismo cuando un área es continua, su tamaño es sensiblemente menor al de los taxones del mismo nivel y está delimitada por fronteras naturales. De todas formas, es patente que el término “**endémico**”, en general, ha sido utilizado muy a menudo de manera ambigua o inexacta en la literatura. Con frecuencia se lo ha considerado sinónimo de “**microareal**”, término igual de ambiguo si se utiliza en sentido absoluto: por ejemplo, ¿un área de distribución de 100 km<sup>2</sup> es microareal? Es evidente que los términos de la cuestión cambian mucho si se trata de un colémbolo de 1.5 mm, de un bovino de media tonelada, de un carábido áptero de costumbres sublapidícolas o de un lepidóptero esfíngido que puede alcanzar en vuelo la velocidad de 70 km por hora.

El criterio de definición del endemismo no es el tamaño del área, sino su pertenencia exclusiva a cierto territorio geográfico que se toma como referencia (fig. 3.24). La condición de elemento endémico no es, por lo tanto, absoluta, sino relativa. Los coleópteros *Geotrupes ibericus* y *Onthophagus albarracinus*, considerados en el marco de la fauna euromediterránea (o mundial), son ambos endémicos de la Península Ibérica, pues sus áreas de distribución están incluídas solamente en esa parte del mundo. En el marco de la península Ibérica, al contrario, la primera especie es prácticamente **pan-démica**, pues su área abarca casi todo el territorio considerado, mientras la segunda es endémica de una pequeña parte de la provincia de Teruel. Análogamente, el lentisco (*Pistacia lentiscus*), a nivel planetario, es endémico de la provincia mediterránea, en cuyo marco es una entidad pandémica.



**3.25** La especie e puede considerarse un “endemismo sistemático”, pues su área de distribución forma una fracción exclusiva del área del género del que forma parte ( $a + b + c + d + e$ ).

Algunos autores emplean el término “endémico” para indicar también que un taxón dado es exclusivo de cierta región geográfica, en cuyo ámbito ocupa solamente espacios definidos por ciertos parámetros ambientales. No es infrecuente encontrar expresiones como “la planta x es endémica de los suelos ácidos en la región y”. De hecho, en esta expresión se incluyen (y confunden) dos conceptos distintos y totalmente independientes, a saber, el concepto biogeográfico de endemismo y el ecológico de estenoecia.

Como acabamos de ver, el término para calificar de endémico a un taxón es una fracción del espacio definida por parámetros no inherentes al propio taxón. Sin embargo, en ocasiones puede resultar conveniente referirse al área del grupo monofilético de nivel superior al que pertenece el elemento en discusión. El caso más simple es el de las especies de un género (fig. 3.25), donde a, b, c, d se encuentran parcial o totalmente superpuestas, mientras e ocupa una superficie exclusiva del área de distribución del género. Podríamos señalar que e es un “endemismo sistemático”, o utilizar alguna otra expresión equivalente.

## BIOGEOGRAFÍA SISTEMÁTICA

El primer problema al que se enfrentó la biogeografía moderna fue la necesidad de poner orden en los conocimientos sobre la distribución geográfica de los seres vivos, tratando de organizarlos en un sistema que se fundara en el reconocimiento de regularidades y similitudes. En otras palabras, un sistema que tratara de clasificar la superficie de la Tierra no a partir de sus rasgos geográficos o geológicos sino de sus características biológicas. Desde el punto de vista conceptual esta operación no difiere mucho de la de clasificar los seres vivos en grupos organizados jerárquicamente, evaluando sus características en términos de semejanzas y diferencias. Mediante un proceso de análisis comparativo de áreas de distribución, la biogeografía ha producido distintos sistemas de clasificación de la superficie terrestre. A lo largo de la historia, el primero fue la regionalización, que es un verdadero sistema, en el sentido taxonómico de la palabra, articulado en categorías y ordenado en forma jerárquica. Las categorías corológicas o corotipos, así como los patrones de distribución y los trazos generalizados (*general tracks*), si bien son todos resultado de generalizaciones basadas en distribuciones que coinciden de alguna forma, no se utilizan para intentar clasificar la superficie terrestre; más bien representan otras tantas herramientas del análisis biogeográfico. Otro sistema de uso corriente, de gran interés en biogeografía aunque lo usen sobre todo botánicos y ecólogos, se basa en las llamadas unidades bióticas regionales.

En el marco de los diferentes sistemas aquí mencionados, se definen las siguientes categorías:

**Unidad biogeográfica regional\***: queda definida como la acumulación estadísticamente significativa de *líneas de frontera de áreas de distribución*. Por ejemplo, los límites de la Región Oriental hacia el sureste están marcados por las fronteras de áreas de distribución que se acumulan en correspondencia con la Línea de Wallace (fig. 4.3).

**Categoría corológica\*** (o **corotipo**): se define como la acumulación significativa de *áreas de distribución coincidentes*. Por ejemplo, la categoría corológica bético-magrebina resulta de la superposición de áreas que abarcan el sur de la Península Ibérica (= Bética) y el noroeste de África (= Magreb).

**Trazo generalizado\***: queda definido como la superposición estadísticamente significativa de *líneas que conectan las áreas de distribución de elementos subordinados, integrando grupos monofiléticos distintos (single tracks)*. Por ejemplo, el trazo generalizado noratlántico resulta de la superposición de *single tracks* que unen áreas de grupos hermanos vicariantes a ambos lados de la parte septentrional del Océano Atlántico.

**Unidad biótica regional\***: corresponde a la distribución geográfica de una *formación biótica coherente*. Por ejemplo, el distrito biótico sonorense queda definido por los límites espaciales que abarca esa particular formación xerófila, que ocupa una parte del noroeste de México y territorios colindantes.

**Patrón de distribución\***: corresponde a la distribución de un conjunto de organismos *presentes —como especies o como ancestros— en el área involucrada a partir de una misma época*. Por ejemplo, el patrón de distribución mesoamericano de montaña queda definido como la distribución de elementos

evolucionados a partir de la mitad del Plioceno en el núcleo centroamericano y asociados a la selva tropical de montaña y a la selva de neblina,

correspondientes a la zona ubicada entre el Istmo de Tehuantepec y la depresión del Lago Nicaragua.

**4.2 Las regiones biogeográficas**

Como indicamos en el capítulo 1, uno de los primeros logros de la biogeografía moderna fue clasificar las tierras firmes en regiones biogeográficas, subdivididas a su vez en subregiones y provincias. El sistema actualmente en uso procede en gran medida de la propuesta de Wallace de hace más de un siglo, con pocas modificaciones. Hay que destacar que esta clasificación es sustancialmente zoogeográfica, aunque en general se le considera biogeográfica y presenta ciertas discrepancias respecto de la regionalización de los fitogeógrafos (véase la siguiente sección). Sin embargo, al igual que ocurre con las clasificaciones de los seres vivos, entre los esquemas de regionalización elaborados por los diferentes autores no hay un acuerdo total. El mapa que proponemos en la figura 4.1, por lo tanto, tiene un valor meramente indicativo.

Independientemente de su nivel jerárquico, una unidad biogeográfica regional queda delimitada por fronteras que resultan de la superposición de líneas frontetizas de muchos grupos sistemáticos diferentes. Tal superposición es independiente

tanto del nivel taxonómico de los grupos considerados como de la extensión de sus respectivas áreas de distribución; la única condición es que se ubiquen a uno u otro lado de la propia frontera (fig. 4.2). No es relevante que tal frontera corresponda o no a una posible franja de fuerte anisotropía del medio, como una costa, una cordillera, un desierto, etcétera.

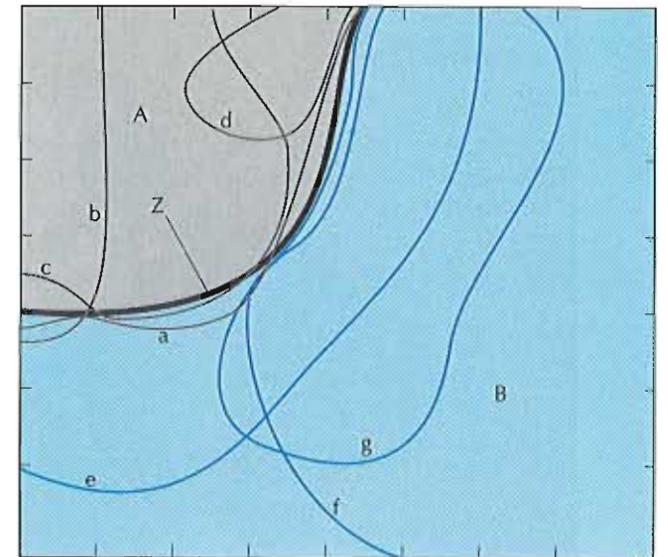
Cada unidad regional está caracterizada por la presencia de grupos exclusivos (endémicos), cuyo nivel taxonómico varía de acuerdo con los diferentes phyla o clases consideradas y también según la actitud del autor que la propone.

Es evidente que el proceso de regionalización de la biosfera es una tarea infinita, pues las distribuciones de los seres vivos escapan a cualquier intento de enmarcarlas en esquemas rígidos. La historia de un taxón dado puede llevarse a un término mínimo, o sea a un proceso dicotómico de cladogénesis, y de ahí puede formularse un esquema de clasificación riguroso y no ambiguo; por el contrario, la historia de la biota de cualquier área geográfica es

un proceso mucho más enmarañado, tanto en el tiempo como en el espacio, tiene un desarrollo generalmente reticular y sus resultados suelen ser mucho más ambiguos en cuanto a las posibilidades de clasificarlos. La clasificación de la superficie terrestre en regiones y provincias biogeográficas es en realidad un procedimiento que no puede sino conformarse a una lógica de tipo fenético, y operar en términos de semejanzas y diferencias entre entidades espaciales que corresponden a las que en la sistemática fenética reciben el nombre de "grupos politéticos".

A todo ello hay que añadir que, con mucha frecuencia, unidades regionales contiguas no están separadas por límites más o menos netos, sino por amplias franjas de "ambigüedad biogeográfica", conocidas como Zonas de Transición.<sup>(iv)</sup>

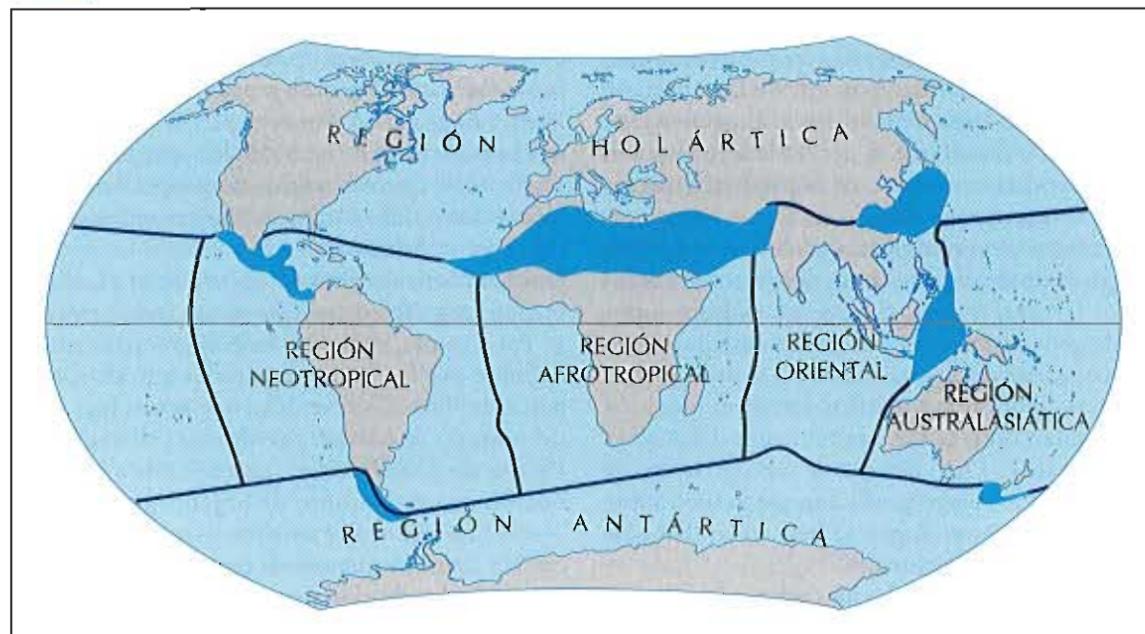
Para las Zonas de Transición sigue siendo válido lo que escribió Darlington:<sup>(146)</sup> "La transición faunística es algo muy complicado". Ya Wallace se había percatado a fondo de la dificultad de trazar una frontera neta entre las regiones Oriental y Australasiática, y el tiempo no ha contribuido a esclarecer la cuestión, como se aprecia en la figura 4.3. Tomando en cuenta el avance de los conocimientos, hoy se prefiere llamar "Wallacea" al área que



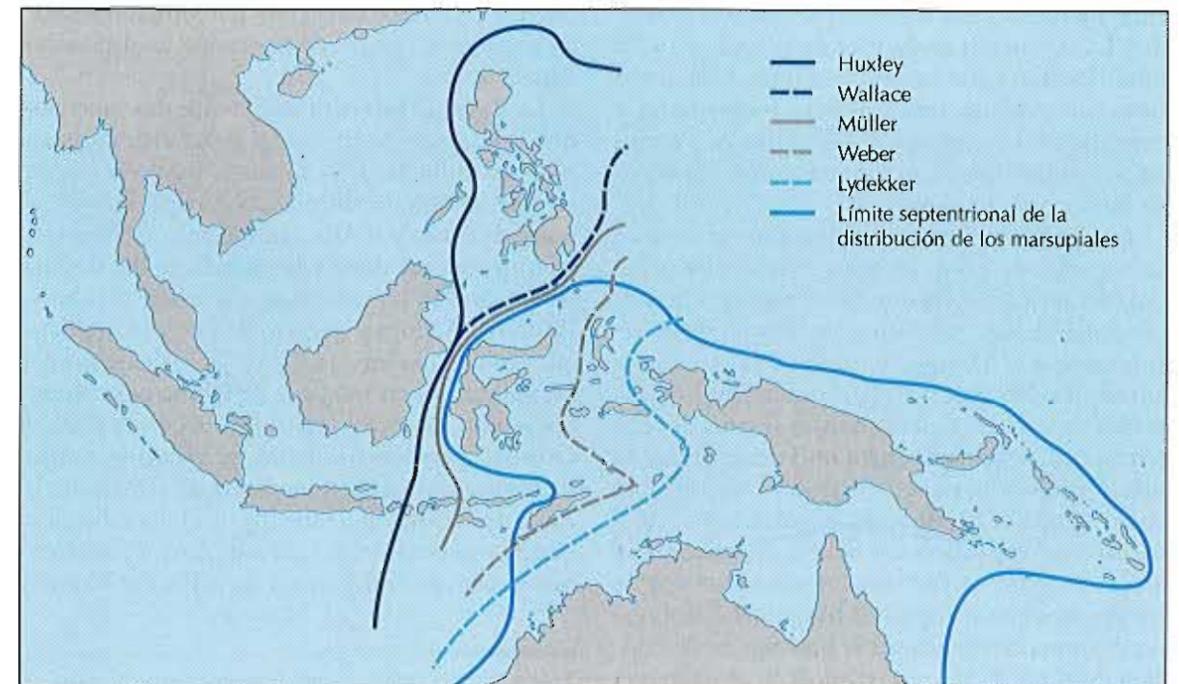
**4.2** Las fronteras (Z) entre unidades biogeográficas regionales (A, B) resultan de la acumulación de límites de áreas de distribución, independientemente de su posible grado de superposición.

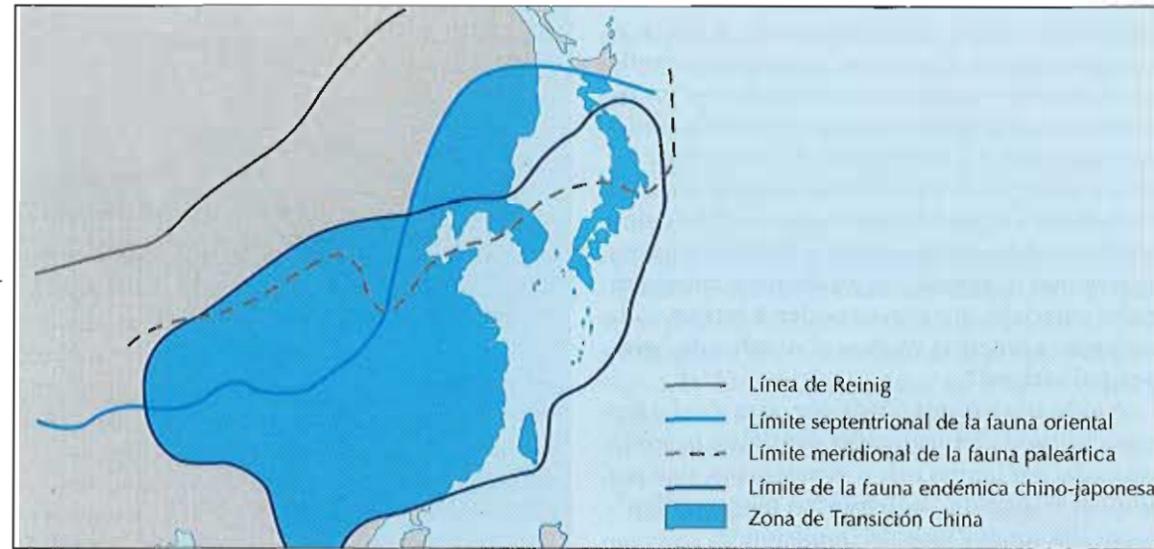
no puede atribuirse definitivamente a ninguna de las dos regiones colindantes y que presenta más

**4.1** Regiones zoogeográficas de la tierra firme. Las áreas en color indican las principales Zonas de Transición.



**4.3** Fronteras entre la Región Oriental y la Región Australasiática (según Huxley, Wallace, Müller, Weber y Lydekker). Se señalo también el límite septentrional de la distribución de los marsupiales.





4.4 Zono de Transición China (según los autores de este libro).

bien características transicionales. En zonas donde confluyen biotas de regiones diferentes y no hay barreras de alta efectividad que las separen, ocurre el fenómeno de la transición, es decir la superposición de elementos biogeográficos diferentes, acompañada por su rarefacción progresiva, simétrica o asimétrica, a lo largo de gradientes opuestos.<sup>[146]</sup>

En términos dinámicos, la transición biogeográfica se considera hoy un fenómeno que surge al establecerse la posibilidad del intercambio biótico entre (al menos) dos regiones previamente separadas. La transición *evoluciona* de acuerdo con las modificaciones que sufre el área interesada, involucrando cambios más o menos importantes y extensos en la composición de sus biotas, y *termina* en cuanto vuelve a surgir una barrera eficaz entre las regiones implicadas.<sup>[399]</sup>

En el transcurso de los últimos años, el tema de las regiones biogeográficas ha ocupado un lugar cada vez menos importante en los manuales de biogeografía, debido también a los factores de incertidumbre que hemos discutido en las secciones anteriores. No obstante, la clasificación biogeográfica de la Tierra sigue siendo un sistema de referencia útil, sobre todo para quienes estudian la distribución de taxones particulares —expresiones como “grupo de distribución W-paleártica”, “especie capense” y similares son todavía muy frecuentes en la literatura—. Por ende, nos ocuparemos de las regiones que aparecen en la figura 4.1, aunque sea de forma extremadamente sintética. La descripción detallada de las características de las diferentes

regiones biogeográficas llenaría centenares de páginas y rebasaría las finalidades de este libro.

En términos generales podemos afirmar que todos los organismos están sometidos a los mismos mecanismos biogeográficos: la zoogeografía, la fitogeografía, la biogeografía de los hongos o de las bacterias en principio no difieren sino por el grupo sistemático que estudian. Sin embargo es evidente que cada grupo presenta sus peculiaridades, y que esto se refleja también en los aspectos biogeográficos. Por tal motivo trataremos por separado animales y vegetales, aunque tal separación implica cierto esquematismo.

La **Región Holártica** comprende dos subregiones: Paleártica y Neártica.<sup>1</sup> De la Paleártica forman parte Islandia, las Islas Canarias y Azores (según algunos autores, también, Cabo Verde), Europa, el norte de África y el Asia continental. Sus fronteras continentales se desarrollan a lo largo del sistema saharo-síndico [saharo-síndico se refiere al Sahara, Península Arábiga y desierto de Pakistán occidental = antiguamente Sind] y de la vertiente sur del Himalaya, y cruzan el sur de China para alcanzar Japón. En esta zona, el límite con la Región Oriental aparece particularmente esfumado, siendo marcado más bien por una Zona de Transición: la Zona de Transición China (fig. 4.4). La subregión Neártica abarca la mayor parte de América del Norte y Groenlandia. La separa de la Región Neotro-

<sup>1</sup> *Hólos* = todo, entero; *palaios* = antiguo; *néos* = nuevo.

pical una línea que cruza el Golfo de México, entre Barbados y las Anrillas Mayores, y la Zona de Transición Mexicana, que se extiende entre el altiplano mexicano y al menos la depresión del Lago Nicaragua. La Zona de Transición Mexicana abarca una amplia franja de tierras tanto al norte como al sur del límite geográfico entre América del Norte y Central, o sea, el Istmo de Tehuantepec.<sup>(v)</sup> Hay que recordar también que elementos transicionales no irrelevantes están presentes en las áreas de montaña de toda América Central hasta el volcán de Chiriquí (Panamá), e incluso en parte de América del Sur.

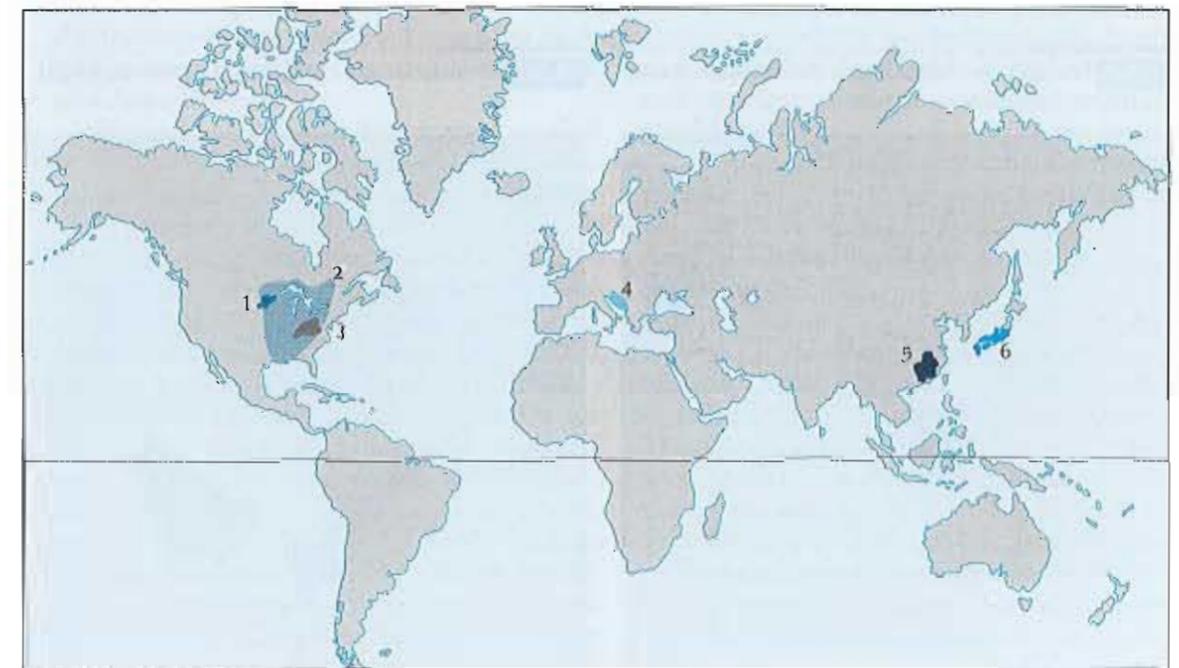
La fauna de la Región Holártica se caracteriza, entre los mamíferos, por grandes ungulados, como los bisontes, los venados, los borregos cimarrones y los caballos actuales y extintos. Los castores son también característicos de esa región; osos, lobos y mustélidos presentan igualmente una gravitación holártica. Entre las aves mencionaremos los cucos, o cuclillos, varios grupos de rapaces nocturnas, las alondras y las golondrinas. De gran interés biogeográfico son los anfibios urodelos de las familias Pletodontidae, Salamandridae, Cryptobranchidae (salamandras gigantes), Proteidae (fig. 4.5a); entre los peces de agua dulce: los Leuciscinae y los Esocidae. Del sinnúmero de artrópodos mencio-

naremos tan sólo, como ejemplos, los cangrejos de río (Astacidae) y el género *Colias* (Lepidoptera Pieridae).

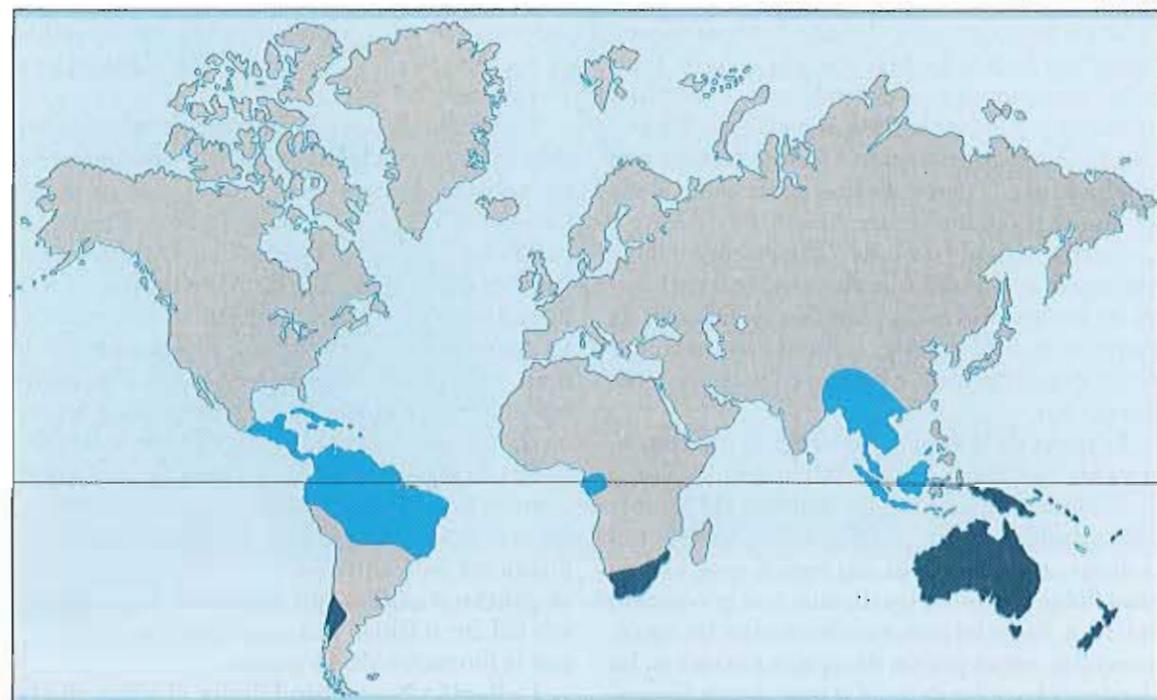
La fauna holártica es relativamente homogénea, debido en parte a la facilidad de las comunicaciones entre diferentes biotas durante gran parte del Cenozoico. El área del actual estrecho de Bering, en particular, ha sido un puente biogeográfico entre América del Norte y Asia, y varias veces favoreció el intercambio de especies entre ambos continentes. La gran masa de tierras, biogeográficamente coherente por el efecto de este fenómeno, a menudo suele indicarse con el término *Amerasia*. Según cierta corriente de la biogeografía, en la Región Holártica se originaron los suidos y los carnívoros —vivérridos, cánidos, félidos— que muy temprano se difundirían en África, donde hoy están ampliamente representados. En el Neártico habrían surgido los cricétidos, que después de llegar a América del Sur sufrirían una gran radiación evolutiva, con la formación de 45 géneros.

La **Región Neotropical** limita, al norte, con la Zona de Transición Mexicana. Incluye buena parte de América Central, las Antillas, las islas Galápagos y casi la totalidad de América del Sur, excepto el sur de Chile y parte de la Patagonia argentina. En su marco, tal como ocurre con las

4.5a Distribuciones de algunos grupos holárticos de anfibios urodelos: *Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis* (1), *C. a. bishopi* (3), género *Neilurus* (2), *Proteus anguineus* (4), *Andrias davidi* (5), *A. japonicus* (6).







**4.5b** Distribución de los onicóforos. La familia Peripatopsidae ocupa áreas (claras) de tipo más netamente tropical, con respecto a los áreas (oscuras) de los Peripatopsidae que son decisivamente australes.

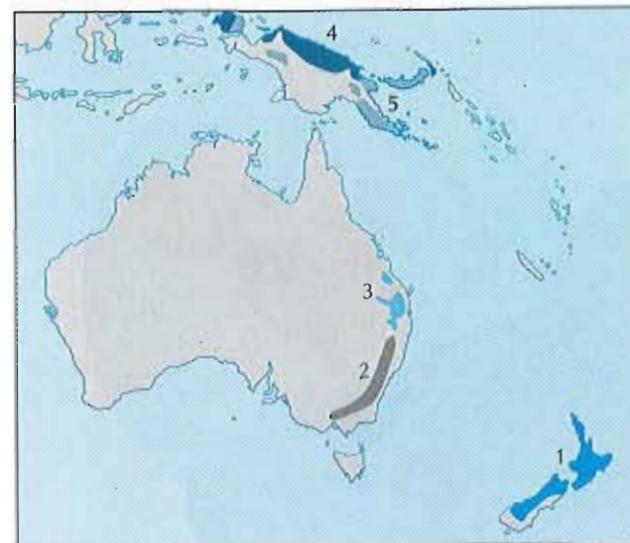
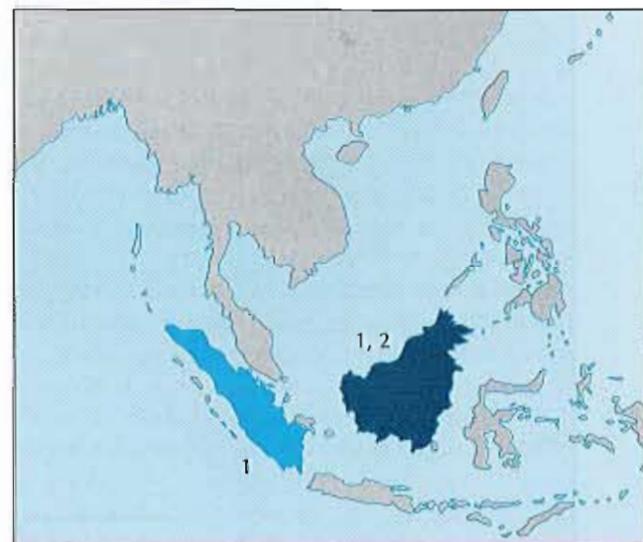
demás regiones biogeográficas, se han propuesto varias subdivisiones en provincias; como ejemplo, reproducimos en la figura 4.6 el esquema de Cabrera y Willink.<sup>[84], (vi)</sup> En realidad, las fronteras

meridionales de la Región Neotropical son especialmente problemáticas, debido a las múltiples relaciones de los elementos que integran sus biotas y particularmente a la presencia de taxones de

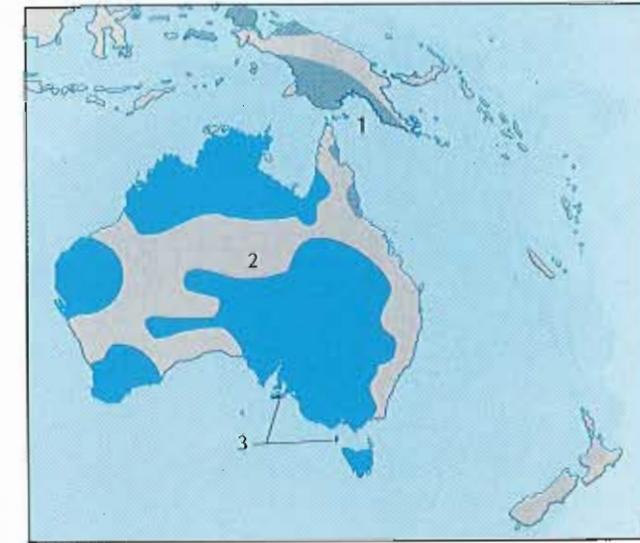
**4.5c** Distribución indoafricana de las anfibios anuros Melanobatrachini.



**4.5d** Distribución del orangután (1) y del nástico (2).



**4.5e** Distribución de los kiwi (1), aves lirás (2, 3), *Casuarius uniappendiculatus* (4) y *C. benneti* (5).



**4.5f** Distribución del casuario común, *C. casuarius* (1), del emú (2) y del emú negro (3); este último se extinguió en tiempos históricos.

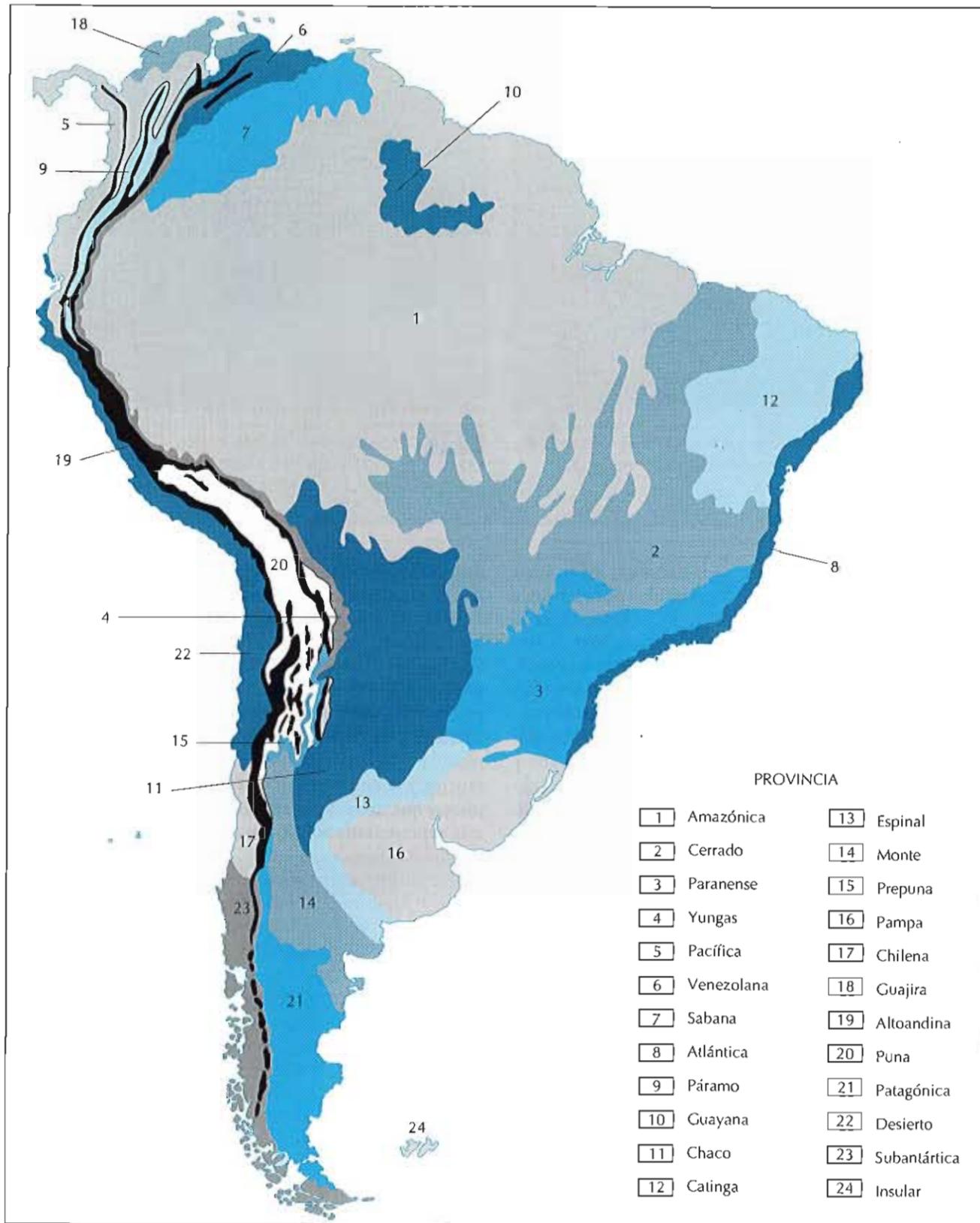
afinidad australiana o neozelandesa, así como a las masivas extinciones provocadas por el avance de los glaciares que ocupan hoy casi la totalidad de la Antártida. Algunos autores contemporáneos pretenden establecer una Región Antártica que abarcaría también el extremo austral de América del Sur —por lo menos en cuanto Zona de Transición—, además de la propia Antártida continental, las islas Malvinas, Georgias del Sur, Shetland Australes y el sinnúmero de islas e islotes del área, hasta Auckland, que representaría la transición hacia la Región Australasiática.

Volviendo a la Región Neotropical en sí, la inmensa variedad de sus biotas es realmente impresionante; sin embargo, llama la atención la ausencia de grandes herbívoros autóctonos —haciendo caso omiso de los tapires y los camélidos andinos que, por otra parte, no alcanzan el tamaño de los asiáticos ni de los africanos—. Entre los demás mamíferos, cabe mencionar los pecaríes (Tayasuidae), capibara y roedores de grupos afines (Caviidae y relacionados), perezosos, osos hormigueros terrestres y arborícolas, monos platirinos, varios grupos de quirópteros —entre ellos, los Desmodidae o vampiros—. De gran interés para el biogeógrafo son los armadillos y los marsupiales de la familia Didelphidae (tlacuaches y especies afines), los últimos también por el importante fenómeno de expansión hacia el norte de los últimos tiempos. Entre las aves, los endemitas neotropicales más conoci-

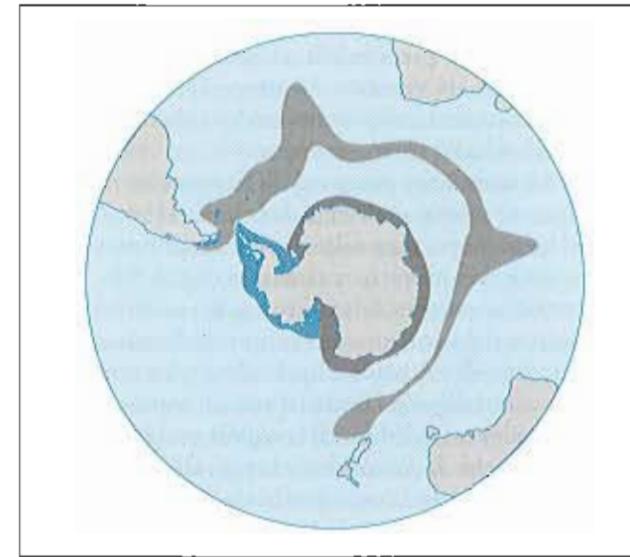
dos son seguramente los ñandúes (Reidae) o avestruces americanas y los Tinamidae, que en muchos aspectos representan los equivalentes ecológicos de los Fasianidae eurasiáticos. No hay que pasar por alto que, de las más de 3000 especies conocidas de aves del Neotrópico, gran cantidad integra grupos endémicos de nivel familia. Entre los reptiles, además de algunos grupos de Quelonios, hay que recordar que unas 1500 especies entre serpientes, saurios y cocodrilos son endémicas del Neotrópico, y que fuera de tal región la familia Iguanidae está representada sólo en unos pocos archipiélagos del Pacífico.

Por su importancia biogeográfica, señalamos también los grupos neotropicales de peces de agua dulce, en particular Calictidae, Ciclidae, Loricariidae, Osteoglossidae y, entre los invertebrados, los onicóforos (fig. 4.5b).

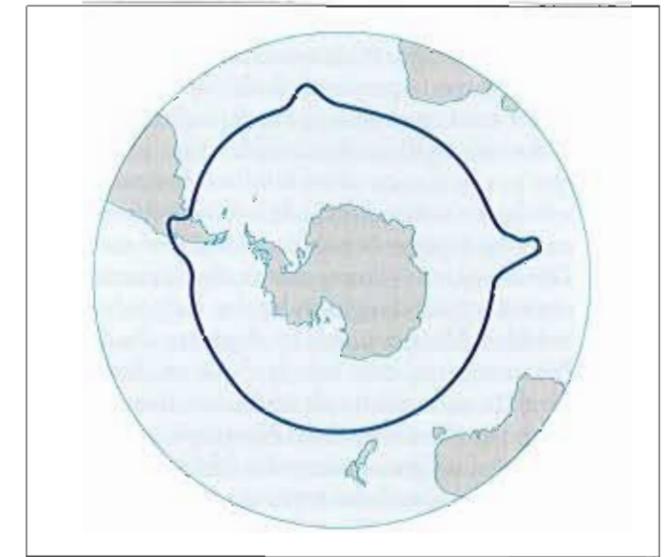
Antes del Cretácico, el continente sudamericano estaba unido a África y ambas áreas estaban pobladas por faunas y floras muy afines. Luego, América del Sur sufrió un largo periodo de aislamiento hasta hace poco más de 13 millones de años. En consecuencia, en el continente evolucionaron faunas y floras muy particulares. Fue tan sólo en el Paleoceno cuando se estableció una conexión terrestre temporal entre ambas Américas, lo que permitió al continente sudamericano cierto intercambio biótico. A este episodio remontaría, entre otras, la migración de los osos hormigueros, que llegaron



4.6 Provincias biogeográficas de América del Sur [A.L. Cabrera y A. Willink, modificado].



4.7 Región Biogeográfica Antártica (según Fleming). La franja externa se refiere a Insulantarctica (redibujada de M. La Greca).



4.8 Región Zoogeográfica Antártica (según M. La Greca).

hasta Europa (se han encontrado fósiles en Alemania). Después de restablecerse la conexión con América del Norte, alrededor de mediados del Plioceno, hace unos tres millones de años el Neotrópico “exportó” a la Región Holártica varios grupos, entre los cuales cabe mencionar a los ciprinodontes, algunos batracios, reptiles y aves, los notoungulados, desdentados y marsupiales.

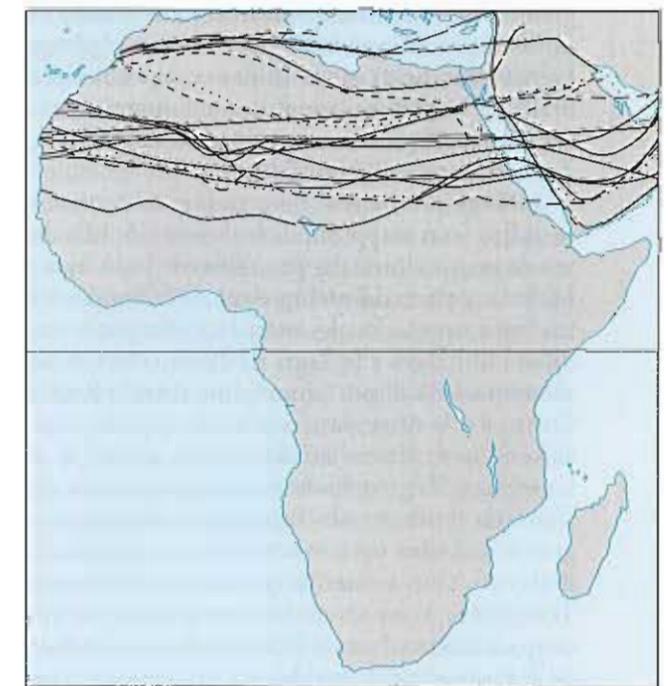
La **Región Afrotropical**, anteriormente llamada Etiópica, comprende el África al sur del Sahara (donde, por otra parte, las fronteras con el Paleártico se diluyen en una Zona de Transición: véase fig. 4.9), más el sur de la Península Arábiga, Madagascar y las islas del Océano Índico occidental. Esta última área, así como buena parte de los territorios del extremo sur del continente, formarían según algunos autores dos subregiones distintas, la Malgache y la Capense.

Es casi superfluo detenerse en la riqueza y variedad de la fauna de herbívoros de la Región Afrotropical, donde se encuentran el elefante, la jirafa, las cebras y el ocapí, el hipopótamo, los rinocerontes, el búfalo, los antílopes y las gacelas, y los grandes depredadores, empezando por el león (que por otra parte, está presente también en un área restringida del noroeste del subcontinente indio) y siguiendo por el guepardo, el licaón y las hienas.

De paso, cabe resaltar que son muchos los grupos de seres vivos cuyas distribuciones actuales corresponden al patrón indoafricano, aunque muy

probablemente procedan de historias biogeográficas distintas. Entre tales grupos podemos mencionar los anfibios anuros Melanobatrachini (fig. 4.5c),

4.9 Fronteras entre la Región Afrotropical y la Holártica, trazadas por distintos autores (de P. Müller).



así como varias líneas en el marco del subgénero *Trichonthophagus* (Coleoptera Scarabaeidae: género *Onthophagus*), que comprende también dos especies relictas en el oeste del área mediterránea.

En cuanto a los taxones endémicos, señalaremos que por lo menos cinco familias de mamíferos y seis de aves son exclusivas de la Región Afrotropical; entre los reptiles es preciso recordar al menos los *Dendroaspini* —conocidos como “mamba”— y, entre los peces de agua dulce, los *Polypterini*, *Mormiridae*, *Malapteruridae* y el género *Protopterus*. Por otra parte, cabe subrayar que en conjunto el nivel de endemismo de las biotas afrotropicales no es tan alto como el del Neotrópico.

De los antiguos nexos entre África y América del Sur quedan afinidades entre varios grupos de insectos, moluscos y anfibios. Con la formación del Mar Rojo y de la fracción oriental del sistema de desiertos saharo-síndico, en el Plioceno ocurrió una clara separación respecto de la Región Oriental. Desde aquel entonces ha venido integrándose la fauna africana “típica” tal como la conocemos hoy. África fue la cuna de los ungulados, que siguen dominando todavía hoy sus inmensas sabanas. Durante el Plioceno-Pleistoceno, África “exportó” mamíferos a Eurasia, entre ellos el género *Homo*.

Madagascar y las islas cercanas, Seychelles, Comores y Mascareñas, merecerían ser tratadas aparte; allí la ausencia de peces autóctonos de agua dulce, monos, ungulados, víboras y culebras *Elapididae* se suple con la presencia de familias endémicas de gran interés, como los lemúridos, *Tenrecidae*, los murciélagos *Mizopodidae* y las tortugas gigantes. La situación no es muy distinta entre los invertebrados y las plantas, e indujo a algunos autores a considerar esta área como región biogeográfica independiente, la *Región Malgache*.

La **Región Oriental** comprende el subcontinente indio (con excepción de los territorios himalayos de mayor altura), las penínsulas de Indochina y Malasia, y parte del archipiélago de la Sonda. Sus fronteras septentrionales están marcadas por la cordillera himalaya y la Zona de Transición China; al sureste, la Wallacea se interpone entre la Región Oriental y la Australasiática. La Región Oriental es la menos característica y menos definible de las regiones biogeográficas, porque gran parte de sus fronteras terrestres no corresponde a barreras de gran efectividad (que se limitan a los distritos himalayos), sino a extensas y complejas Zonas de Transición. También el sistema de desiertos que ocupa la franja saharo-indica actúa hoy como Zona de Transición en el sentido de Darlington —tran-

sición-sustracción—; sin embargo, las condiciones ecológicas que predominan en ella hacen que ambas regiones —Oriental y Afrotropical— compartan muchos elementos **erémicos\*** y suberémicos, tanto animales como vegetales.

Entre los mamíferos propios de la Región Oriental hay que mencionar el elefante de la India, el búfalo gaur, los antílopes tat y nilgau, entre los primates el orangután, los macacos y el násico (fig. 4.5d), así como varias especies de carnívoros. En un nivel taxonómico superior, encontramos tres familias (o subfamilias), los tupaidos, los tarseros y los roedores *Platacanthomyidae*. Entre las aves, al menos la familia Irenidae es endémica de la región, así como, en los reptiles, los lantanótidos y los gaviálidos.

Para entender la biogeografía de la Región Oriental es de gran interés la historia del subcontinente indio: hace alrededor de 57 millones de años, después de separarse del área malgache durante el Cretácico, alcanzó en el Plioceno la orilla sur de Asia luego de un corto periodo de contacto con África. Durante su trayectoria a través del actual Océano Índico, fue escenario de imponentes fenómenos volcánicos (en el Decán), y todavía hoy podemos hallar capas de lava que alcanzan los 1 800 m de espesor. Estos cataclismos provocaron la extinción masiva —aunque no total— de las biotas gondwánicas originales. Otro desastre biogeográfico ha de haber sido el contacto con la orilla de África Oriental: es muy posible que la penetración de elementos bióticos africanos, mucho más competitivos, haya contribuido también a diezmar la biota primitiva de India. Finalmente, la unión con el continente asiático, al permitir la invasión por los elementos más evolucionados de las biotas orientales, fue sin duda el “tiro de gracia” para la mayoría de los remanentes gondwánicos de India. Los acontecimientos que muy someramente hemos mencionado explican la escasa antigüedad y la poca originalidad de la fauna del subcontinente indio. Entre los pocos elementos de abolengo claramente gondwaniano está un molusco de agua dulce, el género *Mulleria*, conocido también en América del Sur. En cuanto a otros taxones, como los reptiles de las familias Teliphonidae y Gekkonidae, el origen gondwaniano de las especies de India no es seguro, ya que se trata de grupos con distribuciones bastante amplias.

La **Región Australasiática** se extiende al sur y sureste de la línea de Lydekker (fig. 4.3), aunque algunos autores incluyen en la Wallacea también la fracción occidental de Nueva Guinea. Además de Australia, Tasmania y Nueva Zelanda (al menos

el centro y el norte), comprende las islas de Oceanía, Hawai, Nueva Caledonia e Islas Salomón. En realidad, las relaciones de las plantas y animales de Oceanía son tan complicadas que hacen prácticamente imposible enmarcar las islas del Pacífico en una región biogeográfica definida. La Región Australasiática se caracteriza por su fauna rica en mamíferos endémicos: baste con recordar los monotremas (ornitorminos, equidnas) y los marsupiales —canguros, koalas, tilacinos, *Notoryctes* o marsupiales-topos, etc.—. Sin embargo, no puede pasarse por alto la presencia de cierto número de placentarios autóctonos, especialmente relevante en Nueva Guinea. Entre las aves, más de 35 por ciento son especies endémicas: aves lira, kiwis, emús, casuaris, cacatúas y aves del paraíso se han convertido en otros tantos símbolos de la fauna australiana.

Australia es un continente aislado; y si bien el aislamiento es muy relativo, pues hay gran número de islas e islotes entre sus costas septentrionales y Asia, la biota australiana resulta ser menos “asiática” de lo que esperaríamos. La explicación es histórica, en el sentido geológico de la palabra: la cercanía de Australia y Nueva Guinea con el sureste asiático es relativamente reciente, remontándose tan sólo al Plioceno. Gran parte de la biota australiana, especialmente anfibios, reptiles, aves y mamíferos, son de afinidad sudamericana, lo cual se explica por las antiguas conexiones terrestres entre ambos continentes y la Antártida, en condiciones climáticas muy diferentes a las de hoy. Sin embargo, la fauna de marsupiales tiene rasgos “modernos” y los hallazgos fósiles no se remontan más allá del Oligoceno. Si agregamos que las investigaciones serológicas muestran el estrecho parentesco que tienen entre sí los marsupiales australianos, podemos alegar que el grupo se diferenció a partir de unas pocas especies ancestrales, sufriendo una radiación evolutiva realmente espectacular. Todo ello apoyaría la idea de la biogeografía clásica según la cual Australia recibió aportes faunísticos de otras regiones, pero casi nunca “exportó” elementos propios. Hay algunas excepciones de cierto relieve, como loros, palomas, cangrejos de río y algunos elementos primitivos de la flora.

La **Región Antártica** (*Archinotis*, en términos de los autores antiguos), cuya existencia muchos zoogeógrafos no admiten, es hoy la región más pobre desde el punto de vista biótico, dadas sus condiciones climáticas: la temperatura mínima registrada llega a menos de  $-88^{\circ}\text{C}$ . Sin embargo, las especies de focas y pájaros bobos (*Spheniscidae*)

son en su mayoría exclusivas de la Región Antártica, así como el paseriforme *Anthus antarcticus*. Cerca de 40 especies de líquenes y musgos forman parte de la típica vegetación antártica y dan hospedaje a varias especies de tardígrados y microartrópodos.

Durante el Mesozoico, la Antártida fue una importante vía de comunicación entre —o formó parte de un sistema de— biotas de clima más cálido. A lo largo de muchos millones de años la cruzaban dos corredores: el primero unía América del Sur y Australia, y el otro, independiente del primero, conectaba América del Sur con Nueva Zelanda; las conexiones directas entre Australia y Nueva Zelanda han sido mucho más escasas y, sobre todo, se remontan a épocas más recientes.<sup>[64]</sup>

En términos generales, para el biogeógrafo y para el ecólogo es sumamente interesante estudiar lo que ocurre cuando dos biotas diferentes, o dos regiones biogeográficas independientes, entran en contacto “de repente”. Un acontecimiento de este tipo ocurrió hace pocos millones de años, con el llamado “Gran Intercambio Americano” (*Great American Interchange*). Los antecedentes y las etapas principales de este fenómeno, que con razón ha sido calificado de “monumental”, de acuerdo con las interpretaciones de la biogeografía clásica se resumen como sigue.

Hace alrededor de 70 millones de años apareció en América del Sur un gran número de mamíferos arcaicos. Entre ellos algunos (sobre todo marsupiales) tenían una dieta carnívora, mientras otros (sobre todo placentarios) se convirtieron en herbívoros. Todavía no está claro el motivo de tal divergencia trófica. Entre los mamíferos primitivos que evolucionaron en América del Sur, pueden mencionarse los liptotetnos, semejantes a caballos y camellos, los toxodontes que se parecían a rinocerontes, los astropoterios y piroterios, parecidos a tapires y elefantes, los argiolápidos, semejantes a las ratas-canguro, y los boriénidos, semejantes a las hienas, lobos, comadrejas y gatos.

Cerca de 40 millones de años después, gracias a una cadena de islas que se extendía entre ambos continentes, algunos mamíferos de América del Norte lograron alcanzar América del Sur. Como consecuencia de tal penetración, la fauna de América del Sur se enriqueció con los ancestros de cobayos, vizcachas, capibatas, etcétera.

Hace unos tres millones de años, al surgir el Puente Centroamericano, ambas Américas volvieron a unirse y el Gran Intercambio Americano se

inició. De norte a sur transiraban muchos mamíferos, como el jaguar, el ocelote, el pecarí, el coatí, los camélidos y el mastodonte. En sentido contrario, la dispersión parece haber sido menos importante; sin embargo, se integraron a la fauna nortea armadillos, zarigüeyas, gliptodontes, osos hormigueros, toxodontes. Entre las aves, cabe mencionar por lo menos al gigantesco titanís, ave carnívora de unos siete metros de alto, cuyos restos fósiles se han encontrado en Florida.

Con la formación del Puente Centroamericano, muchos mamíferos “inmigrantes primarios” (por lo menos 24 génetos) ingresaron en América del Sur, donde evolucionaron hasta formar un número relativamente grande de especies, a las que corrientemente se les llama “inmigrantes secundarios”. A la inversa, un número más limitado (12 géneros) recorrió el camino en sentido inverso, y sufrieron en América del Norte una diferenciación a su vez mucho más modesta. El Gran Intercambio Americano fue así un fenómeno fuertemente asimétrico. En América del Sur, la penetración de los

elementos norteos resultó importantísima para la fauna autóctona, que sufrió las consecuencias de la sobresaturación de especies y el exceso de competencia, lo que provocó un imponente fenómeno de extinción de las formas autóctonas más antiguas. Una extinción tan masiva parece respaldar la teoría según la cual en cada ambiente o territorio hay un nivel máximo de biodiversidad —es decir, es limitado el número de nichos ecológicos que pueden coexistir— y tal nivel no puede rebasarse, o tan sólo puede rebasarse durante un periodo muy limitado de inestabilidad.

El resultado actual del Gran Intercambio Americano es, tomando una vez más como ejemplo los mamíferos, que 20 por ciento de los géneros de América del Norte es de afinidad sudamericana, mientras la mitad de los géneros de América del Sur es de linaje norteo. Un gran número de formas autóctonas del sur, sobre todo las de gran tamaño, que durante millones de años habían caracterizado la fauna del continente, sufrió una rápida extinción.

### 4.3 Los vegetales: aspectos biogeográficos

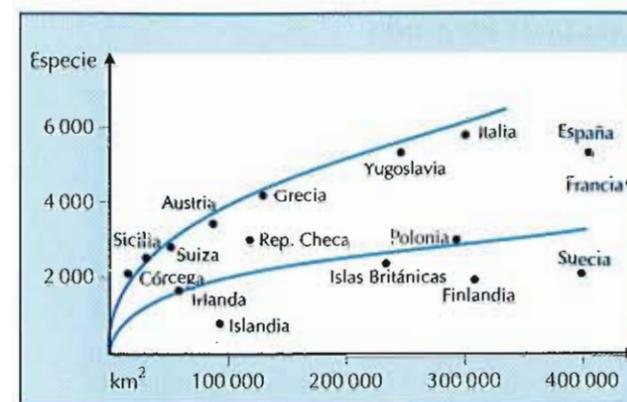
Las plantas son indicadores fiables del clima, sobre todo de la humedad y la temperatura, el tipo de suelo y otros factores ambientales más (fig. 4.10). Su distribución, en el nivel de especie o de taxones

4.10 La distribución de la rubiácea trepadora *Rubia peregrina* se ajusta bastante bien a la isoterma de enero de 4.5°C (de E.J. Solsbury).



superiores, proporciona una información ecológica que con mucha frecuencia resulta más atendida que la procedente de la distribución de los animales, en especial de los vertebrados superiores. Al mismo tiempo, son un excelente material para los estudios de biogeografía histórica.

Reiteramos que cada región de la Tierra está poblada por cierto número de especies vegetales; sin embargo, su cantidad disminuye hacia las latitudes altas y hacia las zonas desérticas. Algunos ejemplos: de Colombia conocemos más de 35 000 especies de plantas superiores; de Turquía, 8 500; de Italia, 6 000; de Alemania, 3 300; de las Islas Británicas, cerca de 2 000, y finalmente de Suecia, 1 700. Algunos países como Suiza, Grecia e Italia, por contar con gran variedad de ambientes diferentes, poseen mayor número de plantas del que se esperaría en función de tan sólo su superficie. Otros, como Islandia, Finlandia y Suecia, por la uniformidad de su paisaje o de sus condiciones climáticas, o por ambos motivos, cuentan con una flora relativamente pobre respecto de su extensión (fig. 4.11).<sup>[419]</sup> A los factores meramente ecológicos se suman también los históricos: por ejemplo, la asombrosa riqueza de la flora —y de la fauna— de México no se explica sólo por la diversidad de su paisaje, sino también por el hecho, de orden his-



4.11 Número de especies de plantas vasculares en función del área (S. Pignolli).

tórico, de ser una Zona de Transición entre el Neártico y el Neotrópico.<sup>(vii)</sup>

La distribución geográfica de una especie vegetal está determinada, entre otros factores, por los efectos que el frío —o mejor dicho, el hielo— y la sequía provocan en sus partes más sensibles: los brotes. En muchas especies, como las arbóreas, las yemas están localizadas en las ramas y, por ende, están sometidas a las variaciones climáticas; en otras como la cebolla, al contrario, la yema se encuentra más protegida, enterrada y abrigada por el bulbo.

La diferente localización de las yemas está en la base de las categorías ecológicas propuestas por Raunkiaer,<sup>[422]</sup> quien agrupó las diferentes especies de plantas en formas biológicas (*Lebensformen*), que se definen como sigue:<sup>2</sup>

**Fanerofitas** (árboles, grandes arbustos, trepadoras). Plantas perennes, leñosas, con las yemas localizadas a más de 30 cm del nivel del suelo.

**Camefitas** (saxífraga, arándano, tomillo). Plantas perennes con la base leñosa, o suculentas, o en almohadilla; las yemas están a menos de 30 cm del suelo, de manera que con mucha frecuencia es la capa de nieve la que las protege en invierno. Las camefitas abundan en las zonas de clima muy frío o muy seco y en las altas montañas.

**Hemicriptofitas**, con disposición de las hojas en roseta (primavera, plántago, taráxaco) o en césped (gramíneas). Plantas perennes con las yemas al

<sup>2</sup> *Phanerós* = visible; *khamái* = bajo, por debajo de; *hemi-kryptós* = semiescondido; *hydor* = agua; *gè* = tierra; *thereia* = verano; *phyton* = planta.

nivel del suelo. La nieve y la hojarasca les proporcionan protección.

**Hidrofitas** (nenúfar, *Potamogeton*, *Posidonia*). Plantas perennes, más o menos sumergidas, cuyas yemas están protegidas por el agua y a menudo por el lodo del fondo.

**Geofitas** (cebolla, ajo, tulipán, camote, papa, helechos comunes). Plantas perennes, con yemas subterráneas, contenidas en bulbos o rizomas.

**Terofitas** (trigo, maíz, frijol, amapola). Plantas anuales, cuya vida está limitada a algunos meses del año —en general, primavera-verano—. Superan las temporadas desfavorables en estado de semilla.

La flora de cada región está caracterizada por su “espectro biológico”, o sea por cierta proporción entre las formas biológicas que mencionamos. A nivel mundial (el llamado “espectro biológico normal”), la flora está integrada del siguiente modo: 50 por ciento de fanerofitas, 25 por ciento de hemicriptofitas y el restante 25 por ciento se reparte entre las demás formas. Reunidas hidrofitas (que realmente son muy pocas) y geofitas en una misma categoría, los espectros biológicos de algunos países aparecen en el cuadro 4.1. En las regiones frías (Islandia) dominan las plantas cuyas yemas se localizan al ras del suelo; en las regiones templadas (Italia) prevalecen las mismas formas, más las especies anuales; en las zonas de clima cálido y seco (Argelia) las plantas son generalmente anuales, y en los climas tropicales (Seychelles) las yemas suelen ser aéreas y estar alejadas del suelo. Se consideran así tres tipos de bioclima:

*Clima de las hemicriptofitas*: zonas frías y templadas (el euromediterráneo, del extremo norte hasta Italia septentrional).

*Clima de las terofitas*: zonas áridas y cálidas (en la misma área, el norte de África, parte de la península italiana, etcétera).

*Clima de las fanerofitas*: zonas tropicales cálidas.<sup>[421]</sup>

La distribución geográfica de las plantas, por una parte, y sus características morfológicas y fisiológicas, por otra, son variables correlacionadas.

Se enmarca también en este enfoque un fenómeno cuya verificación resulta de un estudio sobre más de 10 000 especies de plantas pertenecientes a las floras de 47 territorios de diferentes partes del mundo: en las zonas de clima cálido, el porcentaje de las especies con hojas de margen liso es especialmente elevado, mientras que en las regiones frías predominan las hojas de margen irregular, aserra-

Cuadro 4.1 ESPECTROS BIOLÓGICOS DE ALGUNAS REGIONES

	Fanerofitas	Camelitas	Hemicriptofitas	Geofitas	Terafitas
Islandia	2	13	<b>54</b>	20	11
Italia	8	9	<b>43</b>	14	25
Argelia	3	16	20	3	<b>58</b>
Seychelles	<b>61</b>	6	12	5	16

do, escotado, lobulado, etc.<sup>[29]</sup> Más en detalle, donde la temperatura anual no rebasa en promedio los 10°C, menos de 10 por ciento de las especies presentan hojas de margen liso, que aumentan paulatinamente de importancia hasta rebasar 40 por ciento en las regiones tropicales, donde la temperatura media anual es de 25°C o más. Asimismo, las especies con hojas compuestas son mucho más frecuentes en las zonas cálidas que en las frías.

Otro ejemplo de correspondencia entre morfología funcional y ubicación geográfica se desprende de la distribución de las especies con fotosíntesis de tipo C3 y C4. La velocidad de fotosíntesis es mayor en las correspondientes al segundo tipo (por ser capaces de concentrar el CO<sub>2</sub>, reduciendo así la fotorrespiración), por lo que resultan especialmente efectivas en lugares donde la intensidad de la luz es máxima. El porcentaje de especies C4 varía entre cero —a latitudes altas— y más de 80 por ciento —en la franja tropical—. No es redundante subrayar que las plantas C4 de importancia económica, como la caña de azúcar, el sorgo y el maíz, son todas de origen tropical. Finalmente, las plantas que presentan fotosíntesis CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) con frecuencia están relacionadas con climas secos (crasuláceas, bromeliáceas).

Muchos miles de especies contienen en sus tejidos uno o más tipos de alcaloides, sustancias a menudo amargas que pueden inhibir el desarrollo de los herbívoros —artrópodos y vertebrados— y hasta provocar su muerte. La mayoría de las plantas que producen alcaloides vive en zonas tropicales o, en menor medida, en climas templados. Muy pocas son las familias cosmopolitas que producen tales sustancias, como por ejemplo las leguminosas y las compuestas. Se piensa que la síntesis de alcaloides es una respuesta adaptativa a la elevada presión biótica de los herbívoros propia del trópico. Las plantas acuáticas, menos sujetas al uso de herbívoros, suelen estar desprovistas de alcaloides.<sup>[311]</sup>

Otra correspondencia más entre distribución geográfica y características generales (no específicas) de las plantas, y también de algunos invertebrados, atañe al número cromosómico. Las formas poliploides son más frecuentes en las latitudes altas. También parece ser importante el tamaño del genoma. En Europa, por ejemplo, la sucesión de los límites de siete importantes plantas cultivadas en sentido sur-norte (de Italia hasta el Círculo Polar Ártico) es: arroz, sorgo, maíz, trigo, avena, centeno y cebada. Su contenido de ADN por célula aumenta progresivamente de 1.2 pg (arroz) a 10.0 pg (centeno y cebada). Tómese en cuenta que un pg de ADN corresponde a cerca de mil millones de pares de bases, pero que en los eucariotas el porcentaje de ADN que codifica las proteínas usualmente representa entre 1 y 50 por ciento del total, según la especie que se considere.<sup>[45]</sup>

Las regiones de clima oceánico están pobladas por un número relativamente grande de pteridofitas —helechos y similares—. El clima oceánico, caracterizado por moderadas diferencias de temperatura a lo largo del año y por una elevada humedad, corresponde al tipo de clima que dominaba durante las más antiguas épocas geológicas, cuando los ritmos estacionales no estaban muy marcados. En aquel entonces, precisamente, tuvieron su gran desarrollo las pteridofitas, que todavía hoy prefieren los climas húmedos y de temperatura constante, tanto alta como relativamente baja. Basado en estas consideraciones, Raunkiaer propuso un criterio para evaluar el grado de la influencia del océano en un clima, mediante un número que se conoce como “cociente de las pteridofitas”. Constituyendo las especies de pteridofitas a escala global 3.8 por ciento de las plantas vasculares, a este porcentaje se le atribuye el valor convencional 1. Si en una región dada las pteridofitas representan 1.9 por ciento del total de las plantas, el cociente es 0.5. Como ejemplo reportamos los cocientes de las pteridofitas para algunos países y regiones.

España	0.3
Italia	0.4
Dinamarca	1.0
Irlanda	1.2
Ceilán	2.0
Hawai	5.6

La distribución geográfica de los climas determina también la velocidad de crecimiento de las plantas, así como la temporada de su reproducción. Así es que la floración y la maduración de las frutas se dan en momentos diferentes en las distintas regiones. Es innecesario recalcar que todo ello se refleja en los animales cuya actividad está más estrictamente relacionada con los ritmos de la vegetación: insectos polinizadores, mamíferos, aves frugívoras y semívoras, etc. Los estudios de fenología vegetal tratan principalmente sobre el periodo de floración de plantas con distribución geográfica amplia. De interés biogeográfico son las especies que florecen en la primavera (en Europa, la campanilla de las nieves, las anémonas, el avellano) y otoño (cólquicos).

Desde el punto de vista agronómico es interesante la temporada en que se cosechan cultivos: cuanto más fría es una región, más temprano se

ubica la temporada de cosecha en la buena estación. Finalmente el clima, y por lo tanto también la ubicación geográfica de un cultivo, determinan la calidad y cantidad del producto. Por ejemplo, el porcentaje de azúcar en el mosto de uvas (*U*) está sometido a una regla que corresponde más o menos a la ecuación siguiente:

$$U = 0.01X + 0.36Y - 0.008Z + 7.57,$$

donde *X* es el promedio de las temperaturas en temporada de maduración (1.5 meses) multiplicado por el número de días correspondiente (45), *Y* es la diferencia entre la temperatura máxima (media) y la mínima (media) en los 45 días, y *Z* el número de milímetros de lluvia caídos en el periodo de maduración. Cabe resaltar que los días calurosos favorecen el metabolismo de los azúcares, mientras durante las noches frías permiten su ahorro (destinado al mantenimiento de las plantas en las horas en las que no hay fotosíntesis). Además, el exceso de lluvias impide que se concentre un exceso de azúcar. El resultado va de 18 a 20 por ciento de azúcar en los mostos para vinos de mesa, y 35 por ciento en el de los vinos generosos.<sup>[455], [532]</sup>

#### 4.4 Las regiones fitogeográficas

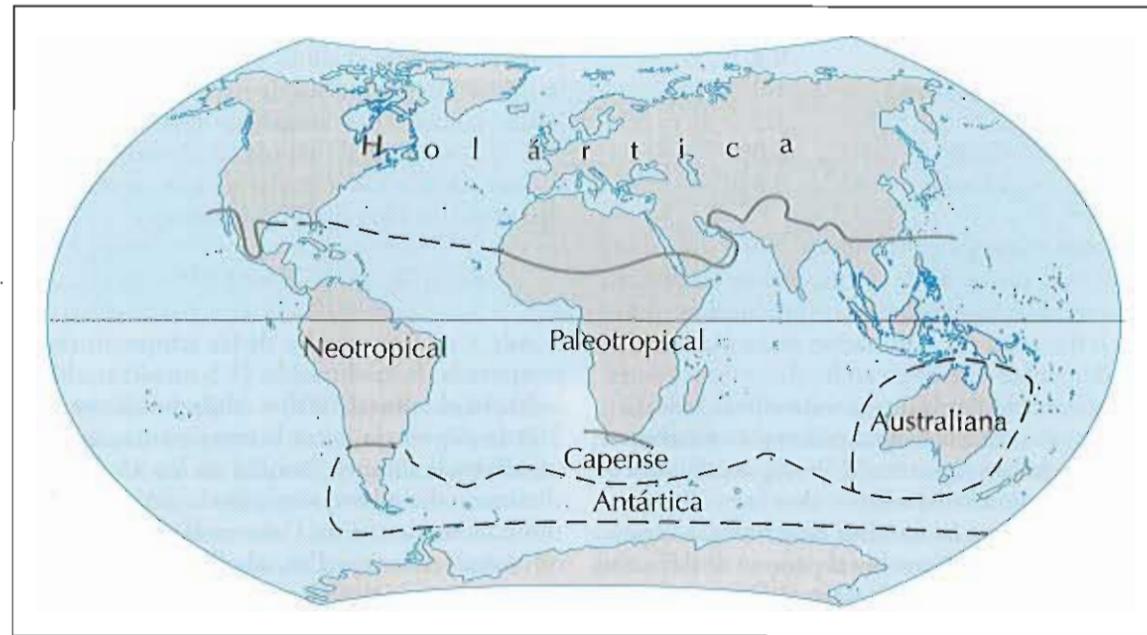
Las Regiones Fitogeográficas o Reinos Florísticos se corresponden bastante bien con las Regiones Zoo-geográficas (fig. 4.12). Las principales diferencias se resumen como sigue:

- Existencia de una Región Capense.
- Existencia de una Región Antártica (Nueva Zelanda, parte de la Patagonia, Tierra del Fuego, Antártida e islas cercanas). Sin embargo, véase a este propósito, en las páginas anteriores, las ideas de los zoogeógrafos.
- Existencia de una Región Paleotropical, que comprende gran parte de África, India y el sureste de Asia.
- Delimitación diferente de la Región Australiana.

**Región Holártica** (América del Norte, Eurasia, norte de África). Desde el punto de vista florístico se trata de una región bastante homogénea. Muchas de las familias de plantas vasculares más ricas en especies tienen una gravitación holártica: ranunculáceas, crucíferas, cariofiláceas, saxifragáceas, rosáceas, umbelíferas, papilionáceas. Varias

subdivisiones —en subregiones y/o provincias— han sido propuestas para la Región Holártica. La fracción eurasiática, por ejemplo, comprendería las subregiones: Centroeuropea (de las costas atlánticas hasta los Urales), montañas centroeuropeas (Alpes y Cárpatos), Circumártica (la franja de tundra; incluye tanto la fracción eurasiática, como la americana), Circumboreal (comprende los bosques de coníferas, abedules y alisos, se ubica inmediatamente al sur de la anterior y, al igual que ella, se extiende también a América del Norte), Póntico-subsiberiana (estepas y zonas áridas entre Ucrania y China), Macaronésico-mediterránea (la zona de matorrales y chaparrales, entre las Islas Canarias y Azores y el Cáucaso).

**Región Paleotropical** (África desde el Sahara hasta el Kalahari, sur de Asia e islas del Pacífico). Son características de esta región: liliáceas, urticáceas, araliáceas, mirtáceas, esterculiáceas y las palmeras. En la Región Paleotropical hay gran variedad de bioclimas cálidos, que se diferencian por el nivel de humedad y permiten el desarrollo de distintas formaciones vegetales: selvas tropicales



4.12 Las seis Regiones Fitogeográficas (según A. Tokhtojon).

pluviales, sabana, matorral espinoso, formaciones de clima árido.

**Región Neotropical** (entre México tropical y el Cono Sur, excepto la Patagonia argentina y el sur de Chile). Las familias más típicas son las bromeliáceas, pontederiáceas, monimiáceas, eritroxiláceas, pasifloráceas, cactáceas y palmeras. En esta región también se encuentran selvas tropicales pluviales y selvas de neblinas, bosques mesófilos, sabanas, matorrales, semidesiertos y desiertos; sin embargo, si los biomas son con frecuencia los mismos que en la Región Paleotropical, las biotas (o sea los taxones que las integran) son muy diferentes.<sup>(viii), [444]</sup>

**Región Capense** (zona del Cabo de Buena Esperanza). Su clima es de tipo mediterráneo y tiene una flora muy característica, con 80 por ciento de taxones endémicos. Desde el punto de vista biogeográfico, la Región Capense está relativamente aislada del resto del continente africano por un sistema de desiertos (Kalahari, Karroo, etc.). Son característicos los géneros *Carpobrotus* (aizoáceas), *Pelargonium* (geraniáceas), *Aloe* (asfodeláceas) y una gran cantidad de especies del género *Erica* (ericáceas).

**Región Antártica** (desde las zonas meridionales del Cono Sur hasta Nueva Zelanda e islas cercanas). Comprende áreas de bosques pluviales, con clima húmedo todo el año, fresco o templado-frío.

Uno de los géneros más característicos es el *Nothofagus*, el haya austral. La Antártida, que en épocas pasadas estuvo ocupada por una biota terrestre rica y variada, está desprovista hoy de fanerógamas, con la única excepción conocida de la gramínea *Deschampsia antarctica*. Algunos autores no admiten las regiones fitogeográficas Capense y Antártica, ya que no serían separables de las regiones colindantes.<sup>[115]</sup>

**Región Australiana.** Entre las plantas más notables cabe recordar los géneros de mirtáceas *Eucalyptus* (con unas 460 especies de perennifolias) y *Melaleuca*, las proteáceas y los géneros *Casuarina* y *Xanthorrhoea*. Algunos autores consideran que la Región Australiana también comprendería a Nueva Zelanda.

**Región Oceánica.** Se diferencia de los demás Reinos Florísticos por comprender todos los mares del mundo. Su vegetación está integrada sobre todo por algas, desde los microscópicos cocolitofíridos planctónicos (0,4 mm) a los tallos de *Macrocystis* y *Nereocystis* (feofíceas), que rebasan los cien metros. Otras algas marinas son las xantofilas, silicoflagelados, dinoflagelados, las algas rojas, las diatomeas y las algas verdes. No faltan las fanerógamas: zosteras y hidrocaritáceas (monocotiledóneas), que pueden formar verdaderas praderas submarinas, como las bien conocidas praderas de *Posidonia*.<sup>[597]</sup>

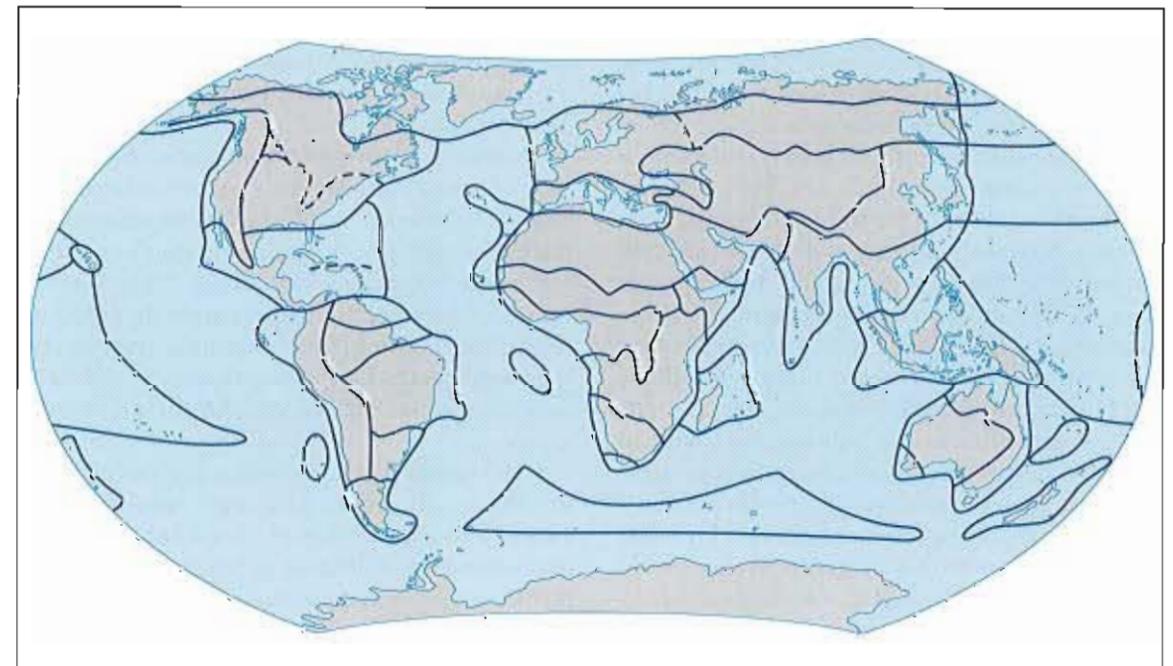
Otra subdivisión florística, mucho más detallada, es la que propuso Good en 1964<sup>[222]</sup> (fig. 4.13). Respecto de Europa en particular, el área euromediterránea está subdividida como aparece en la figura 4.14. En términos generales,<sup>[417]</sup> y muy en síntesis, los Reinos Florísticos pueden agruparse en tres grandes franjas latitudinales:

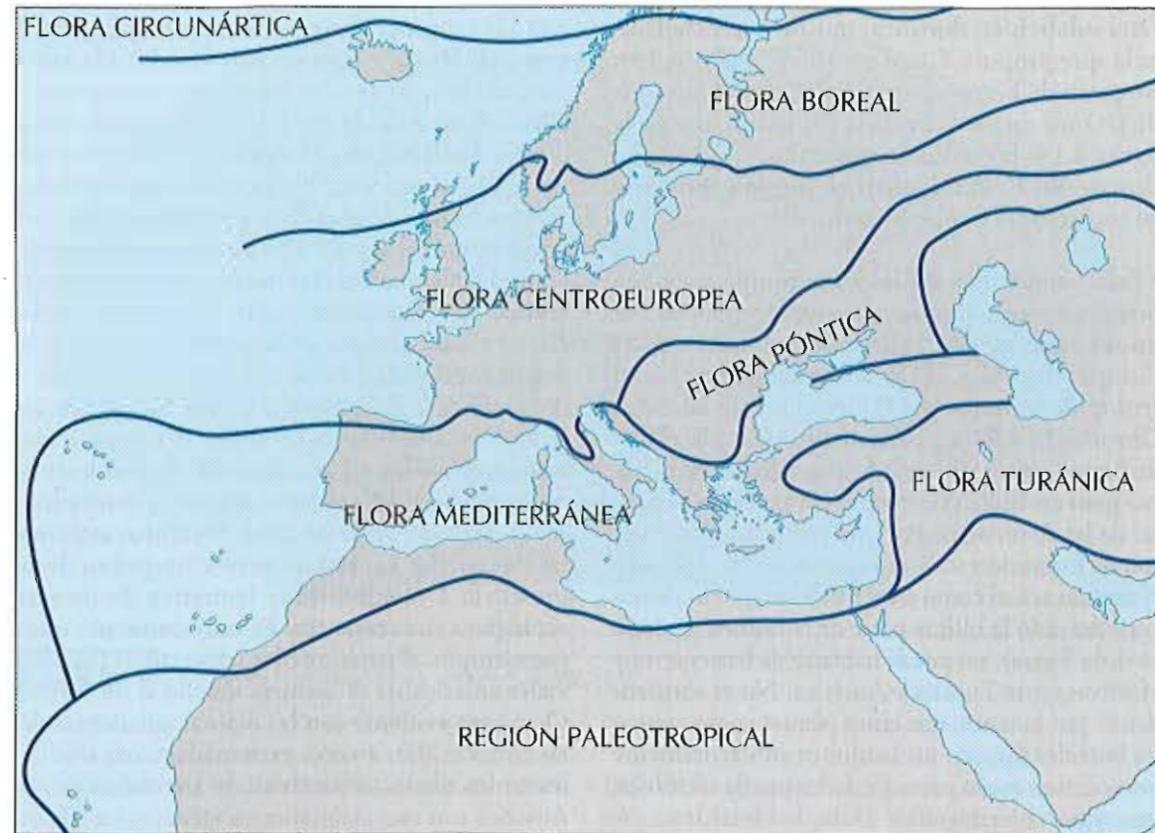
- En el hemisferio norte las masas continentales son prácticamente continuas, pues están separadas por unos brazos de mar realmente reducidos: entre Europa y América, el Océano Atlántico está interrumpido al norte por la presencia de Islandia, Groenlandia y las islas del noreste de Canadá; el mar de Bering, entre Siberia y Alaska, además de no tener gran anchura, está atravesado por el arco insular de las Aleutianas. Por otra parte, ambos mares son de formación relativamente reciente. Tanto en el sentido actual como en el histórico (por lo menos considerando la última parte de la historia geológica de la Tierra), no puede hablarse de barreras muy efectivas entre Eurasia y América. No es sorprendente, por lo tanto, que tanto plantas como animales boreales formen un conjunto suficientemente homogéneo como para que se les pueda incluir en una región biogeográfica única, la Holártica.

- Según los fitogeógrafos, la franja intertropical comprende esencialmente dos regiones (tres se-

gún los zoogeógrafos): la Neotropical y la Paleotropical. Históricamente, ello se debe a la antigüedad de la separación entre América del Sur y África (que data de unos 180 millones de años atrás). Actualmente, el sistema de desiertos del norte de México y sur de Estados Unidos detiene muchas formas de seres vivos y actúa como barrera, o por lo menos como zona de fuerte sustracción entre el Holártico y el Neotrópico, así que podemos afirmar que esa última región sigue conservando ciertas condiciones de aislamiento. Todo ello, y la mayor contigüidad en los trópicos del Viejo Mundo, justifica la delimitación de dos Reinos Florísticos muy diferentes entre sí por su composición taxonómica, aunque se conserven algunas huellas de las antiguas biotas homogéneas —gondwánicas— que ocuparon sus áreas. En ambas regiones las diferencias taxonómicas se acompañan de la presencia a menudo muy llamativa de formas ecológicas convergentes. Es muy conocido que, por ejemplo, el paisaje de las selvas tropicales pluviales americanas se asemeja mucho al de África. Otro caso evidente son las plantas suculentas de las zonas áridas, a veces extremadamente similares en los distintos continentes; sin embargo, en América son esencialmente cactáceas, y en África aizoáceas y euforbiáceas (en Australia no hay suculentas autóctonas).<sup>[232]</sup>

4.13 Regiones y subregiones florísticas (de R. Good).





4.14 Subdivisiones florísticas de Europa (según M. Gerola).

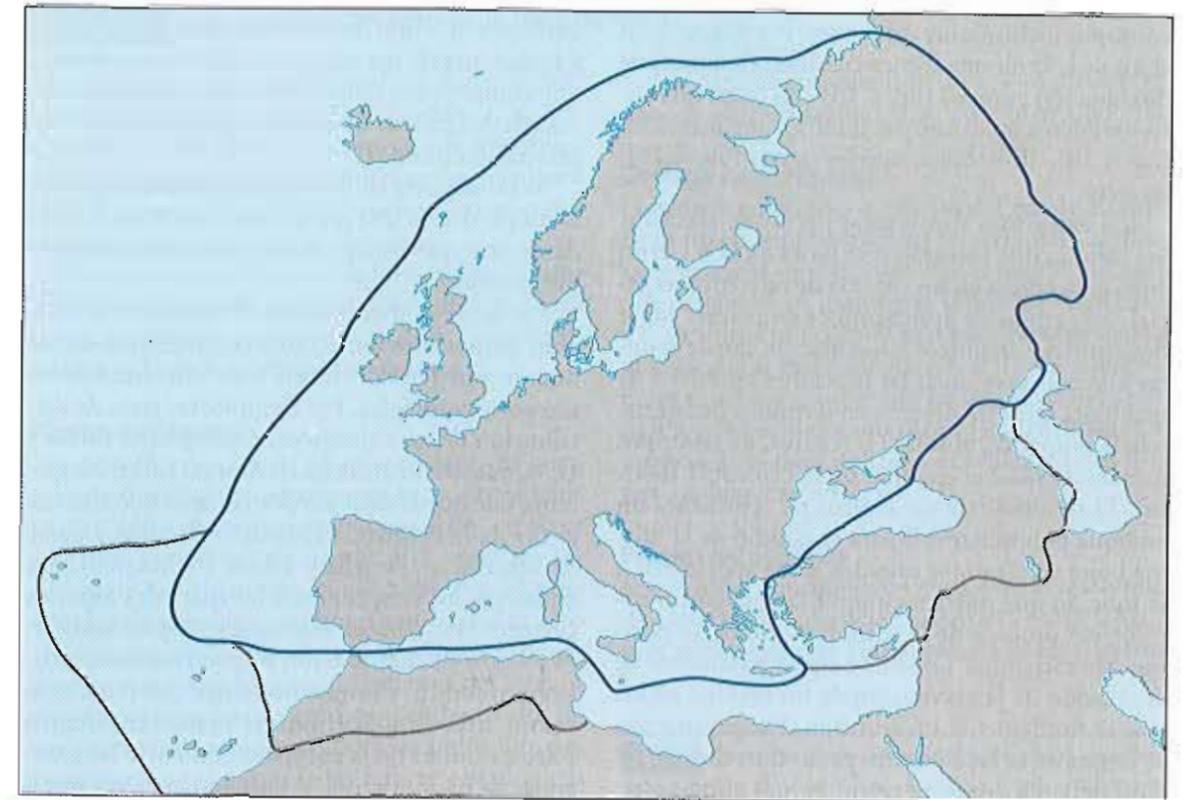
### 4.5 Las categorías corológicas

Con los términos —que consideramos sinónimos— de “categoría corológica” y “corotipo” se indican *clases de áreas de distribución* que quedan definidas por su coincidencia en el espacio. No es redundante subrayar que en la literatura ambos términos se utilizan a menudo con cierta ambigüedad, asociándose a los parámetros espaciales que los definen también elementos de evaluación causal, tanto de tipo ecológico como histórico. Por ejemplo, la categoría corológica etémica ha sido aplicada tanto para indicar las áreas de distribución que abarcan el sistema saharo-síndico (el Sahara, más buena parte de la Península Arábiga, el sur de Irán y el extremo oeste del subcontinente indico) como para evidenciar las características ecológicas de los taxones exclusivos del medio ambiente árido, o sus supuestos orígenes comunes. En fechas recientes se ha vuelto a proponer el significado que originalmente los zoólogos atribuyeron al término “corotipo”, subrayando el hecho de que la individuación de un corotipo procede del análisis y

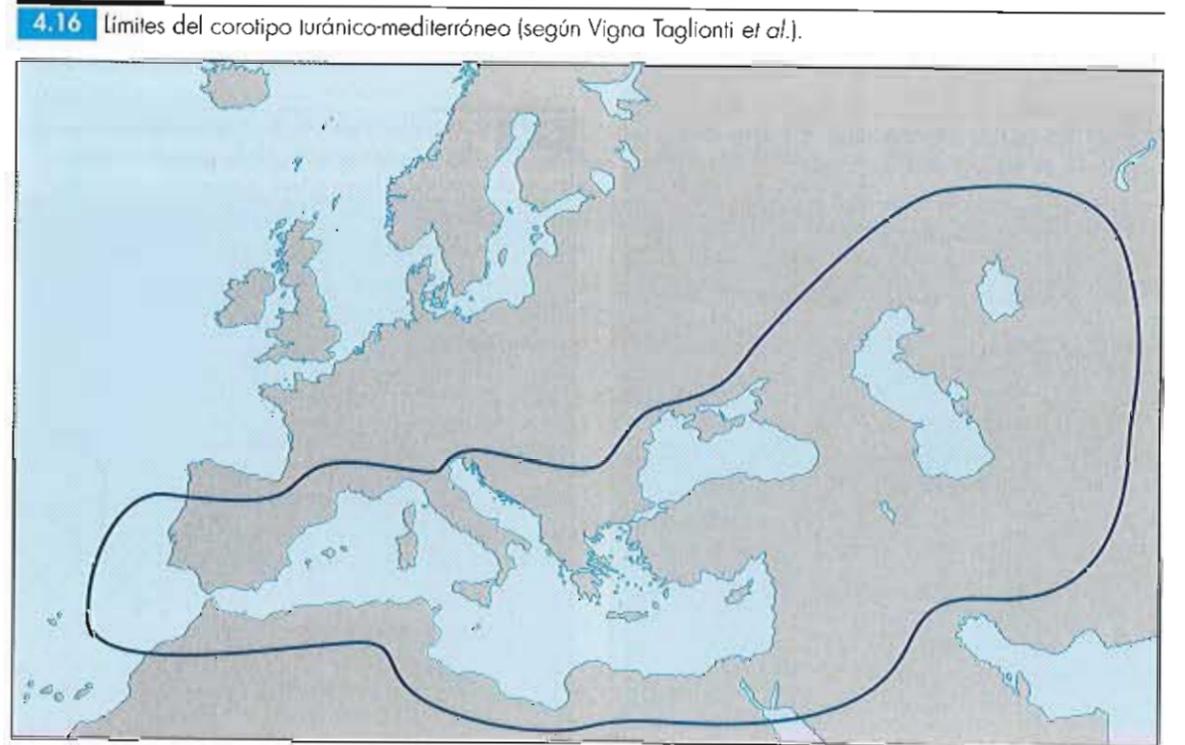
de la compactación de áreas de distribución ocupadas por taxones de distinto nivel que pertenecen a grupos diferentes y tienen características ecológicas distintas.<sup>[299], [300], [542]</sup>

De hecho, las categorías corológicas establecidas en la literatura corriente, no obstante las frecuentes alusiones a su valor “estadístico”, están definidas de manera intuitiva, y sus límites suelen dibujarse “a ojo”. Para lograr una categorización realmente rigurosa, sería preciso utilizar áreas de distribución trazadas con métodos estándar (cartografía UTM o areografía) y aplicar criterios estadísticos para comprobar toda generalización que se proponga.

Cabe resaltar que los corotipos que pueden identificarse en una región dada son heterogéneos en cuanto a su tamaño (figs. 4.15 a 4.18) y no están necesariamente ordenados jerárquica ni modularmente. De ahí procede la posibilidad (que se da con mucha frecuencia) de que en un territorio dado coexistan taxones cuya distribución se enmarca en



4.15 límites del corotipo europeo en sentido estricto (línea azul) y amplio (línea gris) (según Vigna Taglianti *et al.*).



4.16 límites del corotipo turánico-mediterráneo (según Vigna Taglianti *et al.*).

corotipos incluso muy diferentes. Por ejemplo, en el sur de la Península Ibérica coexisten elementos de distribución europea (fig. 4.15) con otros que corresponden a las categorías turánico-mediterránea (fig. 4.16), afrotropical-mediterránea (fig. 4.17), etcétera.

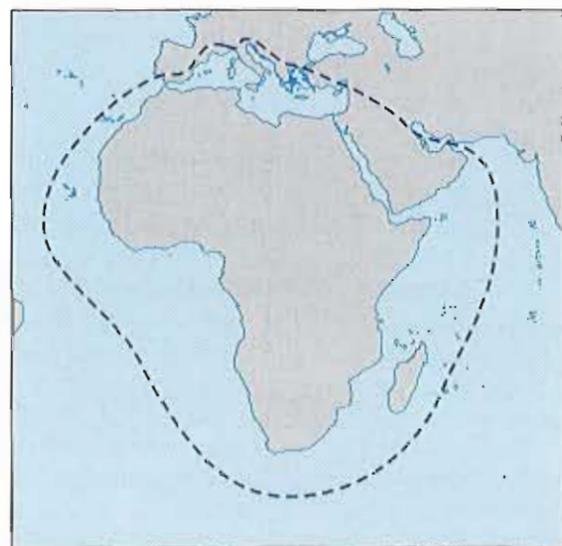
Las categorías corológicas permiten clasificar los taxones que integran una biota dada o ciertas áreas geográficas en un sistema de referencia espacial. Su campo de aplicación es en primer lugar descriptivo y analítico. Sin embargo, puede resultar interesante estudiar las relaciones espaciales de una biota que esté descrita en términos de consistencia numérica, absoluta o relativa, de corotipos presentes (véase el ejemplo de la Península Ibérica). El resultado de un análisis tal representa un enfoque preliminar útil para el estudio de la misma biota en términos causales. Otro aporte más a la función que pueden cumplir las categorías corológicas procede de la consideración de su posible "vectorialidad", o sea de algún parámetro de evaluación de la gravitación de los taxones en los que se fundamenta un corotipo. Por gravitación se entiende la localización geográfica de la fracción del área donde el taxón es más abundante. Por ejemplo, si cierto género tiene en conjunto una distribución de tipo este-mediterráneo (es decir,

corresponde a uno de los corotipos de la fig. 4.18) y la mayoría de sus especies se distribuye en áreas que comprenden también las zonas alrededor del mar de Mármara, entonces el género tendrá una gravitación pónica.

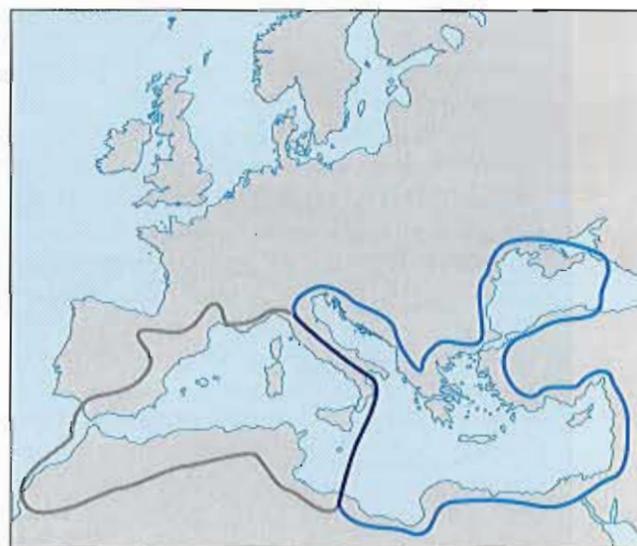
Si la mayoría de los taxones que definen un corotipo tienen una gravitación congruente, puede decirse que constituye la gravitación del propio corotipo.

Las áreas de distribución de especies que integran grupos supraespecíficos con diferente distribución pueden contribuir a definir una misma categoría corológica. Por ejemplo, las áreas de distribución de los coleópteros *Onthophagus hirtus* y *O. melitaeus* enmarcan en el corotipo bético-magrebino, que queda definido por las áreas que abarcan el sur de la Península Ibérica (= Bética) y parte de Marruecos, Argelia y Túnez (= Magreb). Sin embargo, los subgéneros a los que tales especies pertenecen —*Trichonthophagus* y *Amphionthophagus*— son de distribución respectivamente afrotropical-índica, y normediterránea. Así pues, otro campo más de aplicación del análisis corológico puede resultar de la comparación entre las categorías de las especies que se encuentran en un área o en un sistema dado y las de sus respectivos grupos supraespecíficos.

4.17 Límites del corotipo afrotropical-mediterráneo (según Vigna Toglianti et al.).



4.18 Límites de los corotipos oeste-mediterráneo y este-mediterráneo (según Vigna Toglianti et al.).



4.6 Un ejemplo: corotipos en la flora de Italia

Desde el punto de vista fisiográfico, Italia (incluidas las tres grandes islas del Mediterráneo, Sicilia, Cerdeña y Córcega, que pertenece a la República Francesa) representa un territorio razonablemente definido y, por ende, su flora puede utilizarse como ejemplo para el análisis de corotipos.

Las especies que integran la flora italiana representan los siguientes corotipos principales: endémico, mediterráneo, orofita sudeuropeo, eurasiático, atlántico, boreal, cosmopolita, exótico.

Plantas endémicas

No existen especies de plantas endémicas cuya área de distribución abarque todo (y, obviamente, tan sólo) el territorio italiano. Hay especies que son exclusivas de una u otra zona de los Alpes, de los Apeninos, de Cerdeña, etc. El porcentaje de especies endémicas es bastante alto (13 por ciento), lo cual no es sorprendente si tomamos en cuenta el relativo aislamiento del territorio, su orientación geográfica y el desarrollo de sus sistemas montañosos, factores todos que determinan condiciones fisiográficas y ecológicas bastante variadas. En particular, los ecosistemas de altura de los Apeninos están prácticamente aislados de las correspondientes biotas de los Alpes por la interposición de la llanura baja formada por el valle del río Po y del pequeño relieve que une ambas cordilleras a lo largo de la frontera entre Liguria y Piamonte, en el noroeste de la península.

Los endemismos de los Apeninos se remontan en parte a finales del Cenozoico, cuando en lugar de ser una península, Italia estaba todavía formada por un archipiélago (véase cap. 7). Los de los Alpes suelen ser más recientes (del Cuaternario), pues son efecto de las glaciaciones, que por otra parte están también en el origen de parte de los endemismos apenínicos y de las montañas del sur del país, como el abeto de Sicilia, *Abies nebrodensis*.

Plantas mediterráneas

Las plantas estenomediterráneas —o mediterráneas en sentido estricto— como el olivo, *Olea europaea*, ocupan tan sólo las zonas que están caracterizadas por veranos calurosos y secos e inviernos templados y lluviosos (fig. 4.19). Otras plantas mediterráneas típicas son varias especies de los géneros *Mirtus* y *Cistus*, el romero (*Rosmarinus officinalis*), el lentisco (*Pistacia lentiscus*), el algarrobo (*Ceratonia siliqua*).

Las plantas euromediterráneas —o mediterráneas en sentido amplio— se extienden algo más.

Orofitas sudeuropeas

Las zonas templadas y cálidas del sur de Europa están literalmente salpicadas de serranías, cordilleras y macizos montañosos más o menos aislados, que surgieron en gran parte durante el Terciario, y cuya altitud es de 2500 m o más. Parte de la flora mediterránea, en su adaptación al medio ambiente montano, ha evolucionado en una flora muy particular, conocida como orofita sudeuropea. Las orofitas de la flora italiana se dividen en dos grupos: alpinas y apenínicas.

Plantas eurasiáticas

Son árboles continentales cuya distribución puede alcanzar las planicies orientales hasta China, más varias especies herbáceas, en general gramí-

4.19 Áreas de distribución de dos especies estenomediterráneas: el olivo (*Olea europaea*) (a), y lo encino *Quercus ilex* (b) (de P. Zongheril).





neas, que originalmente estaban asociadas a los bosques formados por estos árboles. La rala extensiva ha producido un fenómeno curioso: estas especies, escasas en los bosques, se han incrementado mucho en los terrenos desmontados, dando lugar a un típico pastizal que puede considerarse una estepa de origen antrópico.

**Plantas atlánticas**

En Italia son muy pocas y están limitadas especialmente al área tirrénica (Lacio, Cerdeña).

Muy frecuentemente las plantas atlánticas son arbustos o árboles perennifolios, como *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris* y algunas retamas. Su área de distribución principal se extiende entre Portugal y las Islas Británicas, alcanzando a veces, como ya dijimos, el Mediterráneo, y hacia el norte parte de Dinamarca. Algunas especies están representadas también en la costa este de América del Norte (especies anfiatlánticas).

**Plantas boreales**

Son especies que se distribuyen por el norte de Europa, Siberia y con mucha frecuencia también Canadá, con poblaciones aisladas más o menos importantes en los relieves del sur como los Alpes, el Cáucaso, los Himalayas, las Rocallosas y otras montañas de la franja templada. Son típicas de las tiberas frías, de la tundra y de la taiga. Sus áreas de distribución siguieron el avance de los glaciares y, al retirarse éstos, quedaron poblaciones remanentes (reliquias) en las cotas más elevadas. En la flora de Italia son muchos los ejemplos: el abeto (*Picea abies*), el sauce enano (*Salix herbacea*), el junco ártico (*Juncus articus*), *Dryas octopetala*, etcétera.

**Plantas cosmopolitas**

A pesar del conocido hecho de que por motivos ecológicos evidentes no existen organismos realmente cosmopolitas, la distribución geográfica de algunas especies involucra prácticamente todos los continentes, así que por lo menos en primera instancia se les puede calificar de cosmopolitas. Algunos ejemplos tomados de la flora de Italia son: los helechos *Pteridium aquilinum* y *Adiantum capi-*

*llus-veneris* (el culantrillo), la achicoria amarga *Taraxacum officinale*, el llantén (*Plantago maior*), la *Capsella bursa-pastoris*, la lenteja de agua (*Lemna minor*), más otras especies muy frecuentemente sinantrópicas.

Además de los tipos corológicos, que acabamos referir, pueden recordarse las plantas ilíricas de gravitación balcánica como *Quercus cerris* —el quejigo o rebollo—, y las plantas turánicas con gravitación en una zona ubicada entre Anatolia y la antigua Asia Central soviética, como la manzanilla (*Matricharia chamomilla*) y el plátano *Platanus orientalis*.

**Plantas exóticas**

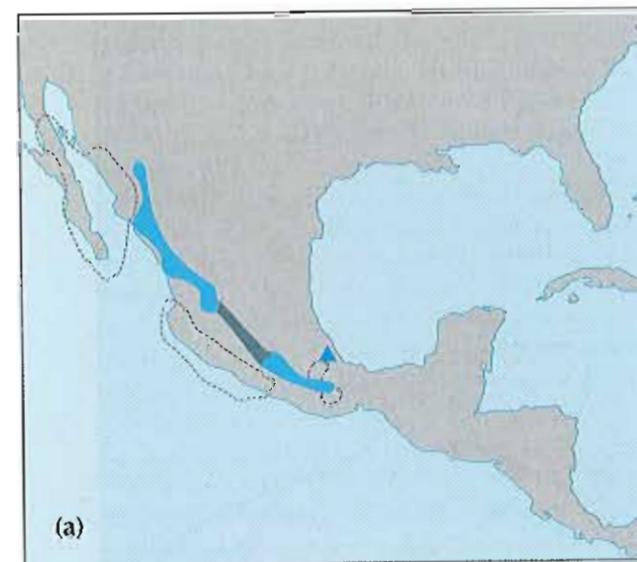
Todos sabemos que no todas las especies que se encuentran en una región dada son autóctonas. Quince por ciento de las especies vegetales presentes en Italia son exóticas, tanto si se consideran las cultivadas —como el maíz, el arroz, la papa, el tomate o jitomate, y muchas más— como las de introducción más o menos accidental. La robinia (*Robinia pseudoacacia*), uno de los árboles más abundantes en los bosques del norte de Italia, es de origen americano, y hasta el ciprés, tan característico del paisaje de la península y omnipresente en las pinturas del Renacimiento, fue introducido por el hombre, siendo originario del Mediterráneo oriental. Los nopales o chumberas y los magueyes o pitas, de origen mexicano, son hoy día elementos dominantes en la Italia mediterránea. Sin tomar en cuenta las formas exclusivamente ornamentales que encontramos tan sólo en parques y jardines, que llevarían a considerar miles de entidades, el componente exótico que se ha integrado a la flora italiana se clasifica como sigue, de acuerdo con su origen geográfico:<sup>[417], [419]</sup>

Americano	42%
Asiático	29%
Europeo	11%
Africano	9%
Australiano	4%
Mediterráneo	4%
Oceánico	1%

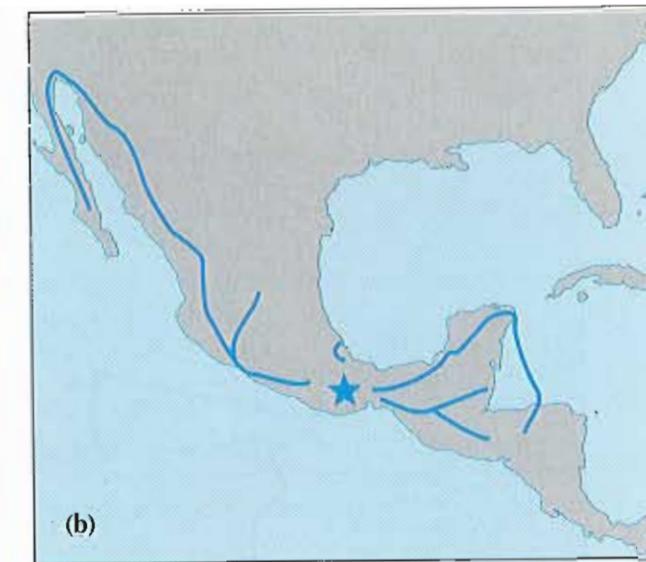
**4.7 Trazos generalizados (General tracks)**

El término *track* fue introducido en el lenguaje biogeográfico por Croizat<sup>[131]</sup> y corresponde al español "trazo". El concepto de trazo hace referencia a *cómo* los elementos subordinados que integran un

grupo monofilético de cualquier nivel se conectan en el espacio geográfico (fig. 4.20). Por ejemplo, si conocemos las áreas de distribución de cuatro especies que forman un grupo monofilético



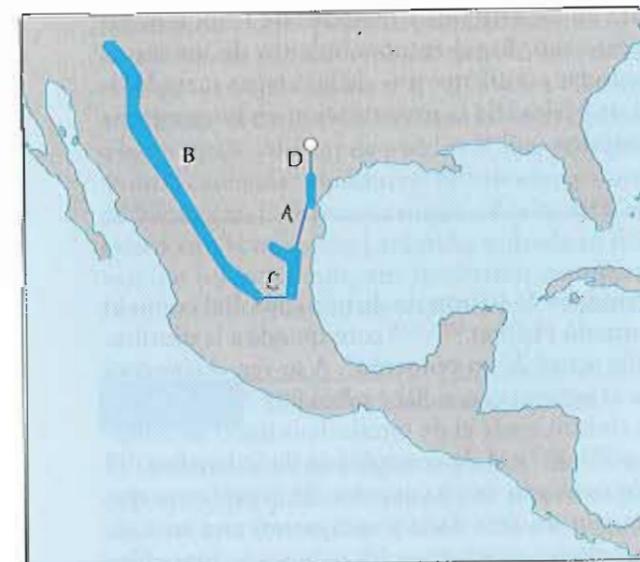
**4.20** Dos elosos de la construcción de un trazo (*track*) (según L. Croizat). Transición del área de los elementos



subordinados de un grupo sistemático (a); transición del trazo relativo (b) (modificado de L. Croizat).

(fig. 4.21), el conjunto de los segmentos mínimos que las conectan (o sea el camino más corto para llegar de cualquier área a cualquier otra)<sup>[126], [136]</sup> es el trazo individual de ese grupo. Los segmentos que forman el trazo suelen dibujarse a partir de las fronteras de las dos áreas de distribución más cercanas entre sí. Este método implica la aplicación de criterios que recientemente se han sometido a revisión

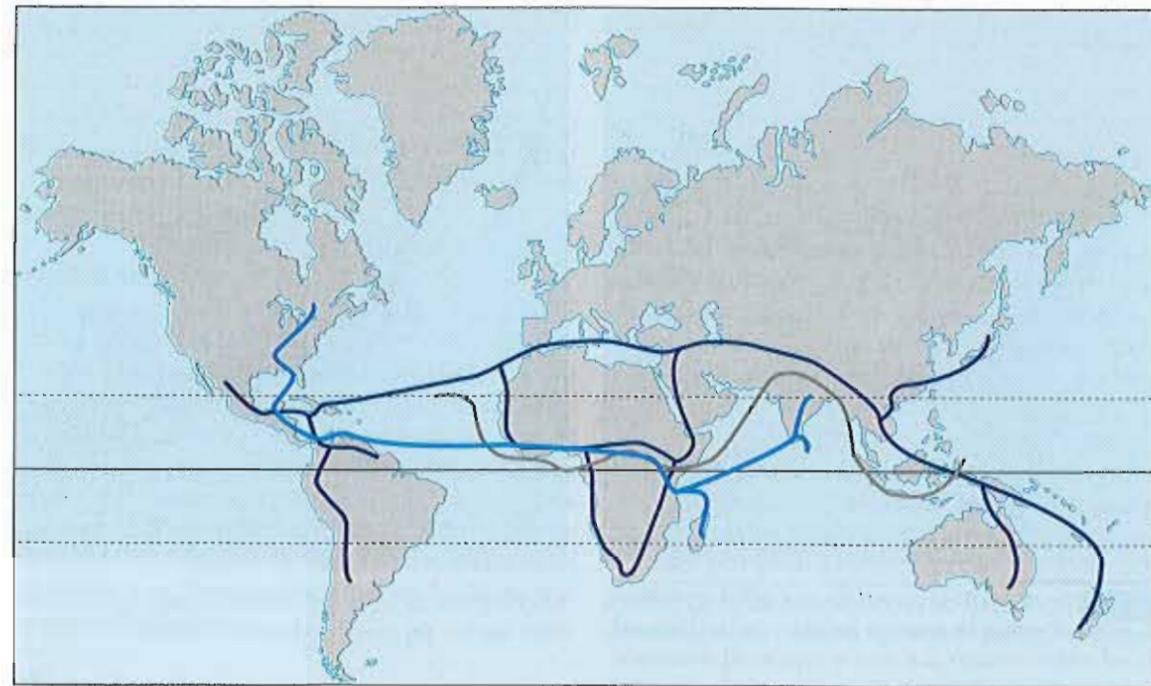
**4.21** Trazo que conecta las áreas A... D, de acuerdo con el criterio de la distancia mínima entre fronteras (véase texto).



**4.22** Trazo que conecta los áreas A... D de la figura anterior de acuerdo con el criterio del árbol de máxima propinuidad entre los respectivos estociones.



- ★ A
- B
- C
- ◆ D



4.23 Algunos de los principales trazos generalizados (general tracks) que fueron identificados por L. Croizat [modificado de Croizat, 1958].

Un trazo individual, en el sentido actual del término, es *como mínimo* un árbol de máxima conectividad que une en un mapa áreas de distribución que mantienen entre sí relaciones genealógicas exclusivas.

Si consideramos lo que discutimos en el capítulo 3 acerca del concepto de área de distribución, un trazo individual representaría las relaciones espaciales *actuales* entre áreas de distribución que comparten una propia historia genealógica. Al contrario de lo que afirman algunos biogeógrafos, <sup>[568]</sup> la transcripción de un trazo en un mapa *no* implica delimitar áreas o territorios: el trazo no es una figura cerrada, sino un conjunto de líneas.

Un trazo generalizado, o trazo estándar (fig. 4.23, ejemplo de los clásicos dibujos de Croizat), es el resultado de la superposición de trazos individuales congruentes, que corresponden a grupos sistemáticos diferentes. El significado del trazo estándar radica en que pone de manifiesto la distribución actual de una biota, cuyo origen es homogéneo tanto en el espacio como en el tiempo. Para la escuela “panbiogeográfica”, que se inspira en los criterios y métodos de Léon Croizat (véase cap. 8), el reconocimiento de los trazos estándar constituye una de las etapas metodológicas básicas de la investigación en biogeografía histórica.

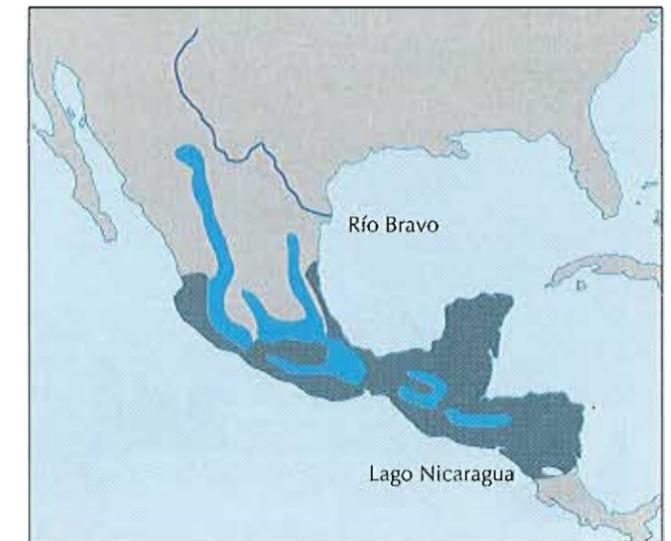
4.8 Patrones de distribución

El término “patrón de distribución” (patrón de dispersión, <sup>[239]</sup> *distribution pattern*)<sup>[242]</sup>, <sup>(is)</sup> indica una entidad biogeográfica cuyas fronteras en el espacio resultan a menudo más atenuadas que las de los corotipos o las de regiones o provincias. Su coherencia procede del hecho de que los elementos que integran un patrón de distribución comparten una misma gravitación ecogeográfica y, sobre todo, una historia biogeográfica común. El

concepto de patrón de distribución, tal como lo formuló Halffter,<sup>[239]</sup> <sup>[242]</sup> corresponde a la distribución actual de un **cenocrón\***. A su vez, el concepto de cenocrón, que se debe a Reig,<sup>[449]</sup> <sup>[450]</sup> representa la síntesis entre el de estrato faunístico de Simpson<sup>[496]</sup> <sup>[497]</sup> y el de cenogénesis de Sukatchev.<sup>[522]</sup> Un cenocrón es un conjunto de organismos que ocupan un área dada y comparten una serie de características ecogeográficas; sus relaciones filo-

genéticas con elementos de otras áreas permiten suponer que están presentes en los territorios en cuestión —como especies o como ancestros— a partir de una misma época, y que comparten así una misma historia biogeográfica.

Las biotas actuales suelen ser el resultado de una historia evolutiva compleja, en cuyo transcurso sus relaciones han sufrido cambios drásticos, sobre todo a causa de las variaciones de las relaciones espaciales de los territorios que ocupan, de su fisiografía y su clima. La secuencia de tales fenómenos puede provocar que elementos bióticos muy heterogéneos coexistan en una misma área geográfica. Sin embargo, la correspondencia en este marco espacial de tales elementos con situaciones ecogeográficas coherentes permite clasificarlos como patrones de distribución. Esto es evidente en las Zonas de Transición. En la figura 4.24 representamos dos de los patrones de distribución que se reconocen en la Zona de Transición Mexicana.<sup>(s)</sup> Como ejemplo, discutiremos el patrón de distribución mesoamericano de monaña (pDMM) descrito de la misma área. Este patrón está fundamentado<sup>[241]</sup> <sup>[242]</sup> <sup>[606]</sup> principalmente en la distribución de diferentes grupos de insectos y reptiles. Desde el punto de vista ecogeográfico corresponde, a grandes rasgos, a la franja climática húmeda templado-tropical que ocupa los sistemas montañosos ubicados *grosso modo* entre la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y la depresión del Lago Nicaragua. Más al sur, los elementos mesoamericanos de montaña son mucho más escasos y son sólo la Cordillera de Talamanca (Costa Rica) y el Volcán de Chiriquí (Panamá). Corresponden al pDMM muchos elementos de afinidad neotropical y unos pocos de afinidad neártica. Tales elementos habrían evolucionado en una situación de cierto aislamiento en el Núcleo Centroamericano, es decir, en la zona que hoy corresponde a las montañas del sur de México (Chiapas) y parte de Guatemala, Honduras, El Salvador y norte de Nicaragua. Este sistema surgió a finales del Cretácico con la orogenia Larámida, y desde su formación no sufrió ninguna inmersión completa. Las líneas filéticas que corresponden al pDMM al-



4.24 Patrones de distribución neártico (azul) y neotropical (gris) en lo Zono de Transición Mexicana [de G. Halffter].

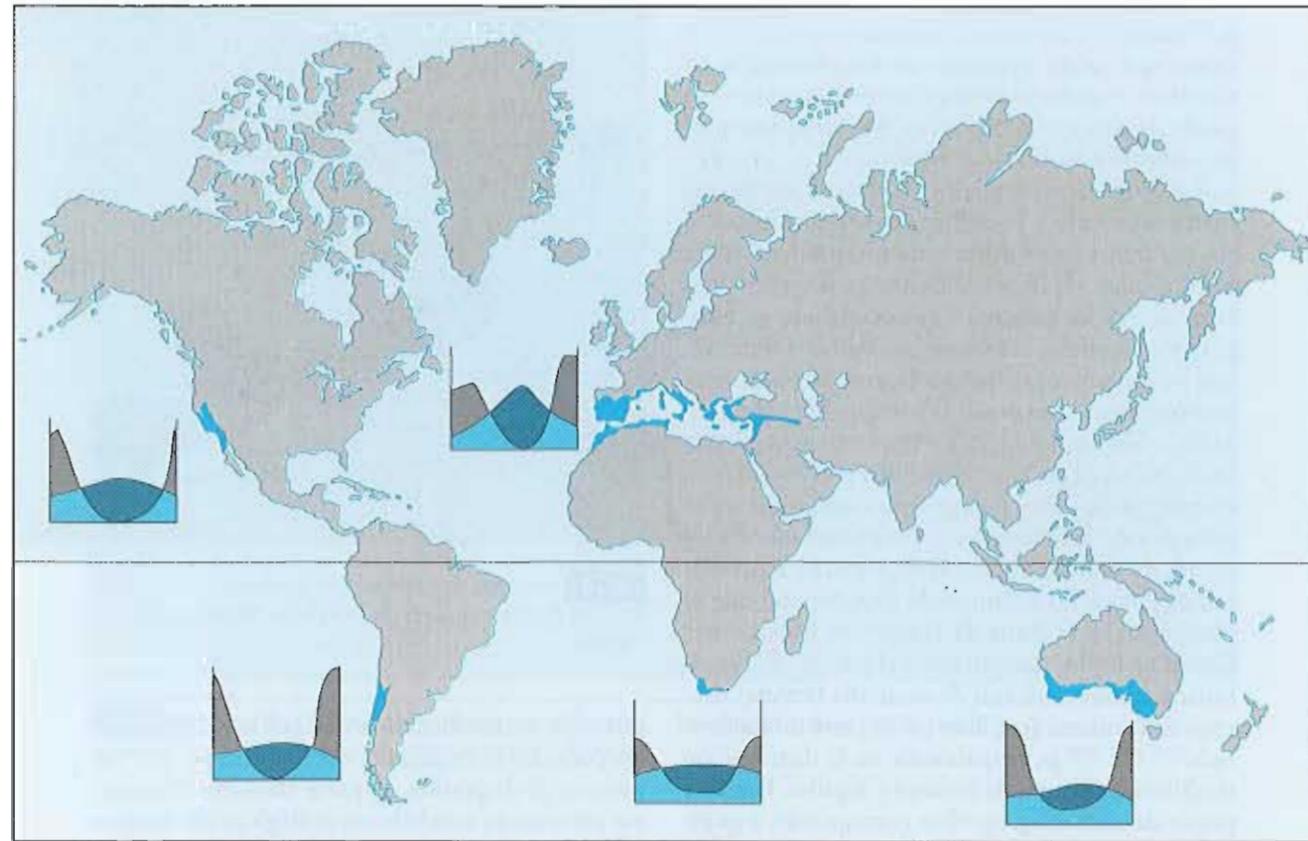
canzaron su distribución actual por lo menos desde los periodos interglaciales del Pleistoceno, por un proceso de dispersión en parte aleatorio. Durante ese proceso, en condiciones ecológicas diferentes a las actuales, franquearon tanto el límite entre América del Norte y Central (el Istmo de Tehuantepec) como, aunque en menor medida, la más extensa depresión nicaragüense.

El campo de aplicación del análisis biogeográfico fundamentado en el concepto de patrón de distribución se compone, en primer lugar, de los fenómenos transicionales y las Zonas de Transición. En efecto, se trata de un enfoque que permite reconocer los resultados actuales de procesos de formación de biotas, alocrónicos y geográficamente no homogéneos. Sin embargo, el reconocimiento y la definición de los patrones de distribución se basan aún en un procedimiento fundamentalmente inductivo. Una metodología más rigurosa podría servir de algunos de los procedimientos de la biogeografía filogenética y de otras líneas del pensamiento biogeográfico actual. Volveremos al tema en el capítulo 9.

4.9 Unidades bióticas regionales

El término “unidad biótica regional” indica un concepto que pretende reunir los aspectos que definen una formación biótica coherente y sus parámetros espaciales. La unidad de uso más fre-

cuente es la biota, que indica una determinada manifestación de cierto bioma, definida por su localización geográfica y su estructura y composición sistemática. Constituyen un ejemplo espe-



**4.25** Distribución mundial de los órdenes de clima mediterráneo (a color). En los diagramas lo curvo convexo indica la temperatura media mensual; la curva cóncava se refiere al régimen de las precipitaciones medias. En el

hemisferio boreal los meses (en los abscisas) están ordenados de enero a diciembre, en el hemisferio austral, de julio a junio (modificado de F. di Costri).

cialmente esclarecedor, en parte porque ha sido y sigue siendo objeto de estudios profundos, de las formaciones mediterráneas.

Estas formaciones ocupan áreas cuyo clima se caracteriza por inviernos lluviosos y veranos relativamente secos. Se trata de una situación que en cierta manera es intermedia entre la de los climas templados y la de los áridos.<sup>(139)</sup> Las formaciones en cuestión representan lo que los ecólogos definen como “bioma mediterráneo”. Geográficamente, ocupan cinco áreas bien definidas y aisladas entre sí (fig. 4.25): la mayoría de las tierras que rodean el Mediterráneo, el sur de California y la Península de Baja California,<sup>(4)</sup> una parte de Chile (no andina), el extremo suroeste de Sudáfrica y casi toda la franja sur de Australia. Con mucha frecuencia sus fronteras están marcadas por los límites del área de distribución de una o más “especies indicadoras”.

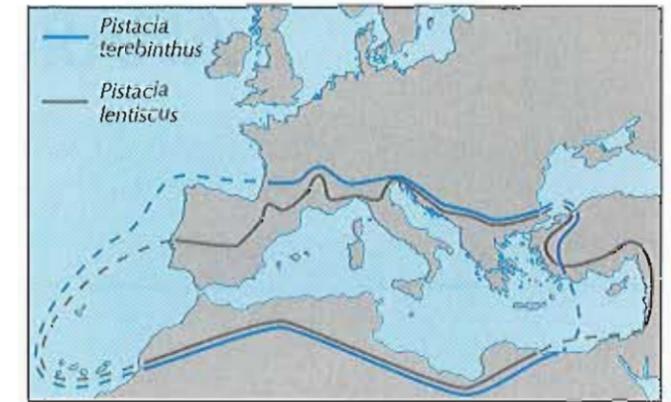
Para el Mediterráneo en el sentido clásico, suele hacerse referencia al área del lentisco y también,

en parte, a la del terebinto, como aparece en la figura 4.26; en la actualidad, quizá también a la del nopal (o chumbera: *Opuntia ficus-indica*, una cactácea mexicana de introducción parantropical), de gran éxito en la zona en cuestión. Desde el punto de vista vegetal las formaciones mediterráneas más características son el matorral y el chaparral (en francés “maquis”, en italiano “macchia”, en inglés “heath” o “mallee”, en afrikáans “fynbos”), dominadas por arbustos perennifolios, esclerófilos, con frecuencia espinosos, asociados a ralos árboles de modesta elevación y a varias plantas herbáceas.

La fauna de las formaciones mediterráneas está menos estudiada que la vegetación; sin embargo, hay pruebas de que también las comunidades animales son igualmente coherentes y características. Consideramos importante resaltar el hecho de que tales formaciones bióticas, a pesar de ser prácticamente equivalentes desde el punto de vista ecoló-

gico, son producto de la evolución convergente de elementos filogenéticamente distintos e independientes. Recalcamos que se trata de biotas diferentes, que históricamente no están relacionados entre ellas y en cambio sí con las biotas de sus respectivas regiones biogeográficas.

Es evidente, por lo tanto, que para entender los acontecimientos evolutivos que experimentaron las especies y los biomas que ellas integran es de gran importancia el análisis comparativo de unidades bióticas regionales de nivel equivalente, separadas en el espacio y resultantes de historias biogeográficas diferentes.<sup>(131)</sup>



**4.26** Perfiles de los órdenes de distribución de dos “especies-guía” del Mediterráneo en sentido estricto.

La ecobiogeografía, o biogeografía ecológica, es aquella rama de la biogeografía que trata de interpretar en términos ecológicos las distribuciones geográficas de los seres vivos y de las asociaciones entre ellos. En otras palabras, la ecobiogeografía estudia las distribuciones geográficas en función de los parámetros ecológicos que permiten (y limitan) su existencia. Si utilizáramos una terminología, como a la que eran muy afectos los lógicos medievales, podríamos decir que la ecobiogeografía trabaja con *causas próximas* en comparación con la biogeografía histórica, que se ocupa de *causas remotas*. En realidad, aunque los enfoques metodológicos, y más teóricos, de las dos ramas de la biogeografía causal son muy diferentes, cualquier estudio biogeográfico profundo tiene que recurrir forzosamente a ambos enfoques. La biogeografía ecológica permite interpretar un *patrón* en términos sincrónicos; la biogeografía histórica pretende interpretar el *proceso*, el devenir diacrónico que ha hecho posible que tal patrón se formara.

La distinción entre la ecobiogeografía y la biogeografía histórica, a pesar de la importancia que ha adquirido durante las dos últimas décadas, queda muy lejos de ser realmente exacta, ni podría llegar a tenerla. La biogeografía histórica suele recurrir con mucha frecuencia a datos paleoecológicos en su intento de comprobar o contrastar sus hipótesis y, por otra parte, los análisis ecobiogeográficos casi nunca llegan a “cristalizarse” en un lapso tan corto como para que no impliquen también algún elemento histórico. Incluso la propia biogeografía insular, que revisaremos más adelante en estas páginas, a pesar de ser uno de los productos teóricos de la biogeografía de hoy, que tiene nexos más estrictos con la ecología, no puede prescindir del factor histórico. En cuanto a la biogeografía histórica clásica, de corte “evolucionista”, basada en el paradigma “centro de origen-dispersión”, en el capítulo 7 estudiaremos sus relaciones con una concepción esencialmente ecológica de la biogeografía.

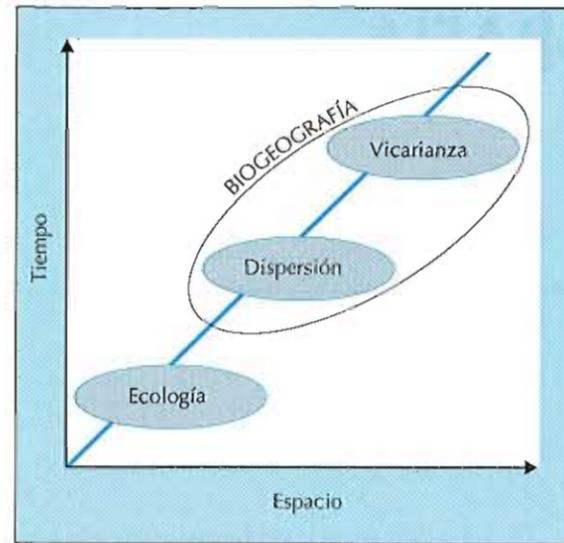
### 5.1

#### Comunidades, biomas, biosfera<sup>(xii)</sup>

El hecho de que las jirafas colonizaran África y no América del Sur resulta de un conjunto de acontecimientos geológicos y evolutivos muy complejo. Se trata de un clásico problema biogeográfico, cuya solución no puede ser sino histórica. En cambio, el hecho de que las mismas jirafas hoy pueden vivir en África, y no en las llanuras europeas, resulta de una serie de factores esencialmente ecológicos. Efectivamente, para resolver este problema hay que recurrir a la fisiología, a las teorías sobre competencia interespecífica, sobre los equilibrios ambientales, la optimización de los recursos, etc., o sea a

temas que son propios de la ecología y de la ecofisiología.

En el primer caso —comparación entre faunas tropicales de distintos continentes— lo que prevalece es el concepto biogeográfico de biota; en el segundo, al comparar una fauna tropical con una templada hay que recurrir al concepto ecológico de bioma. Como señalamos en el capítulo anterior, en forma algo somera, el concepto de biota hace hincapié en los taxones que integran un conjunto, y está estrictamente relacionado con dimensiones espacio-temporales, sobre todo temporales,

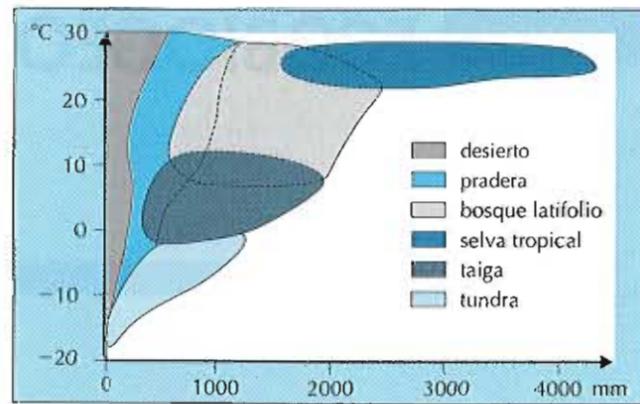


**5.1** la ecología se ocupa de fenómenos que, en general, están cercanos en el tiempo y limitados en el espacio; los fenómenos de dispersión generalmente implican dimensiones más grandes, tanto en el espacio como en el tiempo, mientras los fenómenos de vicarianza requieren casi siempre tiempos geológicos y grandes escenarios.

grandes o muy grandes. El concepto de bioma, al contrario, está basado en las formas de vida (*Lebensformtypen*) y en los resultados del proceso de adaptación. Por ende, encaja en una dimensión temporal relativamente modesta y no forzosamente tiene nexos con una dimensión espacial definida (fig. 5.1).

Puesto que la distribución de los organismos en el espacio está determinada por ambas clases de parámetros, los históricos y los ecológicos, dedicaremos algunas páginas al examen de los tipos principales de biomas y a sus parámetros ecológicos. En sentido estricto, entendemos como bioma un conjunto de ecosistemas (praderas, ríos, selvas, etc.) que, por ocupar una misma franja climática, están integrados por formas de vida similares y muestran cierta coherencia ambiental. Asimismo, conforman una red trófica relativamente unitaria y entran en ciclos biogeoquímicos definidos. La tundra, el matorral mediterráneo y la pluvisilva son sendos biomas (fig. 5.2).

Recordaremos también que por el término ecosistema se entiende una unidad ecológica relativamente autónoma o autosuficiente, puesto que está integrada por productores primarios (las plantas verdes), consumidores (los animales) y degradadores (las bacterias y los hongos), todos ellos insertados en una misma red de relaciones de estricta interdependencia y dependientes de un mis-



**5.2** La temperatura media anual (en °C) y las precipitaciones anuales (en mm) determinan el posible tipo de bioma.

mo flujo de energía, solar y química.<sup>(xiii)</sup> Ejemplos de ecosistema son: un lago, un bosque, una pradera, etc. Cada ecosistema se caracteriza por la presencia de cierta comunidad (conjunto de poblaciones de especies diferentes). Con el término población, por último, se indica un conjunto de individuos de una misma especie que, ocupando una misma fracción del espacio, interactúan libremente, incluyendo el aspecto reproductivo (panmixía). Individuo, población, comunidad, ecosistema, bioma, son realidades (y conceptos) organizados de manera jerárquicamente incluyente. En esta jerarquía, el nivel máximo está ocupado por la biosfera que, al indicar el conjunto de todos los seres vivos del planeta, incluye a los biomas.

Aquí nos limitaremos a describir muy someramente los principales biomas, como son: la selva tropical húmeda, la sabana, el desierto, el matorral mediterráneo, la estepa, el bosque templado, la taiga, la tundra.<sup>1</sup> A diferencia de lo que suele ocurrir en la literatura, empezaremos por el bosque tropical, por ser éste el bioma terrestre más antiguo, y procederemos paulatinamente hacia más altas latitudes.<sup>[236], [561]</sup>

**La selva tropical húmeda<sup>(xiv)</sup>**

La pluvisilva en sentido estricto —o bioma hielco— ocupa tan sólo 10 por ciento de la superficie de la tierra firme (fig. 5.3). Sin embargo, comprende más de 60 por ciento de las especies conocidas.

<sup>1</sup> Algunos autores consideran que las aguas internas representan un bioma aparte, al igual que el conjunto de los mares y océanos.

Algo más de la mitad de este bioma se sitúa en el continente americano, entre el sur de México y el norte de Argentina. En orden de importancia sigue Asia, sobre todo el sureste, con 25 por ciento del total; otro 20 por ciento se distribuye en África, y el resto en Australia. Normalmente, el bioma hielco no alterado por el hombre forma una capa vegetal continua, interrumpida tan sólo por ríos y lagos. Sin embargo, en India con mucha frecuencia ocupa solamente el fondo de los valles, en áreas llamadas *jangala* en sánscrito (en español: jungla). Una selva tropical, o ecuatorial, de llanura, tiene gran estabilidad térmica durante todo el año; la temperatura fluctúa entre los 25 y los 30°C, tanto de día como de noche. Una fluctuación más amplia se da tan sólo hacia la cima de los árboles más altos, cerca de los 40 m por encima del suelo, donde puede darse una variación de 10°C, o más, durante las 24 horas.

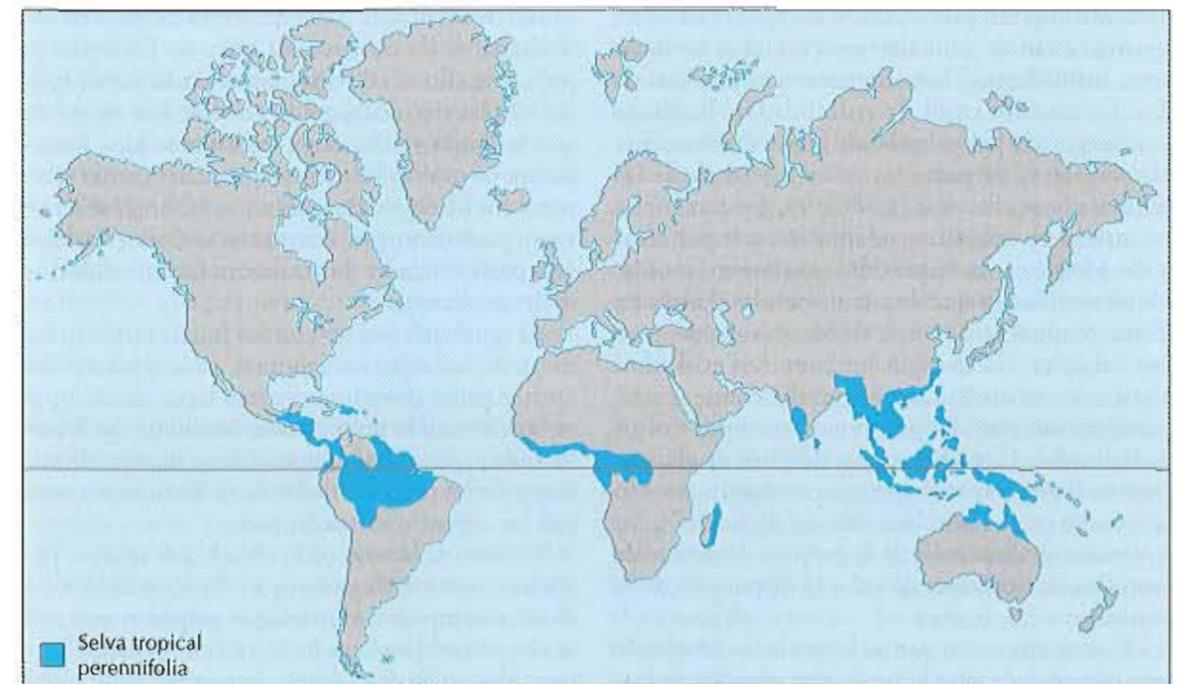
No existe la estacionalidad, como la conocemos en los países templados. La temperatura, elevada aunque no demasiado, favorece el desarrollo de las fanerógamas, y más todavía de los organismos descomponedores: hongos y bacterias. La elevada tasa de producción primaria se debe, sobre todo, a la ausencia de períodos fríos.

El bioma de la pluvisilva está caracterizado, además, por un apote de agua meteórica (en general,

lluvia, pero también la llamada neblina puede tener un papel de gran importancia en este bioma) de al menos 2000 mm anuales, con valores máximos que alcanzan los 10 000 mm (Camerún). En algunas selvas las lluvias no son muy fuertes, pero caen prácticamente todos los días del año (pluvisilvas de tipo ecuatorial); otras están sometidas a un régimen de alternancia entre temporadas lluviosas y otras relativamente secas (selvas monzónicas tropicales, especialmente del sureste asiático).

Otro factor importante es la luz: la estratificación vegetal es tan compleja como para interceptar una cantidad extraordinaria de energía radiante. Al nivel del suelo, no llega más que entre 1 y 2 por ciento de la luz que alcanza el dosel. Por estos motivos, el sotobosque prácticamente no se presenta y, en particular, las plantas herbáceas son sumamente escasas. La fauna de las partes más bajas de la selva, y del propio piso, está integrada por mamíferos cavadores (roedores, armadillos), monos terrestres, jaguares, leopardos, tigres y otros grandes felinos; serpientes como boas, pitones, *Bothrops* (las peligrosas nauyacac, cuatronarices, mapanares, etc.); ranas, caracoles, alacranes, y las omnipresentes hormigas que constituyen la tercera parte del total de la biomasa animal de la selva. El suelo es de un color pardo oscuro debido a la presencia

**5.3** Ubicación de los principales selvos tropicales húmedos.



Selva tropical perennifolia

de hojarasca en descomposición y humus. Sin embargo, el suelo orgánico está limitado a la capa superficial, de unos 5 a 10 cm de espesor: por debajo se encuentra inmediatamente la roca madre, arena o arcilla estéril. Lo anterior se debe a que las condiciones de temperatura y humedad favorecen el rápido reciclaje de la materia orgánica vegetal. Parece paradójico, pero la imponente masa vegetal de la selva está radicada en una capa de suelo realmente delgadísima. En cambio, casi toda la materia orgánica de este bioma es viviente y se encuentra principalmente en el dosel. Todo esto explica por qué la tala extensiva de la selva tropical conlleva consecuencias ecológicas sumamente graves: la exposición del suelo boscoso a la acción directa de los agentes climáticos provoca su rápida degradación y la pérdida de sustancia orgánica; también en el caso de que se le convierta en cultivo de temporada. Al cabo de dos a tres años, el suelo deja de ser fértil y ya no puede cultivarse —es posible que se convierta en un pastizal relativamente pobre— y la recuperación de la selva es difícil en extremo.

Al subir al piso basal, entre 1 y 20 m arriba del suelo, encontramos el primer estrato de vegetación arbórea. El aporte de energía luminosa sigue siendo modesto —alrededor de 5 por ciento— y la humedad es muy elevada. La ausencia de viento hace que, al contrario de lo que ocurre en los bosques templados, las plantas con polinización anemófila sean muy escasas. Las flores suelen ser vistosas y desprenden intensos perfumes, en relación con sus mecanismos de polinización en que interviene gran número de animales: insectos, pero también aves, murciélagos y hasta algunos reptiles arborícolas. En muchos casos, la visibilidad de las flores está asegurada por el hecho de brotar directamente del tronco (y no entre las ramas). Se trata de las formas conocidas como caulifloras, y el fenómeno se interpreta como una adaptación a la polinización zoófila y a la dispersión, igualmente zoófila, de las semillas, ya que de esta manera las flores y las frutas resultan mucho más visibles y accesibles para los animales. Un ejemplo entre muchos es el árbol del cacao, cuyas frutas cuelgan directamente del tronco y son comidas por monos, roedores y otros vertebrados. Con frecuencia, después de alejarse con su botín (en etología, este comportamiento se conoce como “recolocación del alimento”), los animales se alimentan de la pulpa y desechan las semillas, contribuyendo así a la dispersión de la especie.

Es muy frecuente que las hojas de los árboles de este estrato de la selva húmeda sean grandes, de for-

ma ovalada, y que terminen en una punta encorvada hacia abajo. Esta estructura, conocida como punta de goteo (en inglés, *drip-tip*), contribuye al rápido escurrimiento del agua, cuya permanencia en la superficie de la hoja resulta dañina para la planta, y favorece el crecimiento de organismos incrustantes como hongos, algas y líquenes. Se ha demostrado experimentalmente que las hojas a las que se arranca el ápice tardan unos 90 minutos en secarse después de una lluvia, mientras las hojas completas de la misma especie tardan tan sólo 20 minutos.

La mayoría de los árboles de la selva húmeda miden entre 30 y 40 m de alto. Sus troncos, a menudo escalonados, de profundas grietas, se alzan como una columna hasta cerca de 20 m, donde se ramifican de improviso para formar una amplia y frondosa corona. La corona de cada árbol está en estrecho contacto con las de los árboles vecinos, formando así una copa muy tupida, ligeramente ondulada de forma irregular, entre los 30 y los 40 m del suelo. Su follaje se encuentra a plena luz, en un clima ni demasiado húmedo ni ventoso. Las hojas son relativamente pequeñas y casi no presentan puntas de goteo.

Si bien la selva tropical no se ve afectada por cambios estacionales, por lo menos de temperatura, los árboles cambian las hojas de acuerdo con ciertos ritmos, que varían entre los seis y los 20 meses, o sin periodicidad fija. La renovación sincrónica de las hojas se interpreta como un mecanismo de defensa de la planta contra los organismos filófagos, de los monos a los insectos. En efecto, la presencia efímera de una gran abundancia de brotes y hojas tiernas, seguida por muchos meses en que las hojas ya duras no son comestibles, incrementa las probabilidades de que unas cuantas escapen a los filófagos. En cambio, si las hojas se renovan paulatinamente durante todo el año, tendrían más probabilidades de ser destruidas a medida que se desarrollaran.

Al igual que ocurre con las hojas, también las flores de las especies arbóreas de la selva suelen abrirse todas durante un corto lapso de tiempo: se favorece así la polinización cruzada, y las frutas de cada especie maduran en forma masiva, disminuyendo las probabilidades de su destrucción total por los organismos seminívoros.

El dosel de la selva está poblado por monos, perezosos, osos hormigueros y meleros, ardillas voladoras, marsupiales, murciélagos, pequeñas aves que se alimentan de néctar (colibríes en América, nectarínicos en África), loros, serpientes arborícolas

y un sinnúmero de artrópodos, especialmente insectos.

Rebasan el dosel de la selva los llamados “gigantes”, árboles aislados que pueden rebasar los 60 m de altura. Entre las especies más grandes podemos recordar *Dinizia excelsa* de América del Sur, *Entandrophragma cylindricum* de África, y *Koompassia excelsa* del sureste de Asia. En sus copas se encuentran águilas, tucanes y aves de la familia Bucerotidae, más el usual cortejo de artrópodos, sobre todo insectos. Es muy difícil medir la edad de estos gigantes, pues los anillos de crecimiento son poco evidentes, o no corresponden a los años solares; sin embargo, se ha calculado que los individuos de mayor edad pueden rebasar los 10 siglos.

Los árboles más grandes presentan a menudo su base de apoyo ampliada por unos ensanchamientos radiales del tronco, que actúan como contrafuertes. El aparato radical tiene un desarrollo principalmente superficial, debido a la exigüidad de la capa de suelo fértil. Por estos motivos, no es infrecuente que una tormenta tumba un gran árbol y todo su cortejo de lianas, trepadoras, epifitas y animales asociados (lo cual brinda buenas oportunidades de recolección a los botánicos tropicales y a los zoólogos). El pequeño claro que así se forma es colonizado muy pronto por plantas heliófilas de rápido desarrollo y por una microfauna muy particular. Mientras tanto, los coleópteros xilófagos: pasálidos, cerambícidos, lucánidos, bupréstidos, las termitas, los hongos y las bacterias, se encargan del reciclaje del tronco. Los clatos de este tipo se encuentran con cierta frecuencia en la selva y contribuyen a su variedad y diversidad biótica. Sin embargo, fenómenos de sucesión secundaria los vienen “cicatrizando” en pocos años (piénsese a este propósito que algunas especies del género *Cecropia*, los primeros árboles de la sucesión, en ciertas condiciones pueden crecer casi 6 m por año).

Los fenómenos que acabamos de comentar, más los muchos que por motivos de espacio tenemos que pasar por alto, hacen que la selva tropical no sea una formación homogénea. Más bien se trata de un mosaico de áreas irregularmente entremezcladas, un ambiente dinámico en evolución continua —entre zonas intactas desde hace siglos, se encuentran áreas de crecimiento reciente, con especies propias, y otras en fase de recolonización—. En 1876, A.R. Wallace escribió acerca de los árboles de la selva tropical: “si después de ver un árbol de una especie dada, un viajero busca uno más de la misma especie, mira todo a su alrededor. Se ve rodeado por palos de todas las formas, colores y tama-

ños, pero es muy difícil que encuentre otro árbol igual al que ya había visto”.<sup>[553]</sup> Efectivamente, en tan sólo una hectárea de selva africana pueden hallarse hasta un centenar de especies arbóreas diferentes, y casi 400 en el sureste de Asia. Cabe recordar, por otra parte, que hay algunas excepciones: se han señalado selvas tropicales cuya diversidad —en cuanto a las especies arbóreas— es curiosamente muy baja.<sup>[250]</sup> Sin embargo, es un hecho que el bioma hñleo, es el que presenta la mayor riqueza taxonómica y la más alta biodiversidad del planeta.<sup>(69)</sup> Lo integran también algunos taxones muy antiguos, como las cicadáceas, que remontan al menos al Triásico, y los onicóforos, un phylum de invertebrados arcaicos, semejantes a los artrópodos. No cabe duda de que se trata de un bioma muy antiguo; sin embargo, no hay que pasar por alto el hecho que por el avance de las sabanas durante las glaciaciones sufrió etapas de relativa sequía y de drástica fragmentación. Por otra parte, otros acontecimientos también contribuyeron a incrementar la diversidad de la selva.

Sin embargo, el estudio del ADN de algunos árboles muy frecuentes en la selva tropical (género *Inga*, distribuido desde México hasta el norte de Argentina e integrado por unas 300 especies) demuestra que se trata de especies relativamente recientes, que se han formado en los últimos 10 millones de años, y muchas, en los últimos dos millones de años. Todo ello sugiere que una parte importante de la gran biodiversidad de las selvas tropicales se debe a eventos de especiación relativamente recientes y, por lo tanto, no sería necesario suponer extensos periodos de estabilidad ambiental.<sup>[453]</sup>

En este bioma, la biomasa vegetal es imponente: se calcula en casi 500 toneladas por hectárea, con un máximo de 800 t/ha. Todo ello produce una caída anual al suelo de unas 20 t/ha de sustancia orgánica, tres cuartos de la cual son hojas. Al contrario, la biomasa animal es relativamente modesta, y su composición, en el caso de Amazonia Central, se muestra en el cuadro 5.1. En la selva tropical, los grandes mamíferos son francamente escasos. Suelen ser solitarios o vivir en parejas más o menos estables, pero, a diferencia de lo que ocurre en las sabanas o praderas, nunca forman rebaños o cazan en grupos. En cuanto a las condiciones de escasa visibilidad —en la selva, la penumbra constante y la propia presencia de la vegetación limitan mucho el alcance de la vista— los animales, tanto vertebrados como artrópodos, han desarrollado mucho los sentidos del olfato y del oído, en especial los

**Cuadro 5.1** AMAZONIA CENTRAL:  
**BIOMASAS ANIMALES**

Taxón	Biomasa (kg/ha)
Insectos	95.0
Fauna del suelo	84.0
Oligoquetos	10.5
Mamíferos	4.2
Anfibios	3.5
Aves	3.4
Arácnidos	3.3
Reptiles	2.4
Moluscos	0.1
Total	≈ 200

insectos y los primates, pero también los demás grupos. Una misma zona de selva no conforma una red trófica única: en realidad, está compartimentada en varias redes, prácticamente independientes. Por ejemplo, hay depredadores, y presas, nocturnos, que forman parte de cadenas alimenticias

diferentes con respecto a las presas y depredadores diurnos.<sup>[446]</sup>

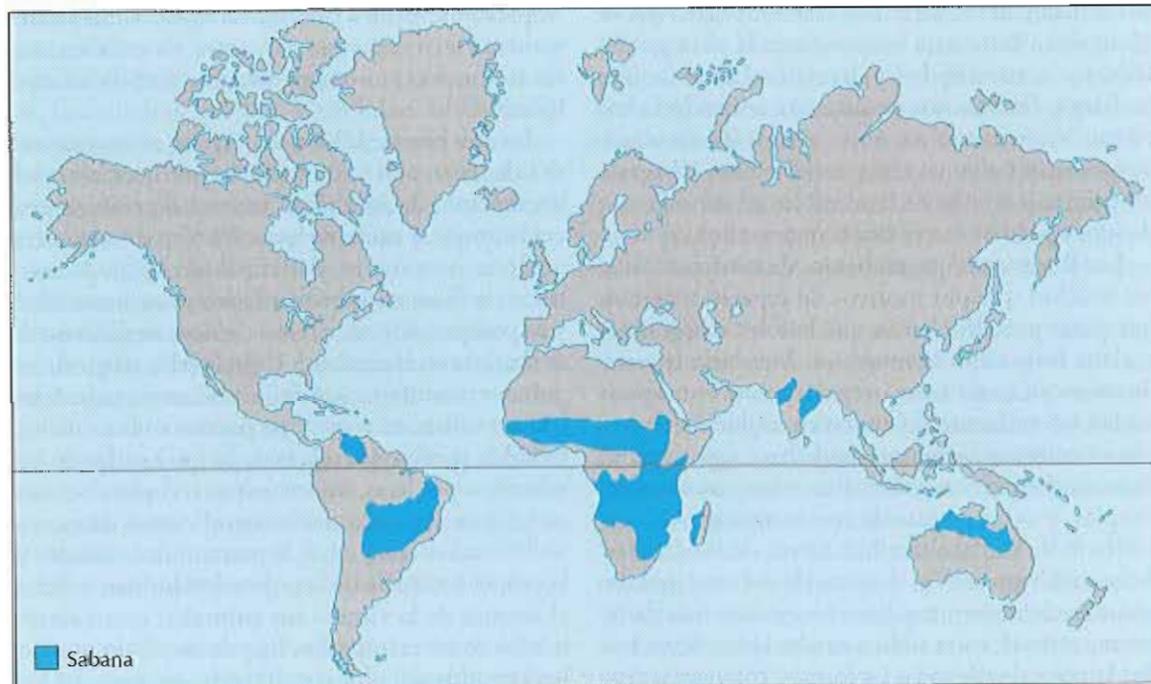
En las montañas, la pluvisilva se convierte paulatinamente en bosque mesófilo de montaña o bosque de neblina (*cloud forest* de la literatura anglosajona), con una temperatura igual de constante, pero algo más baja (14-25°C), que en la selva pluvial. La humedad alcanza los valores máximos, y muy a menudo los árboles, cuyos troncos están cubiertos por un sinnúmero de epifitas, están constantemente envueltos en la neblina. Los helechos arborescentes son muy frecuentes en esta formación.

Otros tipos más de selva tropical son la selva estacional latifolia, que en temporada de sequía pierde las hojas, y el bosque espinoso de zonas semiáridas, como por ejemplo, el que en la Península de Yucatán está dominado por *Bucida spinosa*.<sup>[195], [199], [266], [278], [316], [392], [452], [457]</sup>

**Sabana**

La sabana es una formación de pradera más o menos arbolada, que separa la selva tropical de las zonas áridas y de los desiertos. Cubre más de 10 por ciento de la superficie de la tierra firme, extendiéndose en parte de América del Sur,<sup>[xvi]</sup> África (en dos franjas, respectivamente al sur y al norte del Ecuador) y parte de Australia. El nombre “sabana”,

**5.4** Ubicación de las principales sabanas.



de origen caribeño, indica una extensión plana de plantas herbáceas que pueden rebasar la estatura de un hombre erguido. Según las zonas, las sabanas reciben anualmente entre más de 1 200 mm (sabanas húmedas), 500-1 100 (sabanas áridas) mm de lluvia, y hasra menos (sabanas espinosas). En las dos primeras, el aporre hídrico sería suficiente como para sustentar, en climas menos calurosos, bosques imponentes. Sin embargo, la fuerte evaporación y rranspiración típicas de las regiones tropicales no permiten que con un régimen tal de precipitaciones se establezca un clima suficientemente húmedo. Asimismo, en las zonas de sabana las lluvias se concentran en unos pocos meses del año, lo que contribuye a limitar el crecimiento de la vegetación arbórea. Además, cabe mencionar que muchas sabanas se conservan como tales, sin evolucionar hacia biomas boscosos, debido a la acción del hombre, tanto por la tala como por el exceso de pastoreo; en algunos casos, también por la presencia de un número elevado de grandes herbívoros, como los ñus, cebras y antílopes de las llanuras africanas. En América del Sur son bastantes comunes las sabanas —llamadas várzeas o llanos— que suelen inundarse una o dos veces por año. Estas formaciones están caracterizadas por una capa de vegetación herbácea que puede rebasar los 3 m. Periódicamente se convierten en inmensos pantanales, de donde sobresalen tan sólo algunos pequeños montículos. A veces, estos montículos corresponden a antiguos termiteros, donde secundariamente pueden desarrollarse unas manchas aisladas de bosque. Los termiteros, que pueden medir hasta más de 4 m, son una de las características más llamativas del paisaje árido de muchas regiones. Su frecuencia depende tanto de la especie, como de factores ecológicos: en Australia, algunas termitas (género *Captotermes*) construyen uno o dos termiteros por hectárea, mientras las del género *Drepanotermes* pueden alcanzar una densidad de 350 nidos por hectárea.

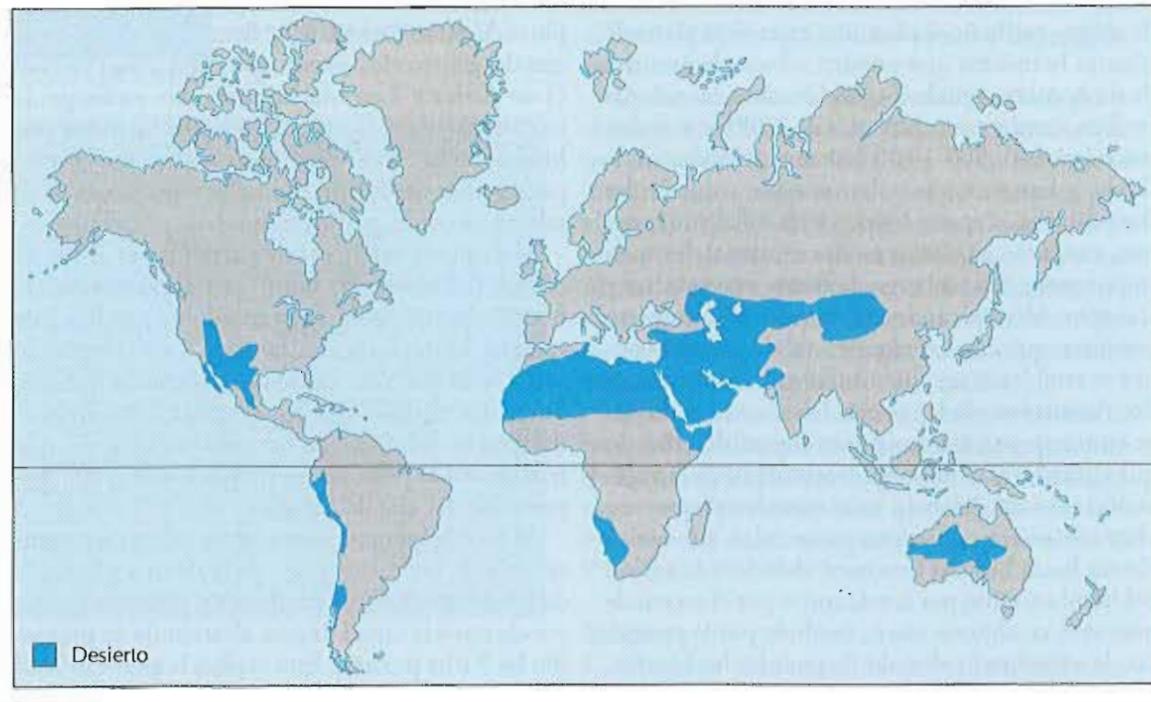
El sustrato de las sabanas está formado por rocas o arcillas rojas que pueden rebasar la profundidad de varios metros. La capa fértil superficial está limitada a unos pocos centímetros y no es adecuada para una actividad agrícola normal. Muchas plantas de la sabana acumulan agua en los tejidos de sus raíces o en los tallos, tumescentes y carnosos: recordaremos muchas suculentas de las familias cactáceas, euforbiáceas, liliáceas, leguminosas. Los árboles más frecuentes son acacias, cuya copa se presenta típicamente ensanchada (copa en sombrilla) y otras leguminosas, todas erizadas de púas y es-

pinas de varias formas. Muy llamativas son las especies del género *Adansonia*, conocidas como baobab (1 en África y 7 en Madagascar). Sin embargo, la mayor parte de la vegetación está formada por hierbas, sobre todo gramíneas, y durante la temporada seca no es infrecuente el espectáculo de la sabana abrasada por incendios.

Un tipo de sabana muy particular es el *campo cerrado* del noreste de Brasil. Se trata de un monte o soto, abierto y seco, muy tupido y muy difícil de recorrer, como indica su nombre. Está colonizado sobre todo por aves, cánidos, serpientes e iguanas. Son muy abundantes los grandes heterópteros del género *Triatoma*, las famosas “vinchucas”, que transmiten el protozoario *Trypanosoma cruzi*, responsable del mal de Chagas.

Si bien la biomasa vegetal de la sabana representa tan sólo la décima parte de la de una pluvisilva de igual superficie, su producción primaria corresponde casi a la mitad de ésta, alcanzando en promedio las 9 t/ha por año. Esto explica la gran cantidad de insectos y vertebrados típicos de este bioma. Entre los insectos, aparte de las termitas que ya mencionamos y la asombrosa cantidad de formas de hormigas, hay que mencionar las langostas migratorias de los géneros *Locusta*, *Schistocerca*, *Calliptamus*, *Dociostaurus*, *Melanoplus*. Su fase migratoria se da como consecuencia de un rápido aumento de la tasa de reproducción, desencadenado a su vez por una coincidencia de factores climáticos favorables, que provoca el desplazamiento de miles de millones de individuos que en su recorrido atraían con toda forma de vegetación.

Con cierta frecuencia, la temporada de sequía provoca en los grandes herbívoros de África (elefantes, ñus, búfalos, cebras, antílopes, rinocerontes, jirafas) y de India (venados, elefantes, gaur) fenómenos de migración masiva hacia las zonas más húmedas, que pueden implicar recorridos de centenares de kilómetros por parte de grandes rebaños, a menudo formados por dos o más especies. Hay que agregar que una característica que comparten muchas especies de herbívoros de la sabana es la precocidad de la cría: por ejemplo, un ñu joven es capaz de pararse y caminar a los pocos minutos de haber nacido. Se trata de una adaptación a la vida gregaria y a la necesidad de integrarse muy precozmente al grupo, el que otorga cierta protección contra los depredadores. Por otra parte, también los carnívoros, tanto los cánidos —hienas, chacales, licaones— como los leones, viven en grupos sociales y, en particular, a pesar de sus diferentes estrategias, cazan en gru-



5.5 Ubicación de los principales desiertos.

po. Otros vertebrados más de este bioma son los avestruces y ñandúes, y las aves terrestres, como las pintadas, marabúes. En ningún otro bioma se encuentra tal variedad de animales de gran tamaño, y es por ello que en muchos países africanos algunas áreas de sabana han sido declaradas parques nacionales,<sup>[61]</sup> con lo que al mismo tiempo que garantizan la protección de la fauna y del paisaje constituyen una importante fuente de divisas al ser visitados anualmente por decenas de miles de turistas.

### Desiertos

Con este término, que procede del latino *desertum* (abandonado), se indica un medio ambiente con vegetación escasa o nula, en donde las precipitaciones atmosféricas no llegan a los 250 mm por año. Muchas de las zonas desérticas son también cálidas, y es ahí donde se alcanzan las máximas temperaturas del planeta, por encima de los 50°C. Sin embargo, hay también desiertos en donde las temperaturas alcanzan temperaturas bajo cero en invierno, como en los de Arizona, Chile y Asia Central. Las zonas más áridas se encuentran en ambos hemisferios alrededor del paralelo 20° (fig. 5.5). Una tercera parte de la superficie emergida de la Tierra está sometida a condiciones de aridez: 15 por ciento es semiárida, otro 15 por ciento ári-

da, y finalmente 4 por ciento se considera extremadamente árida.

La existencia de los desiertos se debe a los vientos calientes y secos, que soplan de las altas latitudes hacia el Ecuador, o bien a las barreras montañosas que detienen las corrientes húmedas de procedencia oceánica. La mayoría de los desiertos son rocosos o pedregosos, y algunos están formados por médanos modelados por el viento. En general, los granos de arena proceden de antiguos depósitos lacustres o de las costas marinas. Los principales tipos de desierto son: rocoso (hamada), pedregoso (serir), arenoso (erg), arcilloso (taquir) y salado (nótese el origen árabe de los términos). Muy de vez en cuando caen en los desiertos violentos aguaceros que erosionan el suelo y forman torrentes temporales, a los que se suele indicar con la palabra árabe uidián (singular: uad). En estas ocasiones, las semillas y las yemas aquiescentes de las plantas llamadas efímeras entran de repente en actividad y durante una cortísima temporada el desierto florece para volver en pocos días a su aspecto habitual.

Una estrategia opuesta es la de aquellas plantas perennes de crecimiento muy lento: un ejemplo paradigmático es *Welwitschia mirabilis* de Namibia, gimnosperma que crece al ras del suelo y de la que se conocen individuos con edades de siglos. Otras plantas, como cactáceas, euforbiáceas y ciertas legu-

minosas, han evolucionado por convergencia su típico aspecto de plantas suculentas. Sus tallos acumulan grandes reservas de agua y las hojas, que en su forma normal provocarían un exceso de evaporación, se han convertido en espinas y contribuyen a contrarrestar los ataques de los herbívoros. Otras plantas de este bioma tienen ramas espinosas y sus hojas son coriáceas (esclerófilas), poco apetecibles y cubiertas por una capa de cera que reduce la transpiración. El aparato radical de los llamados freatófitos, como la datilera, está muy desarrollado y alcanza el agua presente en el suelo hasta muchos metros de profundidad. Muy a menudo los freatófitos se siembran en los oasis, que en general son ambientes artificiales que dependen enteramente de la actividad humana.

En las zonas áridas la riqueza taxonómica es muy baja: en un área de 150 000 km<sup>2</sup> (algo más de la superficie de Nicaragua) se hallan entre 20 y 400 especies de plantas.<sup>[62]</sup> Si tomamos en cuenta que el desarrollo de la mayoría de ellas es muy lento, y que los ejemplares de cada especie suelen estar muy alejados entre sí, queda claro que la destrucción de la vegetación del desierto provoca alteraciones ecológicas que tardan mucho en recuperarse.

Los animales del desierto con frecuencia son de color claro, parecido al del suelo. Muchos de ellos se alimentan de semillas, material con alto contenido calórico, y toda el agua que necesitan procede de alimentos sólidos; por otra parte, el periodo reproductivo en general está relacionado con las lluvias. La mayoría de los vertebrados de las zonas áridas son de actividad nocturna y pasan gran parte del día en madrigueras cavadas en el suelo. Las adaptaciones morfológicas a la actividad fosorial son a veces muy llamativas, como las de algunas serpientes del Cono Sur, en donde el margen anterior de la cabeza se ha convertido en una verdadera cuchara córnea con la que el animal "taladra" la superficie del suelo y se entierra con rapidez extraordinaria. El metabolismo de los animales del desierto también se ha modificado a causa de las condiciones de aridez: algunas especies, como las tatas del desierto (géneros *Jaculus* y *Gerbillus*) y los dromedarios, se defienden del calor elevando su temperatura corpórea de los 37 a los 41°C, ahorrando así el agua y la energía necesarias para disipar parte del exceso de calor. Los organismos que mejor se han adaptado a soportar el calor diurno son uricotelicos —aquellos que excretan sustancias sólidas (ácido úrico) en lugar de orina líquida—. Son uricotelicos los reptiles, las aves y los artrópodos, y su capacidad de retener agua les permite ser acti-

vos también durante el día. Entre la fauna típica de los desiertos cabe señalar a los agámidos en el Viejo Mundo, los iguánidos en el continente americano, los escándidos y vipéridos y, entre los coleópteros, los tenebriónidos, generalmente ápteros o micrópteros, con la cutícula muy robusta y los élitros fusionados para formar una cámara subelital en donde recuperan el agua que transpiran a través de los estigmas.

En los desiertos costeros, bordeados por corrientes oceánicas frías (Chile, Perú, Namibia), se establecen unas cadenas tróficas muy especiales, que transfieren energía de una biota marina a otra terrestre: cientos de miles de aves —cormoranes, pelícanos, alcatraces, charranes— nidifican a la orilla del mar, alimentándose de sardinas y otros pescados. En la ausencia de lluvias sus deyecciones, con un alto contenido de fósforo y sales minerales, se acumulan formando depósitos de guano que pueden medir varios metros de espesor. La producción de guano se calcula en unas 200 000 toneladas en todo el mundo.

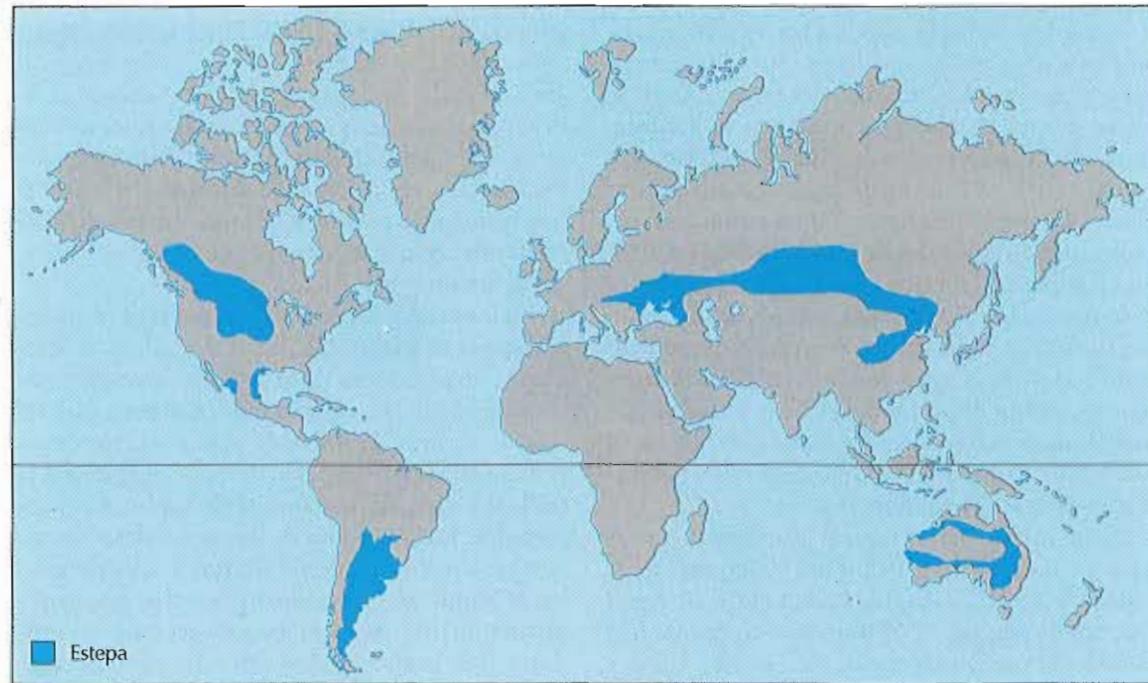
Los datos arqueológicos, como las pinturas rupestres y los relatos históricos, atestiguan que muchas zonas hoy en día desérticas, como el Sahara, estuvieron cubiertas por una abundante capa de vegetación y colonizadas por una fauna rica y variada. El avance de los desiertos se explica por acción de los cambios climáticos, pero también por la sobreexplotación por el hombre y los animales domésticos (sobre todo el sobrepastoreo) en el transcurso de los siglos.<sup>[63], [235]</sup>

### Estepa

Con este término, de origen ruso, se indican varias formaciones de praderas templadas, que abarcan desde la llanura húngara (puszta) hasta Mongolia (estepa en sentido estricto); el mismo bioma está representado en el oeste de Estados Unidos, en Argentina (pampa), en Australia y en Sudáfrica (*veldt*). También se encuentran estepas subtropicales en las mesetas españolas, en Anatolia, Nepal y otras partes del mundo. Generalmente estas estepas son de origen antrópico, y ocupan el lugar de antiguos ambientes forestales (fig. 5.6).

La falta de árboles se debe a la escasez de las lluvias; en otros casos a los incendios o a la presencia de grandes cantidades de herbívoros. En América del Norte, los bisontes contribuyeron durante milenios a que este bioma se mantuviera, impidiendo que evolucionara en bosque. Según parece, en una época su población llegó a los 100 millones de cabezas; en el extremo sur de América





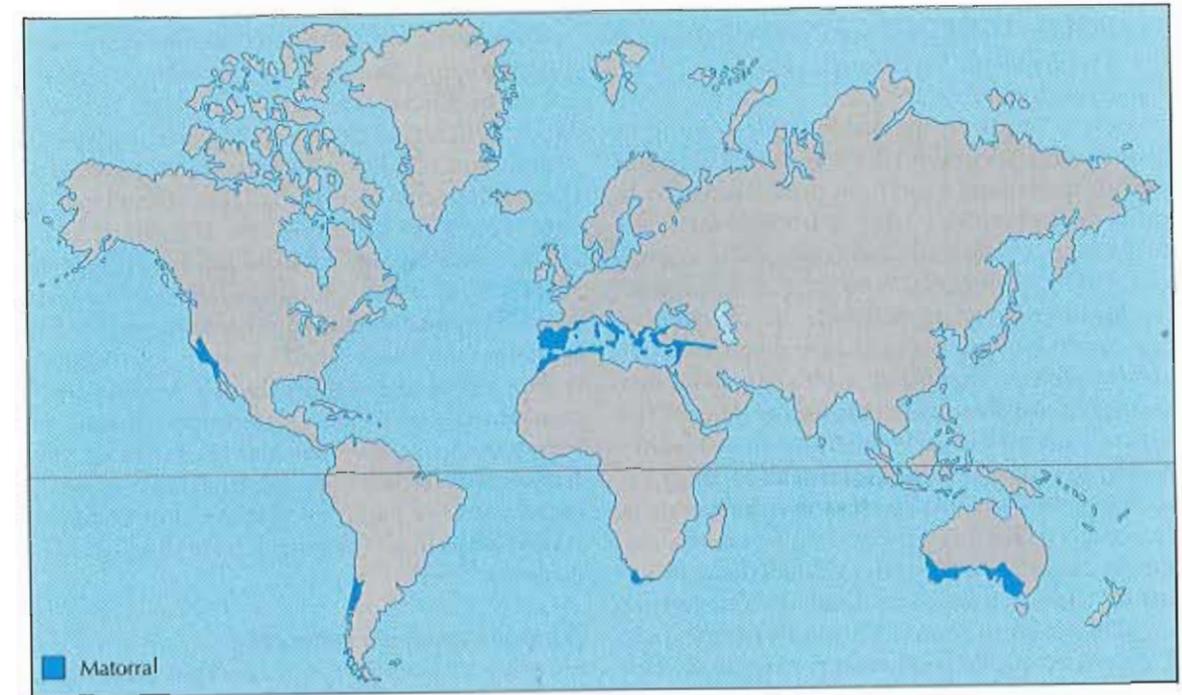
5.6 Ubicación de los principales zonas de estepas.

fue el guanaco; en Eurasia, los caballos y los antílopes *Saiga*, y en Australia, los canguros. El suelo está formado por *chernozems* (= tierras negras, término de origen ruso) o por suelos castaños, en general ricos en humus y muy fértiles. Sin embargo, la falta de cobertura arbórea hace que la capa más superficial se seque con cierta facilidad.

La vegetación está integrada esencialmente por gramíneas, a menudo de hojas duras, pero hay también leguminosas y compuestas. En las estepas húmedas son frecuentes las hierbas perennes, las que suelen formar grandes matos como las especies del género *Stipa*. En donde hay menos humedad predominan las hierbas anuales (terofitas). Donde el aporte hídrico lo permite, la cobertura vegetal puede rebasar el espesor de 2 m, como ocurre en China, en el llamado "mar de yerba", y pueden hallarse también algunos arbustos enanos. En las zonas de menos lluvia, la vegetación es más baja y puede esconder tan sólo animales de tamaño pequeño. La falta de árboles impone a los mamíferos dos estrategias alternativas: los pequeños se convierten en cavadores de refugios subterráneos, como las ardillas de tierra eurasiáticas (*Citellus*), el perro de la pradera (*Cynomys*), la tuza (*Pappogeomys*) y otros roedores en América del Norte. Los grandes, como el bisonte, el caballo, el berrendo,

la llama, el chacal y el coyote, son buenos corredores y se han adaptado a largos desplazamientos; su vista y su olfato están muy desarrollados, pues les permiten captar señales desde muy lejos. Entre las aves, aparte de las de rapiña, cabe señalar las corredoras, como el ñandú de Darwin, y las que se resguardan en madrigueras, como algunas lechuzas. El plumaje suele tener alto mimetismo, siendo su color básico el castaño abigarrado. No faltan las serpientes, como las víboras de cascabel (*Crotalus*) en América. Entre los insectos son especialmente abundantes los ortópteros, y en los coleópteros, los Scarabaeidae que explotan las heces de los mamíferos y contribuyen al equilibrio ecológico entre el pasto y los herbívoros. En la corta temporada de floración de la estepa también son abundantes los grupos polinizadores. Otro organismo típico del bioma de pradera es la bacteria *Pasteurella tularensis*, responsable de una enfermedad conocida como tularemia. Su vector es un ácaro que la transmite a los toedores, ungulados y, también, al hombre.

En las praderas de clima frío, muchos animales se reúnen en grandes rebaños o bandadas, efectuando migraciones periódicas hacia zonas más favorables. En los medios abiertos, que prácticamente no ofrecen ningún escondite, el comportamiento



5.7 Ubicación de las principales formaciones de matorral.

gregario se explica como una respuesta evolutiva a la presión de depredación; por otra parte, también algunos depredadores, como el lobo, adoptan técnicas de caza en grupo.

Las praderas templadas son un medio particularmente adecuado para los asentamientos humanos: efectivamente, muchas de ellas se han convertido en pastizales de ganado bovino o caballar, en cultivos o hasta en zonas urbanas e industriales.<sup>[245]. [326]</sup>

#### Matorral mediterráneo

Este bioma, al que hemos aludido anteriormente, está representado tan sólo en cinco áreas del mundo de extensión bastante reducida, que se señalan en la figura 5.7. Se puede distinguir un matorral alto, con árboles bastante desarrollados que garantizan cierto sombreado y cierta retención de la humedad del suelo; y un matorral bajo, impenetrable, formado por arbustos y matas que crecen en un suelo duro y árido. El matorral degradado, con predominio de hierbas, se llama garriga.

Los suelos donde se asienta el matorral mediterráneo suelen ser arcillosos, de tipo "barro colorado". El clima se caracteriza por inviernos húmedos y frescos, y veranos secos y calurosos, lo que favorece una vegetación perennifolia y —aparte las coníferas— de tipo esclerófilo, con hojas rígidas

y coriáceas, y determina llamativos fenómenos de convergencia evolutiva. Las cinco biotas mediterráneas, a pesar de su modesta extensión geográfica (menos de 5 por ciento de la superficie emergida de la Tierra), están integradas por unas 48 000 plantas vasculares, o sea, casi 20 por ciento de las especies conocidas, entre las cuales muchas son raras o endémicas. El suroeste de Australia y la extremidad sur de Sudáfrica presentan la mayor riqueza en especies; cabe resaltar, por su interés biogeográfico, el hecho de que ambas zonas están relativamente aisladas, en parte por el mar, en parte por lindar con desiertos. Su biodiversidad es muy alta a pesar de que ambas áreas no están incluidas en la franja tropical, de que su superficie sea relativamente modesta y de que su productividad sea baja. Todo ello contradice muchas de las teorías corrientes, tanto en ecología como en biogeografía. En el Mediterráneo euroafricano las plantas más frecuentes son el acebo, varias encinas, el alcornoque —cuya corteza se comercializa como corcho—, el olivo, el algarrobo, el pino piñonero, el enebro, el ciprés, etc.; entre los arbustos: el lentisco, el romero, el arrayán. Los géneros más diferenciados son *Astragalus* (450 especies) y *Silene* (365), mientras en California son quizá *Carex* (126) y *Erigeron* (82), en Chile central *Senecio* (109) y *Ades-*

*mia* (82), en Sudáfrica *Erica* (600) y *Aspalathus* (245) y, finalmente, en Australia *Acacia* (> 400) y *Eucalyptus* (>300).

Con la única excepción de Chile central, la historia del matorral mediterráneo está marcada por los incendios, a menudo provocados por la caída de un rayo sobre algún árbol resinoso. El fuego logra el efecto de “rejuvenecer” la vegetación y de seleccionar las especies que mejor resisten los incendios. Los matorrales que se queman con mayor frecuencia son el australiano y el sudamericano (en promedio, cada 10 a 20 años); una frecuencia sensiblemente más baja se da en California (cada 40-60 años), mientras en el Mediterráneo se registran ritmos intermedios. Es preciso resaltar que hay una correlación directa entre la frecuencia de los incendios y la riqueza específica, que es máxima en Australia y Sudáfrica y mínima en Chile central —en donde prácticamente no ocurren incendios—. Lo anterior respalda la hipótesis de que las pequeñas perturbaciones ambientales y un disturbio moderado incrementan la biodiversidad. Sin embargo, en la actualidad la frecuencia de los incendios debidos al hombre se ha incrementado en forma exponencial, provocando la degradación de muchos matorrales mediterráneos.

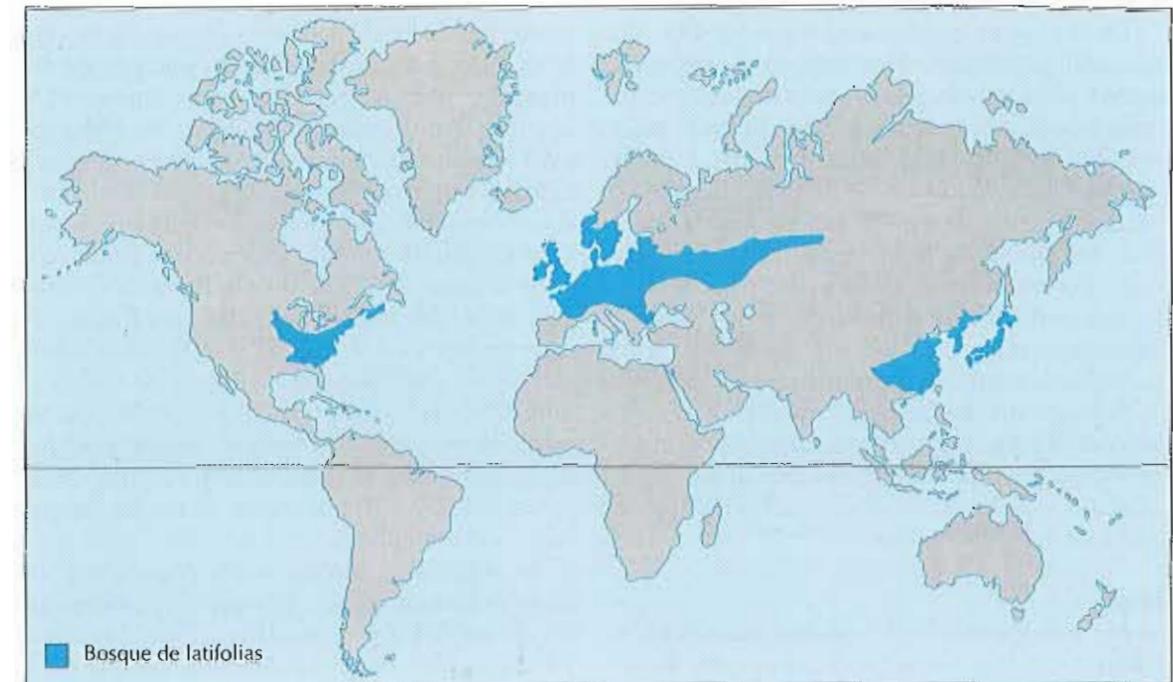
El hombre ha colonizado, en forma más o menos masiva, buena parte del bioma mediterráneo. En Chile, hay registros de actividades humanas que se remontan a unos 500 años atrás; en Australia, la penetración del hombre es más reciente, pues empezó tan sólo a principios del siglo XIX; mientras el área que rodea el mar Mediterráneo está afectada por el pastoreo y la agricultura desde hace unos 10 000 años. Es lamentable que solamente unas pocas áreas de este bioma, entre las cuales podemos mencionar algunas de Sudáfrica, estén protegidas en forma adecuada.<sup>[114]</sup> Gran parte del territorio del Mediterráneo estuvo cubierta por grandes bosques y praderas, donde se hallaban grandes animales de caza, como lo demuestran las pinturas rupestres y las de las cuevas habitadas por el hombre primitivo, así como los restos de algunos escritores de la antigüedad. La causa principal de su evolución hacia condiciones de aridez ha sido la introducción de la cabra, un herbívoro que se alimenta selectivamente de los brotes y de las yemas, impidiendo así el crecimiento regular de la vegetación. Otros factores han sido los incendios, la tala indiscriminada y, muy posiblemente, los cambios climáticos.

Potencialmente, el bioma mediterráneo está integrado por una fauna rica y variada; sin embargo, en particular en Europa, norte de África y Medio Oriente, se encuentra hoy extremadamente empobrecida. Entre los vertebrados superiores pueden mencionarse el jabalí, el corzo, el gamo, el puercoespín y otros roedores, el zorro, el lobo, el gato montés, algunas especies de tortugas de tierra y otros reptiles, y muchas especies de aves. La fauna residente tiene que enfrentarse con dos estaciones desfavorables, el invierno, relativamente frío, y el verano seco y caluroso. Muchas especies, tanto de vertebrados como especialmente de invertebrados, suspenden su vida activa en esas temporadas (estivación e hibernación); en otros casos, como ya vimos en el caso del desierto, en verano los animales rienden a ser activos tan sólo de noche.<sup>[102], [160], [326]</sup>

**El bosque templado caducifolio**

El bosque de latifolias ocupa casi 5 por ciento de la tierra firme; es el bioma característico de Europa Central y parte de Asia Occidental y Oriental y del este de Estados Unidos (fig. 5.8). Este tipo de bosque crece en áreas cuyo clima está caracterizado por variaciones estacionales muy acentuadas, a diferencia de lo que ocurre en los trópicos y también en las zonas árticas. Los veranos son cálidos y húmedos, y los inviernos inclementes. La caída otoñal de las hojas es una respuesta adaptativa a tal estacionalidad. La polinización de la mayoría de las especies arbóreas es anemófila. En la difusión de las semillas intervienen con frecuencia aves y mamíferos frugívoros.

Las especies más típicas de esta formación son robles, hayas, castaños, abedules, olmos, álamos, arces, y en América también litiodendros. El sotobosque recibe un aporte de energía luminosa mucho más notable que en la pluviosilva y está poblado por una buena cantidad de hierbas, helechos y arbustos. La biomasa es bastante importante, que corresponde en general a 200-300 t/ha, con una producción de sustancia orgánica —principalmente hojarasca— que rebasa las 10 t/ha por año. Ésta se convierte rápidamente en humus, y forma una capa de profundidad variable, pero siempre importante, colonizada por una fauna de artrópodos, moluscos y pequeños vertebrados, muy rica y compleja. En el cuadro 5.2 señalamos algunos datos cuantitativos, relativos a un robledal europeo, con una relación superficie foliar/superficie del suelo (índice foliar) de 3.9 para los árboles y 1.8 para los arbustos.



5.8 Ubicación de los principales bosques templados de latifolias.

Por otro lado, se han calculado los valores de biomasa animal de los bosques europeos (véase cuadro 5.3). Cerca de 90 por ciento de los invertebrados son lombrices y/o larvas de dípteros. La relación entre biomasa vegetal y animal, por lo tanto, es de 100:1; sin embargo, parte de lo que se incluye en la masa vegetal, como la madera, no está formada por materia viva (o sea, se indicaría más bien como necromasa). Con todo, no es incorrecto incluirla en el cómputo, puesto que representa el recurso alimenticio de gran cantidad de organismos.<sup>[581]</sup>

Por su estructura y productividad, los bosques caducifolios están poblados por un gran número de especies animales de tamaño muy diferente. Se calcula que cerca de 5 por ciento de las hojas son comidas por organismos animales, principalmente orugas. Muchos mamíferos, aves e insectos utilizan los huecos de los viejos troncos, a diferencia de lo que ocurre con las coníferas, cuya resina limita su población a unos pocos especialistas. Siendo los bosques caducifolios relativamente tupidos, la comunicación interindividual entre los animales se basa esencialmente en el olfato y el oído. Muchos mamíferos delimitan su territorio marcándolo con sus orines u otros líquidos orgánicos específicos, mientras las aves suelen ha-

cerlo por medio de señales acústicas. Sin embargo, algunas especies, tanto de vertebrados como de invertebrados, necesitan de espacios más abiertos y suelen colonizar los claros o las orillas del bosque.

**Cuadro 5.2 BIOMASA VEGETAL (%)**

Troncos	57
Ramas	18
Raíces	18
Zarcas	6
Hojas	1
Hierba	0.2

**Cuadro 5.3 BIOMASA ANIMAL (kg/ha)**

Mamíferos	7.4
Reptiles	1.7
Aves	1.3
Invertebrados	10 - 100

De este bioma, pueden mencionarse el lobo, los linces, el gato silvestre, los osos, zorros, jabalíes, corzos, venados, muchas especies de mustélidos, musarañas, topos, ratones, ardillas, lirones, castores, conejos; entre las aves, carpinteros, rapaces—sobre todo nocturnas—, urracas, arrendajos, paros, etc.; entre los reptiles, predominan las culebras. Un porcentaje nada despreciable de los animales del bosque caducifolio suelen pasar la temporada desfavorable reduciendo su actividad, o entrando en el llamado “sueño invernal”—ya es un proverbio la expresión “dormir como un lirón”—.

Actualmente, los bosques caducifolios han sufrido un imponente proceso de reducción de origen antrópico, y en las zonas templado-cálidas prácticamente no se encuentran sino en las montañas, arriba de los 1 500 metros.<sup>[326], [448], [514]</sup>

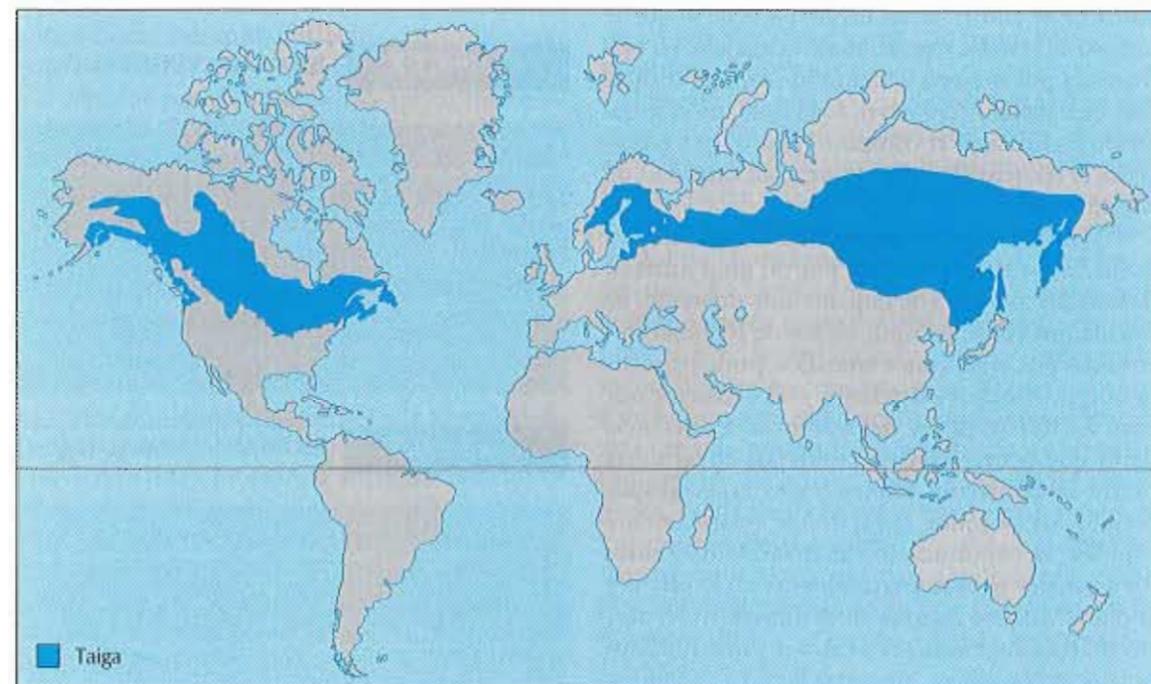
### Taiga

Al norte de los bosques templados caducifolios, y lindando con la bioma de alta montaña, se encuentra un amplio cinturón de bosque de coníferas—conocido con el término ruso “taiga”—. Este bioma se desarrolla en sentido latitudinal, atravesando el Viejo Continente desde el Mar Báltico hasta el norte de China y de Japón y la península de Kamchatka, y continuando en América del

Norte, de Alaska a la costa del Atlántico Norte (fig. 5.9). Es el área continua boscosa más grande del planeta (y desde el punto de vista económico, la más importante reserva de madera). Sin embargo, cabe recordar que muchas de las biotas de montaña del hemisferio boreal, y algunas también del austral, corresponden a formaciones de este mismo tipo. En sentido estricto, la taiga ocupa 8 por ciento de la superficie emergida de la Tierra; su clima se caracteriza por inviernos rígidos (son frecuentes las temperaturas de  $-30^{\circ}\text{C}$ , y se alcanzan mínimas de casi  $-80^{\circ}\text{C}$ ) y veranos frescos; sin embargo, durante el día las temperaturas pueden llegar a ser francamente cálidas. La biomasa vegetal y la producción primaria se estiman, en promedio, en alrededor de 60 a 70 por ciento de las del bosque caducifolio templado.

La vegetación arbórea está integrada por un número bastante escaso de especies: predominan los abetos de los géneros *Abies* y *Picea*, los pinos y los abedules, mientras alerces, sauces, alisos y álamos son menos abundantes. Con la excepción de los alisos, las coníferas son perennifolias y sus hojas aprovechan la energía luminosa para la fotosíntesis durante todo el año. En los lugares de menor elevación y en las depresiones, el bosque deja el paso a formaciones bajas e higrófilas, en

5.9 Ubicación de los principales bosques de coníferos (taiga).



5.10 Ubicación de las principales zonas de tundra.

donde predominan juncos, algunas gramíneas y el género *Carex*. En las partes más húmedas se desarrollan hepáticas y musgos y con frecuencia se forman turberas.

A pesar de su forma tan delgada, las hojas de las coníferas son muy eficientes para captar la luz. En consecuencia, la iluminación del suelo es muy escasa y casi no permite el desarrollo del estrato bajo de la vegetación. El crecimiento de hierbas y arbustos contrasta también por la acumulación de las hojas muertas, que reducen el pH del suelo y lo enriquecen de resina. Tan sólo en los claros, se dan arbustos característicos, como varias zatzas, grosellas y arándanos.

La estructura de la taiga hace que la fauna del suelo sea relativamente pobre, con la notable excepción de las hormigas. Entre éstas, destacan las del grupo *Formica rufa*, cuyos nidos sociales están marcados por grandes montones de hojas secas de coníferas; las hormigas de este grupo son depredadoras, y son los organismos que más contribuyen al control de las polillas desfoliadoras de las coníferas. La microfauna está limitada prácticamente a los insectos apterigotos y ácaros. Entre los vertebrados de este bioma pueden mencionarse los venados, los alces—que, por otra parte, están limitados a las zonas pantanosas y a las orillas de

los lagos—, los zorros, linces, glotones, visones y osos. Entre las aves son característicos el carpintero *Picoides tridactyloides*, el cascanueces, algunos tetraónidos y el piquituerto, cuyo pico de ápices cruzados está perfectamente adaptado para extraer los piñones de los conos maduros. Los piñones son un alimento de alto contenido energético. Los del género *Araucaria* representaron durante muchos siglos uno de los principales recursos alimenticios de los mapuches (= araucanos) de Chile. En la taiga siberiana, en 1978 se encontró una familia de eremitas, que había vivido durante más de treinta años en total aislamiento. Una gran parte de su alimentación consistía de piñones.<sup>[411]</sup>

### Tundra

Derivada de una palabra lapona que significa “tierra sin árboles”, el término tundra se aplica esencialmente al bioma que ocupa las tierras más septentrionales del hemisferio boreal; sin embargo, también en el extremo sur de América hay una formación equivalente (fig. 5.10). La extensión de la tundra corresponde a 5 por ciento de la superficie emergida de la Tierra; durante el verano prácticamente no hay ocaso y la iluminación dura algunos meses, pero los rayos del sol inciden muy oblicuamente sobre la superficie de la Tierra y, por

lo tanto, suministran una cantidad muy reducida de energía. Al contrario, durante el invierno el sol se queda bajo la línea del horizonte y hay varios meses de oscuridad y frío extraordinariamente intenso. El agua del suelo está helada hasta varios metros de profundidad, y tan sólo su capa más superficial se ablanda en verano con la fusión del hielo; por debajo, el terreno se queda helado todo el año, formando el llamado permafrost (del inglés *permanent frost*, hielo permanente). En verano, el agua de deshielo impregna el suelo superficial, que resulta así siempre muy húmedo a pesar de la escasez de las precipitaciones, debido también al hecho de que las bajas temperaturas limitan la evaporación.

Los frecuentes deslizamientos de los estratos superficiales, que se escurren sobre el *permafrost*, provocan gran inestabilidad de los declives y la dificultad de su colonización por una vegetación de cierto tamaño. Faltran totalmente las plantas arbóreas: en las partes planas, durante el corto verano boreal pueden observarse hierbas, musgos, líquenes y árboles enanos, y de pocos centímetros de altura: sauces, abedules y ericáceas. En las zonas de mayor acumulación de agua se forman las turberas, con sus musgos, juncos, ciperáceas y gramíneas, pero la vegetación de la tundra es de todas formas muy escasa: su biomasa es de tan sólo 6 t/ha en promedio. Los ritmos de crecimiento de las plantas son lentísimos: por ejemplo, el famoso "líquen de los renos" (*Cladonia rangiferina*) crece de 1 a 5 mm por año, así que los terrenos en donde se han alimentado los rebaños tardan una decena de años en volver a convertirse en pastos. En Laponia se ha calculado que la densidad de los renos no puede pasar de una cabeza por ocho kilómetros cuadrados.

A pesar del frío, este bioma está integrado por un número elevado de animales, algunos de ellos de gran tamaño, como el toro almizclero. Ciertas especies, como el reno, el búho nival y otras aves,

únicamente están presentes en la tundra durante los meses menos fríos; al contrario, otros como la liebre variable, el zorro ártico, el lemming y algunos roedores más son verdaderos residentes. En las zonas costeras son numerosas las aves que se alimentan en el mar. Entre los insectos abundan los mosquitos, moscas y tábanos, cuyas larvas se desarrollan en cantidad en el terreno húmedo, muy rico en sustancias orgánicas (en los climas fríos, el proceso de descomposición de la materia vegetal es muy lento, lo que favorece la acumulación de humus).

La biomasa animal es relativamente elevada con respecto a la vegetal, lo cual se debe a que muchos animales terrestres dependen directa o indirectamente del mar para su alimentación. El flujo de energía del bioma marino hacia un bioma al menos formalmente terrestre es particularmente evidente en las áreas árticas y antárticas, donde animales del tamaño del oso polar, de muchas focas y otarias y de varias aves —en primer lugar, los pingüinos o pájaros bobos— dependen totalmente del mar para su alimentación.

Los biomas que en las altas montañas de varias partes del mundo lindan con los glaciares a diferentes altitudes, dependiendo de la latitud, son muy semejantes a la tundra. En Europa, arriba de los 1 800-2 000 m, se encuentra la llamada "tundra alpina"; en los Andes, el páramo. La tundra alpina comparte con la circumpolar algunas especies como la rosácea *Dryas octopetala*, el sauce rastrojero y varias especies de insectos. Sin embargo, las condiciones ecológicas no son las mismas: no hay permafrost, la insolación es mayor y los ritmos circadianos son los de las latitudes templadas. Animales típicos de la tundra alpina son las gamuzas, la marmota, la perdiz variable, el pinzón común.<sup>[326], [566]</sup> Con frecuencia, el paisaje del páramo andino está marcado por grandes extensiones de frailejón (*Espeletia*), rebaños de vicuñas, y el del cielo, por el cóndor.

## 5.2 Lo diversidad ecológica

El concepto de diversidad ecológica, o biótica, que hoy se conoce más bien como biodiversidad, es uno de los conceptos fundamentales en el estudio del medio ambiente, tanto desde el punto de vista ecológico como biogeográfico. A menudo, la diversidad se iguala al número de las especies presentes en un ambiente dado —y a veces también aquí utilizaremos el término biodiversidad en este sen-

tido—. Sin embargo, la biodiversidad *no* corresponde al número de especies (o, por lo menos, corresponde de manera muy aproximada). Por ejemplo, un ambiente hipotético muy rico en especies, pero en donde 95 por ciento de la población está representado por una sola de ellas —la dominante—, no deja de ser un ambiente monótono, o sea con biodiversidad muy baja. *Un am-*

*biente —o un sistema— tiene un alto nivel de biodiversidad si está integrado por un elevado número de especies, y todas ellas tienden a ser igualmente abundantes.*

Después de la Segunda Guerra Mundial, ecólogos y matemáticos han propuesto varias fórmulas para medir la diversidad del medio ambiente.<sup>[324], [556]</sup> Mencionaremos solamente el complemento del índice de Simpson (1949):

$$1 - \sum (n_i/N)^2$$

y el índice de Shannon y Wiener (1949):

$$H' = - \sum (n_i/N) \log (n_i/N).$$

En estas fórmulas  $N$  es el número total de los individuos y  $n_i$  es el número de la especie  $i$ -ésima. El índice de Shannon,  $H'$ , es el más conocido entre los índices de biodiversidad. Mide la cantidad de información relativa a las especies que colonizan un ambiente o territorio. Efectivamente, cada especie representa una "información" en la descripción del sistema del que forma parte. Sabemos de la cibernética que la medida de la información está relacionada a su vez con la entropía (o desorden) del sistema. El índice de Shannon puede escribirse también en la forma:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i,$$

en donde

$$\sum p_i = 1.$$

En este orden de problemas cabe recordar la fórmula de Boltzmann ( $B = k \log p$ ; donde  $p$  es el número de los estados que son posibles para cada componente del sistema), que mide la entropía estadística, dividida entre el número de elementos,  $N$ . Si, por ejemplo, tuviéramos una comunidad formada por dos especies igualmente abundantes, el nivel de incertidumbre por cada una es 50 por ciento (o sea,  $p_i = 0.50$ ), y se resuelve con una sola unidad de información, o sea, un bit ( $H' = 1$ ). Con cuatro especies de abundancia igual, el índice de diversidad será de 2 bits. En estos casos, evidentemente extremos y ficticios, en donde todas las especies presentes están representadas por el mismo número de individuos, el índice de diversidad equivale al logaritmo del número de las especies:  $H'_{\text{máx}} = \log_2 S$ . Por ejemplo, con cuatro especies de igual abundancia tendremos  $\log_2 S = \ln 4 * 1.443 = 2$  bits. Este

valor corresponde al máximo de diversidad posible para una comunidad con  $S$  especies. La relación entre la diversidad efectivamente medida y la diversidad máxima que teóricamente permitiría el número de las especies presentes ( $H'/H'_{\text{máx}}$ ) es otro índice de interés en los estudios del medio ambiente, pues suministra información acerca de la medida en que la diversidad se debe a la relación de equilibrio entre las especies, más bien que al propio número de especies presentes. En otras palabras, este índice evalúa la llamada *evenness*, o equidad.<sup>[416]</sup>

Si, por ejemplo, tuviéramos una comunidad de 20 individuos, árboles de un bosque, mariposas de un pastizal, u otra, pertenecientes a otras tantas especies, el valor del índice de Shannon, calculado utilizando los logaritmos en base 2, gracias a la lógica informática binaria, sería 4.32 (que es el máximo posible con 20 especies, donde la equidad = 1). En cambio, si el mismo número de individuos se repartiera en tan sólo tres especies, una con 18 individuos y las otras con uno cada una, el valor de  $H'$  bajaría a 0.57, y la equidad a 0.36. Un caso límite es el de las comunidades monoespecíficas, como ocurre con algunos bosques de coníferas, sobre todo *Abies*: en este caso, la diversidad de la comunidad arbórea es cero.

Tómese en cuenta que la diversidad siempre tiene que medirse con base en conjuntos homogéneos de organismos. En efecto, los organismos compiten entre sí solamente si tienen tamaño y características biológicas comparables; por ende, la estimación de la diversidad tiene un sentido ecológico. Por otra parte, es redundante subrayar que la diversidad total de un ambiente, o sea la que procede de *todas* las especies presentes, es imposible de medir. Sin embargo, según algunos autores el valor de biodiversidad que se obtiene a partir del análisis de uno o algunos grupos sistemáticos selectos (*taxocenosis*, o sea comunidades cuyos integrantes pertenecen todos a un mismo grupo sistemático: por ejemplo, en una comunidad coprófila, los coleópteros Scarabaeidae forman una taxocenosis) reflejaría de una forma bastante adecuada la diversidad global (incognoscible) del ecosistema.<sup>[600]</sup>

Con la excepción de unos pocos grupos sistemáticos, como las arañas y los musgos, los índices de diversidad de cualquier taxocenosis, mariposas, aves, dicotiledones, hongos, etc., resultan más elevados al desplazarse de los polos hacia el Ecuador. En particular, tales valores tienden a reducirse en correspondencia de condiciones de estrés ambiental de tipo físico (frío, aridez) o químico (contamina-

ción). El cálculo de la biodiversidad, basado en uno o pocos grupos oportunamente elegidos, se efectúa con cierta frecuencia en las evaluaciones del estado del medio ambiente.

Desde el punto de vista biogeográfico resulta interesante analizar los motivos de los diferentes valores de la biodiversidad que se registran en lugares y sistemas diferentes y, sobre todo, porque la biodiversidad tiende a ser más alta en los trópicos. Existen varias hipótesis al respecto:

- **Antigüedad:** se admite que todas las comunidades tiendan a incrementar su diversidad con el paso del tiempo. El Lago Baikal, el más antiguo del mundo, se caracteriza por una alta biodiversidad.
- **Heterogeneidad espacial:** según esta hipótesis, la diversidad se debe a factores de macroescala (el relieve topográfico) y microescala (diferentes niveles de vegetación, mosaico estructural del suelo, etc.). Tales factores serían especialmente evidentes en el trópico.
- **Competencia:** las comunidades de las zonas frías del planeta están controladas principalmente por constricciones de tipo físico, y las tropicales, por la competencia. Tan sólo esta última promovería la diferenciación de las especies.
- **Depredación:** en los trópicos, son muy numerosos los depredadores (y los parásitos), y esto favorecería la diferenciación de las presas a través de procesos de migración y especiación.
- **Estabilidad climática:** un clima siempre húmedo y cálido garantiza cierta estabilidad de los recursos en el tiempo, como por ejemplo la disponibilidad de frutas a lo largo de todo el año. Por este motivo los acontecimientos biológicos tienden a organizarse de manera sincrónica, y no diacrónica, como ocurre en los sistemas en donde hay una marcada estacionalidad. Los nichos ecológicos resultan así muy estrechos, lo que permite la coexistencia de muchas especies.
- **Producción:** en condiciones iguales, la biodiversidad es más alta cuando la producción de biomasa es mayor.
- **Hipótesis del disturbio moderado:** en condiciones muy estables, las pocas especies dotadas de mayor *fitness*<sup>(viii)</sup> prevalecen, reduciéndose así la biodiversidad. Por otra parte, si las variaciones del medio ambiente son drásticas, provocan un exceso de estrés. En condiciones intermedias, de disturbio moderado, se desarrollaría una serie de condiciones que resultarían de vez en vez favorables para especies diferentes. Esa situación favorecería la coexistencia de muchas especies y formas de vida, pues el

disturbio nunca es tan dramático como para eliminar alguna de ellas.<sup>[104]</sup>

- **Hipótesis del cambio gradual:** muchos de los cambios periódicos, circadianos o estacionales, resultan demasiado rápidos como para determinar una situación de ventaja o desventaja para una especie dada. Por lo tanto, muchos organismos ecológicamente diferentes, como por ejemplo los que están mejor adaptados a la estación cálida y los que prefieren la fría, terminan coexistiendo —por lo menos en sentido espacial—, incrementándose así la biodiversidad local.

- **Hipótesis de las oportunidades iguales:** en contra de todas las hipótesis mencionadas, algunos autores sostienen que todas las especies tienen más o menos la misma capacidad de colonizar nuevos espacios y competir exitosamente. La diversidad local dependería tan sólo del número de las especies presentes en el área en cuestión y de factores casuales. De acuerdo con esta interpretación, la biodiversidad no estaría relacionada con el equilibrio de las condiciones ambientales.

Hay que resaltar que no todas las hipótesis que acabamos de resumir son contradictorias. En diversa medida, algunas de ellas pueden concurrir a explicar en términos causales la biodiversidad que se observa en las diferentes áreas geográficas.<sup>[122], [413]</sup>

Los ejemplos que hemos señalado hasta aquí se refieren a comunidades que ocupan un hábitat dado. En estos casos se habla de biodiversidad  $\alpha$ , o sea intrahábitat o intracomunidad. Algo diferente es la heterogeneidad espacial, o sea el nivel de partición del medio ambiente en un mosaico de hábitats diferentes: en este caso, se habla de biodiversidad  $\beta$ . Se trata de un componente de la diversidad ambiental, que tiene un gran interés también desde el punto de vista aplicado. Por ejemplo, sabemos que cada monocultivo está caracterizado por un nivel muy bajo de biodiversidad vegetal  $\alpha$  (teóricamente cero si no se toman en cuenta las posibles malezas). Sin embargo, es posible aumentar la diversidad biótica del territorio realizando policultivos (un ejemplo podría ser la tradicional siembra mexicana de maíz-frijol-calabaza), o fragmentando el área en parcelas de uso diferente, sembrado, huerta, pasto, bosque, según el uso rústico tradicional del parvifundio de muchas partes de Europa Occidental (sistema agro-silvopecuario de uso múltiple). De esta forma, se logra aumentar la heterogeneidad espacial (biodiversidad  $\beta$ , o diversidad interhábitat). La diversidad  $\beta$  puede evaluarse tomando un área de referen-

cia, y midiendo su semejanza (para uno o más taxones) con otras áreas cada vez más alejadas. Pueden utilizarse a este propósito los índices de semejanza de Jaccard o de Sørensen (véase Apéndice). La diversidad  $\beta$  será tanto mayor cuanto más rápidamente disminuye el índice de semejanza en función de la distancia. En palabras más sencillas, la diversidad  $\beta$  es el contrario del número medio de hábitats ocupados por cada especie, o, en otros términos, es el número de hábitats exclusivos en el interior de una región.<sup>[103]</sup>

En un nivel todavía superior, hablamos de diversidad biogeográfica, refiriéndonos a la diversidad de los ecosistemas presentes en un área dada. Es la llamada biodiversidad  $\gamma$ . Se da entonces la relación: (diversidad  $\gamma$ ) = (diversidad  $\alpha$ ) \* (diversidad  $\beta$ ) \* (número de hábitats). Por ejemplo, en una zona de Francia meridional se han encontrado 48 especies de pajarillos en siete hábitats (diversidad  $\gamma$ ) de una sucesión ecológica, con una diversidad media por hábitat individual (diversidad  $\alpha$ ) de 15.4 especies, y con una diversidad  $\beta$  media de 0.45. De hecho, existen 48 especies = 15.4 \* 0.45 \* 7.<sup>[58]</sup>

### 5.3 Número de especies posibles

El análisis de muchos fenómenos evolutivos, ecológicos y biogeográficos implica la evaluación correcta del número de especies que existen en los distintos ambientes, en el pasado y en la actualidad. Lamentablemente, estamos muy lejos de un conocimiento satisfactorio en este campo.<sup>[162], [342], [583]</sup> A continuación señalamos uno de los intentos, que se encuentran en la literatura, de evaluar la fauna marina en términos cuantitativos.

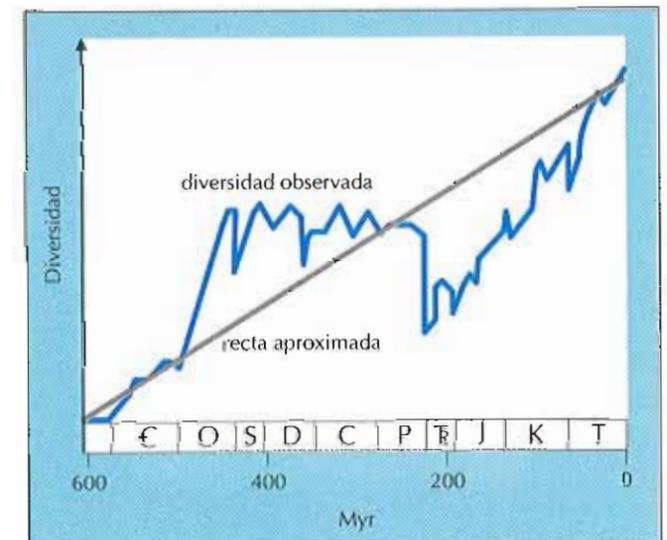
Supongamos que las especies marinas vivientes sean 200 000, que el primer representante de esta fauna se remonte a 650 millones de años atrás y que en promedio el tiempo de vida de una especie sea de 5 millones de años. En este caso, el número de las especies que hasta el día de hoy ha vivido en los océanos (o sea, el área del triángulo de la figura 5.11) sería de:  $650/5 \cdot 200\,000/2$ , o sea, 13 millones. Siendo así, las 250 000 especies fósiles que conocemos representarían solamente 2 por ciento de las que realmente existieron.<sup>[480]</sup> Este tipo de búsquedas es indudablemente estimulante, pero adolece de varios puntos débiles, sobre todo porque postula que el poder de resolución taxonómica, es decir, la posibilidad de separar especies diferentes, sea igual en neontología y en paleontología, mientras que, en realidad, esto no es cierto.

Ésta y otras jerarquías más complejas de diversidad son útiles y confrontables en situaciones concretas sólo si se refieren a un sistema de escala geográfica bien definido.<sup>[564], [577]</sup>

En el extremo opuesto se encuentra la diversidad intraespecífica e interpoblacional. Este tipo de diversidad, que se identifica con la variabilidad genotípica y fenotípica, es función del grado de aislamiento de cada población, de su tasa de consanguinidad (*inbreeding*) de los factores de selección que en ella actúan y de su historia evolutiva. Podemos indicarla como biodiversidad sub- $\alpha$ , y está en la base de todo proceso de evolución y especiación.<sup>[16], [341], [434]</sup>

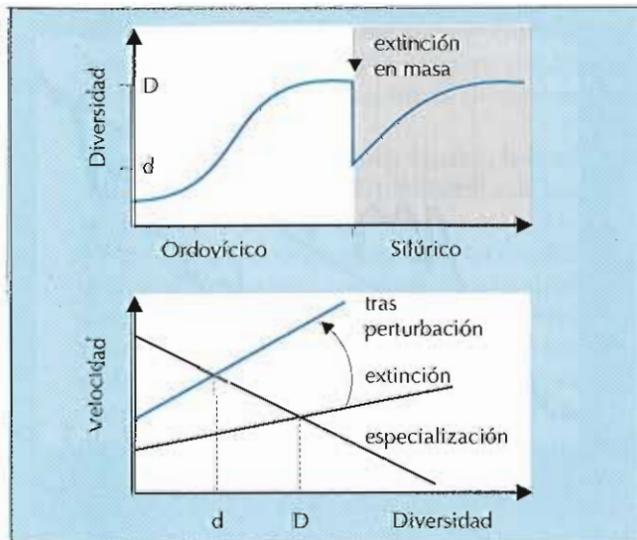
Se ha escrito, con toda razón, que la biodiversidad representa una riqueza, quizá la única riqueza verdadera, pues es la manifestación de la diversidad de la información que caracteriza la vida; recoge la herencia del pasado, pero sobre todo es la premisa indispensable del porvenir biológico, la garantía de su posibilidad de seguir evolucionando, y, de ahí, perpetuándose sobre el planeta.<sup>[307], [477]</sup>

**5.11** Incremento irregular (la recta representa la aproximación) del número de las familias de animales marinos durante los últimos 600 millones de años. Abreviaciones: C barrada = Cámbrico; O = Ordovícico; S = Silúrico; D = Devónico; C = Carbonífero; P = Pérmico; Tr = Triásico; J = Jurásico; K = Cretácico; T = Terciaria (de J.J. Sepkoski).



En cuanto al problema del número máximo de especies que pueden colonizar un ambiente dado, una biota o el planeta entero, hay dos planteamientos diferentes. Según algunos autores la diversidad posible —en términos de número de especies— tendría un límite máximo que coincide con el de los nichos ecológicos potenciales. Según otros, la propia evolución de los seres vivos continuaría determinando el surgimiento de nuevos recursos y, de ahí, de nuevos nichos, con lo cual el número de las especies podría aumentar indefinidamente. Paradójicamente, el estudio de las variaciones durante las épocas pasadas parece respaldar ambos modelos. De hecho, la situación del Paleozoico tardío, en donde el número de las formas vivientes oscila alrededor de un valor constante (fig. 5.11), se ajusta a la teoría de la estabilidad del número de las especies. A la extinción masiva de finales del Ordovícico, por ejemplo, sigue una recuperación de la diversidad, que vuelve a valores “normales” en unos 13 millones de años. El modelo que se ha pro-

**5.12** Curva del número de géneros de animales marinos: después de un incremento inicial, y de la estabilización subsiguiente, ocurre una caída vertical (de 1200 a 600), debido a la gran extinción de finales del Ordovícico (arriba). Modelo de interpretación logística: el número de los géneros —o la diversidad biológica—  $D$ , está determinada por la intersección de la recta de la tasa de especiación con la de la tasa de extinción (ambos fenómenos son funciones de la diversidad biológica del sistema) (abajo). Una perturbación hace más inclinada la recta de la velocidad de extinción, desplazando (en las abscisas) la diversidad de equilibrio  $D$  hasta el valor  $d$  (de J.J. Sepkaski).



puesto para explicar este fenómeno es muy similar al de MacArthur y Wilson<sup>[461]</sup> sobre los equilibrios insulares (véase sección 5.6). De acuerdo con este modelo, el aumento de la diversidad implicaría la disminución de la velocidad de los procesos de especiación y el aumento de las extinciones de fondo (fig. 5.12). Por lo tanto, cada ambiente o biota estaría caracterizado por un diferente estado de equilibrio de su diversidad,  $D$ , individuado por la intersección de las dos rectas. La intervención de una perturbación, geológica o climática, al aumentar la pendiente de la recta de extinción provocaría una disminución de la diversidad ( $d$ ).

El modelo de crecimiento ilimitado, al contrario, encuentra un respaldo en el incremento continuo de la diversidad, que tuvo su inicio después de la gran extinción en masa del Pérmico. El número de las especies posibles no tendría un límite máximo, pues los nichos ecológicos ocupados siempre son una fracción infinitesimal de los posibles.<sup>[262]</sup> A este propósito R. Dawkins<sup>[152]</sup> escribe que el nicho ecológico de las “serpientes herbívoras” es uno de los muchos que no están (todavía) ocupados. Según algunos autores, los nichos ocupados representarían tan sólo 30 por ciento de los potenciales. Un estudio realizado sobre 800 invasiones biogeográficas exitosas evidencia que en menos de 10 por ciento de los casos la indigenación de la especie exótica ha conllevado la extinción de una o más especies competidoras. Todo ello demostraría que en cada ambiente hay nichos potenciales que las especies invasoras pueden ocupar. La competencia interespecífica no tendría así toda la importancia que suele atribuírsele.

De todas formas hay que decir que, sin sostener explícitamente que hay un límite máximo de la diversidad natural, muchos autores no descartan esta posibilidad. De hecho, al suponer una diversidad llevada a sus extremos, tendríamos que admitir la existencia de poblaciones extremadamente pequeñas, puesto que tanto mayor es el número de especies en un ambiente dado cuanto menor es el tamaño medio ( $\bar{P}$ ) de las poblaciones. Sabemos también que por debajo de cierto valor de  $\bar{P}$ , las extinciones resultan ser más frecuentes que las especiaciones (límite crítico  $\bar{P}_c$ ). Además, hay que considerar que hay un número crítico de especies ( $S_c$ ) que corresponde al punto de equilibrio. El éxito de los procesos de especiación depende así de la relación  $S/S_c$ . De ahí se desprende que una radiación evolutiva produce especies, y la amplitud de sus nichos —en caso de coexistencia— forzosa-

resultarán cada vez más bajos y, al llegar a coincidir con  $\bar{P}_c$ , la radiación termina, pues se ha alcanzado el equilibrio.

El enfoque teórico que acabamos de resumir está respaldado por algunos datos interesantes acerca de la longevidad media de los géneros de corales, foraminíferos y algún otro taxón más: existen durante periodos muy extensos, cuando el número de las especies es bajo; si el número de las especies es alto, su periodo de vida es mucho más corto.<sup>[312]</sup>

El nivel real de la biodiversidad procede del equilibrio entre especiación, extinción, inmigración y emigración (o extinción local). En este marco cabe subrayar que con extinción nos referimos a la *extinción selectiva*, o sea, un tipo de selección que elimina ciertas especies, en favor de otras. No hay que confundir el concepto de extinción selectiva que se debe a Wallace<sup>[551]</sup> con el de selección natural, que indica el proceso de eliminación selectiva de individuos y de sus genes.

La extinción selectiva es más probable para las especies caracterizadas por:

- Áreas de distribución restringidas y/o poblaciones reducidas (por los motivos que acabamos de mencionar).
- Nivel alto en las cadenas tróficas (carnívoros, parásitos). Un nivel alto depende más estrictamente de la permanencia de las especies que ocupan los niveles inferiores: la extinción de una especie, que sea huésped de cierto número de parásitos exclusivos, acarrea la extinción de estos últimos.
- Elevada especialización. Los especialistas tienen que ajustarse constante y rápidamente a su recurso, y su ciclo de vida tiene que ser más corto; no es irrelevante el hecho de que los virus que se desarrollan en plantas superiores o vertebrados son muchos más de los que infectan hongos o invertebrados: los huéspedes de ciclo vital corto escapan con mayor facilidad a los parásitos.
- Ciclo biológico prolongado. Las especies cuyos individuos viven largo tiempo no pueden adquirir las adaptaciones genéticas necesarias en el caso de un cambio ambiental rápido.
- Tamaño grande de los individuos. Las especies de tamaño grande suelen ser también más longevas (véase la sección anterior) y estar representadas por poblaciones poco abundantes. La tasa de extinción de los amonites de mayor tamaño fue superior a la de los pequeños; un fenómeno análogo afecta también a los mamíferos.

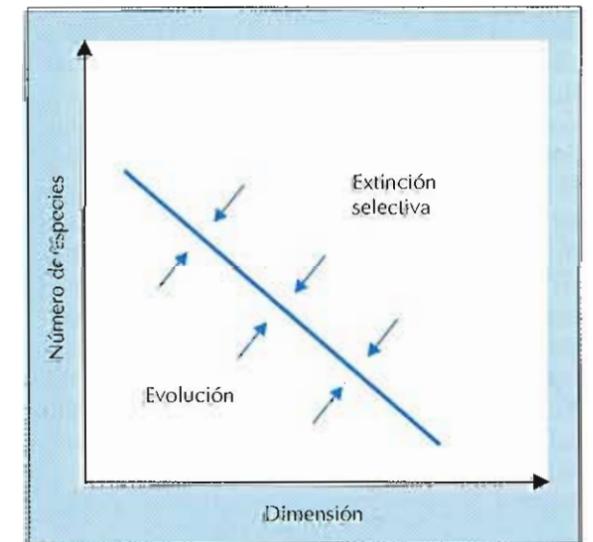
La evolución puede producir formas cada vez más grandes, como ocurrió en la línea de los caballos, o más pequeñas, como con los ácaros. Sin embargo, la tendencia general es hacia la evolución de formas de tamaño siempre mayor (ley de Cope), debido al efecto de las probabilidades estadísticas. Por otra parte la extinción selectiva actúa en sentido opuesto ya que, como hemos visto, elimina con mayor facilidad las especies grandes: esto explica el hecho de que las especies grandes son muy pocas ante una gran cantidad de especies de tamaño pequeño. Ochenta por ciento de los animales no rebasan la longitud de un centímetro. La extinción selectiva de las especies grandes no explica solamente su escasez, sino también el hecho de que, en general, su origen es relativamente reciente. En conclusión, podemos afirmar que la evolución y la extinción selectiva son procesos opuestos, pero complementarios (fig. 5.13), y que el número de especies que integran un ecosistema dado es resultado del equilibrio entre ambos fenómenos.<sup>[201]</sup>

Según otros autores, la velocidad del cambio en el número de las especies, de manera similar a lo que suele hacerse con el crecimiento de las poblaciones, podría calcularse por medio de la siguiente fórmula:

$$dS/dt = (p - q) S,$$

en donde  $S$  es el número de especies,  $p$  es la tasa de especiación y  $q$  la de extinción. Si admitimos

**5.13** Evolución y diferenciación de las formas biológicas versus extinción selectiva, en función del tamaño del organismo (de C.W. Fowler y J.A. MacMahon).



que existe algún  $S_{m\acute{a}x}$ , o sea un número máximo de especies comparable con un sistema dado, obtendremos

$$dS/dt = \{p [(S_{m\acute{a}x} - S) / S_{m\acute{a}x}] - q\} S.$$

En efecto, al llegar al límite máximo de especies ( $S = S_{m\acute{a}x}$ ), la tasa de especiación  $p$  es cero, y el número de especies puede tan sólo reducirse. En condiciones de equilibrio  $dS/dt = 0$ , tendremos que

$$S = (1 - q / p) S_{m\acute{a}x}.$$

De ello procede que solamente con ser  $q > 0$ , los ecosistemas nunca están saturados de especies. Hasta en los casos de "especiación explosiva" resultaría imposible ocupar todos los nichos potenciales por motivos de orden histórico o solamente por el efecto del azar. Además, una variación de algún parámetro de nicho, como un cambio en el régimen alimenticio, representa una ventaja sólo a partir de que se perfeccione toda una serie de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento. En otras palabras: la ocupación de un nuevo nicho ecológico implica con frecuencia una disminución de la *fitness*, un descenso hacia un valle del paisaje adaptativo (fig. 5.14) y, por ende, una situación temporal de riesgo.<sup>[535]</sup>

Un ejemplo concreto de lo que acabamos de decir es la velocidad de especiación de las plantas, a nivel de mesoescala, como resulta del análisis de

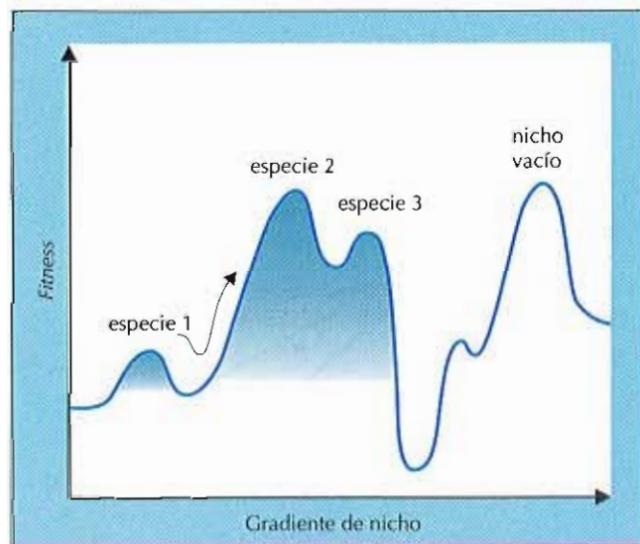
unos 1 800 registros fósiles. Además de la renovación normal de taxones (*turnover*), en dos distintos momentos ocurrió un incremento muy notable en el número de las especies: la primera vez alrededor del límite entre el Devónico y el Carbonífero, y la segunda, entre el Cretácico y el Terciario. Del análisis de la duración de sendas especies resulta que la etapa inicial de cada radiación está caracterizada por la formación de especies de vida corta (alrededor de 5 millones de años), mientras que en la etapa subsiguiente, de especiación lenta, las especies suelen ser más longevas, con una duración media de 10 a 15 millones de años. La velocidad de especiación, y la vida media de las especies, tendrían una relación de proporcionalidad inversa. Puesto que algo similar se ha observado también en la fauna marina, podemos suponer que se trata de una tendencia general.

**Factores reguladores de la biodiversidad**

¿Por qué ciertos ambientes son ricos en especies y otros son pobres? La pregunta tiene un gran interés teórico, ya que implica importantes y complejas cuestiones de evolución, ecología y biogeografía pero tiene también un interés práctico de mucha actualidad, pues está relacionada con los grandes problemas de la política ambiental y de la conservación y manejo de los recursos naturales, así como de la desaparición irreversible de muchas especies de seres vivos. Sin embargo, para entender los mecanismos de los procesos naturales —y posiblemente para tratar de vislumbrar su desarrollo futuro— es preciso analizar el pasado una vez más.

Retomemos la figura 5.11, en donde se evidencian dos lapsos, ambos caracterizados por un fuerte aumento de la diversidad: el inicio del Cámbrico y el largo periodo que comprende el Mesozoico y el Cenozoico. Estos periodos corresponden a la fragmentación de los supercontinentes Pangea I y II (fig. 7.3). La formación de los continentes podría ser un factor que favoreció el desarrollo de nuevas formas de vida. Una explicación sería la siguiente: la fragmentación de los supercontinentes involucra el levantamiento de las grandes dorsales oceánicas (véase cap. 7). Las actuales tienen un volumen sumergido de 250 millones de km<sup>3</sup>, lo que implica que el nivel del mar está unos 500 m por encima de lo que se daría si las cuencas oceánicas fueran regularmente cóncavas. El levantamiento del nivel de los océanos involucra el avance de los mares sobre las tierras firmes (transgresión) y la formación de mares epicontinentales. El efecto de este

5.14 Picos adaptativos de tres especies hipotéticas.



aumento global de la superficie del mar es amortiguar la variación térmica, moderando así el clima —o sea, reduciendo su continentalidad, lo que favorece el desarrollo de las formas vivientes y el incremento de la biodiversidad—. Además, el aumento de la extensión de las costas y de los mares poco profundos favorece la evolución y diferenciación de muchos grupos de organismos acuáticos. Agréguese el hecho de que la separación de los continentes, y su dispersión sobre una superficie más amplia, sobre todo en sentido latitudinal, determinan un escenario climático más variado, y de ahí una gama más amplia de oportunidades evolutivas para los seres vivos.

Volviendo a la figura 5.11, es preciso subrayar que ambos periodos están separados por una larga época, desde el Silúrico hasta el Pérmico, en la que los valores de biodiversidad son casi estables. No es redundante subrayar que se trata del periodo de compactación de los continentes y de formación del supercontinente Pangea II.

La diversidad biótica puede variar incluso drásticamente, también a escala temporal mínima. Un ejemplo de este tipo de variación es la ictiofauna de un lago africano, el Lago Victoria, integrada en la actualidad por unas 200 especies endémicas de ciclidos. El estudio de las relaciones entre esas especies, llevado a cabo por medio del análisis del ADN mitocondrial, parece indicar que se trata de un grupo monofilético: su ancestro común, por lo tanto, hubiera sufrido una radiación evolutiva extremadamente rápida, pues la edad del lago no rebasa el medio millón de años.<sup>[555]</sup> Un fenómeno de cladogénesis todavía más rápido habría ocurrido en las islas Filipinas, en el lago Lanao, cuya formación se debe a un dique de origen volcánico, y se remonta a unos 10 000 años atrás: *Barbus binotatus*, un pez muy frecuente en aquellas regiones se habría diferenciado en 18 especies distintas (es evidente que, si aceptamos el modelo cladista, no se trataría del propio *B. binotatus*, sino del ancestro común de las 19 especies).

**Distribución, abundancia y diversidad**

Como hemos resaltado en las secciones anteriores, hay una relación de interdependencia entre biodiversidad y abundancia. Vamos a integrar el tema con algunas consideraciones más estrictamente biogeográficas, haciendo hincapié en las modalidades con que los seres vivos se distribuyen en el espacio.

En lo que se refiere a su rareza, o a su abundancia, una especie cualquiera está caracterizada por

**Cuadro 5.4** CLASIFICACIÓN ECOLÓGICA DE 160 ESPECIES DE LA FLORA BRITÁNICA

GHN	58	especies comunes y más o menos cosmopolitas (ej. <i>Quercus robur</i> )
Ghn	2	idem, pero con pocos individuos (ej. <i>Senecio jacobaea</i> )
GhN	71	especies indicativas del hábitat (ej. <i>Papaver rhoeas</i> )
Ghn	6	especies raras sólo en Gran Bretaña (ej. <i>Silene acaulis</i> )
gHN	6	especies comunes, sobre todo en Gran Bretaña (ej. <i>Pinus sylvestris</i> )
ghN	0	caso teórico, no verificado en Gran Bretaña
ghN	14	especies indicativas endémicas del hábitat (ej. <i>Thymus serpyllum</i> )
ghn	3	especies raras en Gran Bretaña y en el mundo (ej. <i>Saxifraga harati</i> )

una de las ocho posibles combinaciones de tres parámetros, cada uno con dos opciones alternativas (2<sup>3</sup>): distribución geográfica amplia (G) o limitada (g); gama de hábitat amplia (H) o restringida (h); número de individuos grande (N) o pequeño (n). Utilicemos como ejemplo el cuadro 5.4, en donde se aplica este enfoque a la clasificación ecológica de 160 especies de la flora de las Islas Británicas. Nótese que tan sólo la primera combinación de características, GHN, corresponde a especies realmente comunes, en todo sentido. Las demás se refieren a plantas que por uno u otro motivo podemos calificar de raras, al menos en el marco de la flora británica. Por lo tanto, resulta que las especies raras son más numerosas que las comunes.<sup>[434]</sup> Un ejemplo extremo de especie g h n, es el árbol *Hibiscadelphus distans*, representado hoy por un total de 10 individuos que colonizan una peña rocosa árida en una de las islas Hawaii. Entre los animales, podemos recordar el coleóptero *Liatongus monstruosus*, representado por poblaciones de bolsillo, que colonizan los restos de los nidos de la hormiga *Atta mexicana*, a la orilla norte del lago de Chapala en el estado mexicano de Jalisco. Otro ejemplo

bien conocido de especie *g h n*, es la lechuza *Strix occidentalis*, motivo de largos pleitos entre ambientalistas y madereros en el noroeste de Estados Unidos. Esta especie está en peligro de extinción debido a sus peculiaridades ecológicas y biogeográficas. Su área de distribución es muy restringida, limitándose a los estados de Oregon y Washington (Estados Unidos) y algunos pequeños territorios limítrofes. Su hábitat está limitado a los bosques de coníferas de más de 250 años de edad. La especie está representada por un número realmente escaso de individuos, debido también al hecho de que una pareja en nidificación requiere un territorio de al menos 3 km<sup>2</sup> de bosque.

En el extremo opuesto encontramos especies prácticamente cosmopolitas que colonizan un amplio abanico de hábitats y que están representadas por poblaciones generalmente abundantes, como el hombre, la lechuza común (*Tyto alba*), el halcón pescador (*Pandion haliaetus*), la rata de alcantarilla y varias especies de difusión parantropical.

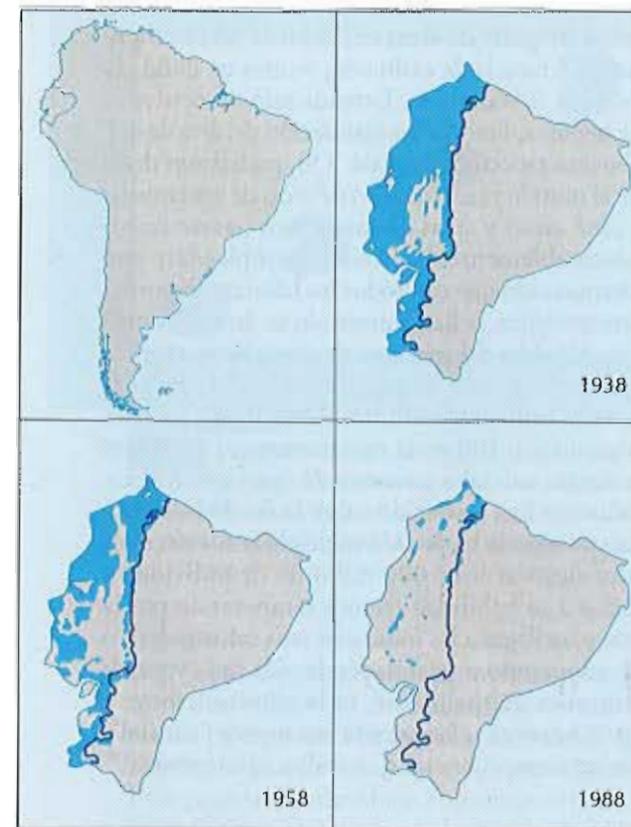
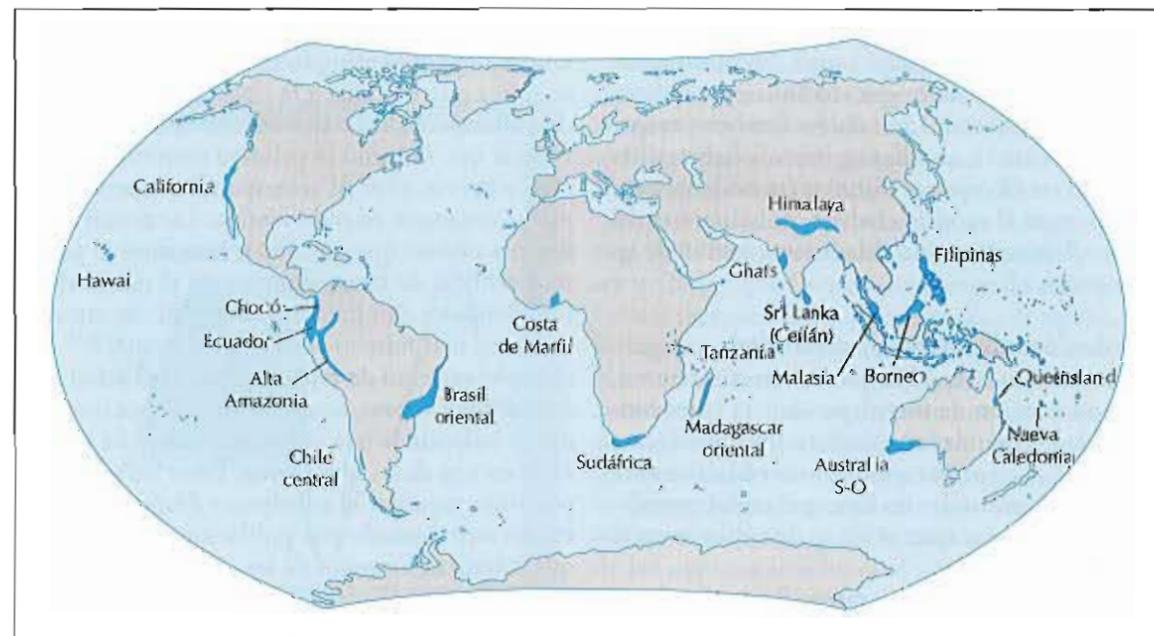
Según muchos ecólogos y genetistas, el tamaño mínimo que una población tiene que alcanzar, para no extinguirse a corto plazo, es de 50 individuos (es evidente que no estamos hablando de especies con organización social, como la de las hormigas y termitas). Sin embargo, las variaciones del medio ambiente y el alto nivel de consanguinidad (*in-*

*breeding*) no otorgan a un núcleo poblacional tan reducido ninguna garantía de mantenerse por muchas generaciones. Según los mismos cálculos, para sobrevivir a largo plazo una población tiene que estar integrada por al menos 500 individuos (regla del 50-500).<sup>[218]</sup>

Es importante subrayar que no todas las áreas del mundo tienen valores comparables de biodiversidad. Existen sobre la Tierra unas zonas en donde se halla una riqueza de especies animales y vegetales realmente descomunal.<sup>[151]</sup> Muchas de ellas están actualmente amenazadas por la intervención del hombre y merecerían una protección adecuada y eficaz. Algunas de esas áreas de riesgo se incluyen en el mapa de la figura 5.15. Queremos resaltar que, dada la velocidad con que siguen destruyéndose muchos ambientes de importancia biológica trascendente, el riesgo no es teórico (véase, por ejemplo, el ritmo de reducción de la selva no amazónica en Ecuador durante los últimos 50 años: fig. 5.16).

Afortunadamente, hoy en día la percepción del peligro que representan la extinción de las especies y la disminución de la biodiversidad que ésta involucra, es mucho más marcada que en el pasado.<sup>[299]</sup> Sin embargo, el incremento de la población humana, poderosos intereses económicos transnacionales y la falta de perspectiva de muchos políticos y

**5.15** En este mapa se muestran algunas de las áreas más importantes por su riqueza en especies. Muchas de ellas están amenazadas por el impacto antrópico (de E.O. Wilson).



**5.16** Reducción de la extensión del bosque no amazónico en Ecuador durante las últimas décadas (según E.O. Wilson).

administradores, siguen deteniendo la realización, en el plano global, de acciones realmente efectivas de protección y manejo ecológico correcto del paisaje y de la propia biodiversidad. Hay que resaltar, por otra parte, el esfuerzo que algunos países están haciendo en este sentido, inclusive al máximo nivel institucional. Por ejemplo, en México a partir de 1992 funciona la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (Conabio), las premisas de cuya creación fueron, entre otras, "Que la biodiversidad constituye un patrimonio de un gran valor económico, estético y cultural para México, y que su conservación es condición fundamental para la permanencia de la vida misma sobre la Tierra, de lo que depende nuestra propia sobrevivencia como especie".<sup>2</sup>

<sup>2</sup> Diario Oficial de la Federación, 16 de marzo de 1992. Citado en J. Sarukhán y R. Dirzo (coords.), *México ante los retos de la biodiversidad*, Conabio, México, 1992.

La biodiversidad de los ambientes tropicales, y sobre todo de la selva húmeda y de los arrecifes de coral, es realmente asombrosa: baste con pensar que de un solo árbol en una selva del trópico americano, después de una fumigación con insecticidas, cayeron 43 especies tan sólo de hormigas, o sea un número que corresponde prácticamente al total de la fauna británica del mismo grupo. Por otra parte, el número de especies de peces que colonizan la cuenca amazónica rebasa el de la fauna de todo el Océano Atlántico. Sin embargo, no hay que pasar por alto que el número de especies, sin ninguna referencia al tamaño de los individuos, es muy poco informativo en relación con la biodiversidad: 10 especies de mamíferos no tienen el mismo significado ambiental que 10 especies de protozoarios. En todo análisis comparativo de la biodiversidad debe tomarse en cuenta la homogeneidad sistemática, o de tamaño de los individuos. Esto se debe al hecho de que el mundo de los seres vivos tiene dimensiones fractales (véase cap. 2). Piénsese, por ejemplo, en una cucaracha (2 cm) que recorre la corteza agrietada de un árbol. Entre las fisuras viven coleópteros 10 veces más pequeños (2 mm) que llevan encima unos ácaros foréticos de 0.2 mm de largo. Éstos, a su vez, están infestados por células de hongos (20 µm) y por bacterias (2 µm). Hemos recorrido así cinco órdenes de magnitud y una relación lineal de 1:10 000. Sin embargo, tratándose de organismos que se mueven en un espacio esencialmente bidimensional, su espacio doméstico (*home range*) debe calcularse en términos de áreas. Resulta entonces que la relación entre lo que es superficie útil para una cucaracha y lo que es para un microbio es de uno a 100 millones. Por consiguiente, a fin de ser rigurosos, sería muy arriesgado afirmar que aquel pedazo de tronco, o el bosque del que forma parte, son el "mismo ambiente" tanto en la perspectiva de la cucaracha como en la de la bacteria.<sup>[581]</sup>

De todas formas, parece claro que la biodiversidad depende esencialmente de tres factores: energía, estabilidad y área (en la literatura anglosajona: teoría ESA, por sus siglas en inglés). Por **energía** entendemos, antes que nada, la cantidad de luz que las plantas explotan. Ésta depende de la tasa de evaporación-transpiración, que a su vez está relacionada con la cantidad de luz y la disponibilidad de agua. La pluvisilva, en donde la biodiversidad es muy elevada, dispone de una gran cantidad de energía radiante y de humedad. Por **estabilidad** se entiende una moderada excursión térmica y una moderada variación en la tasa de humedad, tanto



durante las 24 horas (estabilidad circadiana) como a lo largo del año (estabilidad estacional). La selva húmeda es un ejemplo de ambiente climáticamente estable. Finalmente, por **área** entendemos la relación de proporcionalidad entre superficie considerada y número de especies presentes en ella (véase a este propósito la teoría de la insularidad, sección 5.6).

Si aplicamos la teoría ESA para interpretar la diversidad del más extenso de los ambientes de la Tierra —el ambiente abisal—, podemos justificar el hecho de que las profundidades de los océanos están caracterizadas por un elevado número de especies (no de individuos), o sea, por una elevada biodiversidad: efectivamente, si bien en el ambiente abisal la disponibilidad de energía es escasa (temperatura baja y recursos alimenticios limitados), la estabilidad es muy elevada y la superficie ocupada muy extensa, pues alcanza los 200 millones de kilómetros cuadrados.

Lo que hemos analizado en los últimos párrafos, aunque en forma muy sintética, nos permite vislumbrar los motivos de orden ecológico que hacen que la superficie de la Tierra sea un mosaico más o

menos irregular de áreas en donde la tasa de especiación rebasa la de extinción, y otras en donde la situación es la opuesta. Extendiendo un concepto que hemos aplicado a la organización del área de distribución específica (sección 3.9), podríamos decir que el mundo es un mosaico de áreas de agotamiento (*sink areas*) y áreas de suministro (*source areas*). Lamentablemente, la presión antrópica hoy está determinando que casi todos los hábitats, en buena parte terrestres, se han convertido en áreas de extinción. Al hablar del concepto de rareza hemos incluido al hombre entre las pocas especies del tipo *GHN*, o sea, realmente comunes. Actualmente los seres humanos son 100 veces más numerosos que todos los demás animales terrestres de igual o mayor tamaño que han aparecido sobre la faz de la Tierra. Nuestra especie ha podido multiplicar sus efectivos hasta alcanzar los 6 000 millones de individuos, gracias a su habilidad técnica (empezando por la caza, para llegar a las industrias más sofisticadas), o sea, adoptando modalidades de vida cada vez más artificiales. Actualmente, todo ello contribuye a que la biosfera se haga cada vez menos "natural", con las consecuencias que todos conocemos.<sup>14391</sup>

### 5.4 La dispersión

Como ya hemos subrayado varias veces, el área de distribución de una especie, de un grupo sistemático o de cualquier asociación biótica está sometida en el tiempo a variaciones que afectan su posición geográfica, el desarrollo de sus fronteras y su extensión. A la raíz de tales variaciones coexisten tanto factores *extrínsecos*, de orden geográfico y/o ecológico, como factores *intrínsecos*. Entre estos últimos la dispersión ocupa un lugar de importancia mayor.

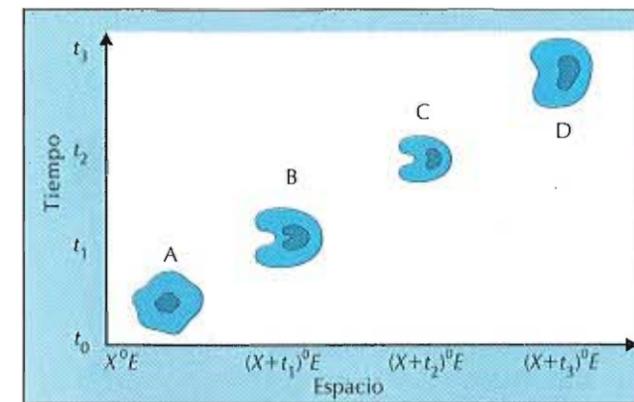
Cualquier debate acerca del fenómeno de la dispersión requiere una aclaración previa: el término *dispersión*, en un contexto biogeográfico, no está desprovisto de cierta ambigüedad, pues no permite matizar entre dos procesos distintos, que en la literatura anglosajona se indican respectivamente con *dispersion* y *dispersal*.

El primero correspondería más bien a difusión, y se refiere a aquel conjunto de mecanismos que, *en ausencia de vínculos*, hacen que una población en crecimiento demográfico tienda a expandirse en el espacio. La difusión, por ende, implica tanto la mezcla entre las distintas poblaciones (y la circulación de la información genética que de ahí procede) como la tendencia del área de distribu-

ción a extender sus fronteras. Es evidente que, a lo largo del tiempo, el fenómeno de la dispersión —en el sentido de difusión— puede incluso causar modificaciones muy relevantes en el tamaño del área de distribución, tanto en su forma como en su posición geográfica, cuando ocurra en forma asimétrica, debido a la diferente variación en el espacio de algún parámetro biótico o abiótico.

Si por ejemplo una especie, al variar la tasa de humedad del medio según un gradiente este-oeste, reacciona con una dispersión asimétrica, y ésta se manifiesta con la ratefacción de las poblaciones en los distritos occidentales del área, se determina un desplazamiento del núcleo de mayor densidad de ocupación del área hacia el este. A su vez, este desplazamiento provocaría un suministro de efectivos numéricamente mayor hacia el este y, de ahí, la deformación del área y su gradual desplazamiento geográfico (fig. 5.17).

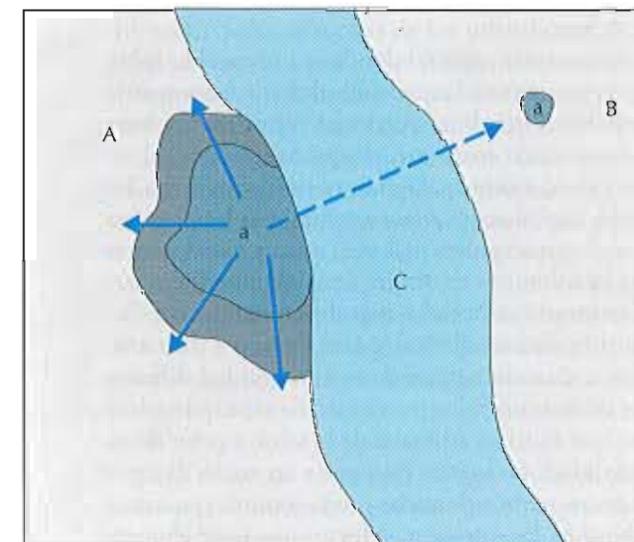
El término *dispersión* tendría que utilizarse sólo en el sentido de *dispersal*, o sea, aplicarse a fenómenos y eventos de dispersión repentinos que afectan sólo una parte del conjunto de poblaciones de la especie y, sobre todo, que impliquen franquear una barrera de alta efectividad



**5.17** El proceso de difusión (*dispersion*) de una especie, si algún factor limitante hace que sea constantemente asimétrico, provoca en el tiempo la "migración" del área de distribución —aquí en dirección noreste—, desde su posición inicial en el tiempo  $t_0$  o la longitud  $(X + t_3)^0E$ .

(fig. 5.18). Se trata, pues, de eventos drásticos y muy aleatorios, y no de la dinámica normal espacial de las especies. El caso del coleóptero *Digitonthophagus gazella* es un ejemplo paradigmático. Esta especie de escarabajo coprófago africano fue introducida a principios de la década de 1970 en Texas y algunos territorios limítrofes, en el marco de un proyecto de control biológico de la acumulación de estiércol bovino en los pastizales y de las

**5.18** Difusión en el territorio A y dispersión al ozor en el territorio B por la especie a; en el segundo caso, la especie a ha franqueado la barrera representada por el río C.



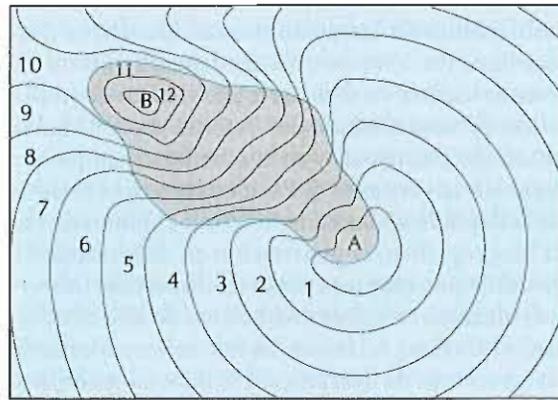
poblaciones de larvas de moscas que ahí se desarrollan. En 1986 el área de distribución de *D. gazella* incluía ya una parte de México central y oriental, hasta el estado de Veracruz, en 1992 había alcanzado Guatemala y en la actualidad comprende también la vertiente al Pacífico de varios estados de la República Mexicana.<sup>(xiv)</sup> Desde el punto de vista biogeográfico, la penetración en América de *D. gazella* representa un evento de dispersión (*dispersal*) aleatoria, a través una barrera de alta efectividad: el Océano Atlántico. La fracción americana de su actual área de distribución se debe en gran parte a la difusión subsiguiente de su población, o sea, a un proceso de *dispersion*.

Otro caso paradigmático es el de la dicotiledónea *Oxalis cernua*. Esta especie, autóctona de Sudáfrica, ha colonizado gran parte de las tierras del Mediterráneo. Según parece, su introducción se debe a una anónima señora inglesa que, en los primeros años del siglo XIX, obsequió algunos ejemplares a un tal Padre Jacinto, botánico maltés. A finales del siglo XVIII, la misma especie se había señalado en Sicilia, en el jardín botánico de Palermo, en donde muy posiblemente había sido introducida voluntariamente. En la actualidad las flores amarillas de *Oxalis cernua* cubren durante la primavera grandes extensiones en los terrenos baldíos de todo el Mediterráneo; su difusión se debe a algunos passeriformes y roedores, que transportan los bulbillos de esta planta.

En lo sucesivo, utilizaremos el término "dispersión" tanto en el sentido de *dispersal* como de difusión, sin embargo, invitamos a nuestros lectores a tomar en cuenta la diferencia entre los dos fenómenos.

### El espacio anisótropo

Las geometrías no tradicionales elaboradas por Lobachevski y Riemann tuvieron amplia repercusión en las matemáticas del siglo XIX, y algo más tarde también en la astronomía. Sin embargo, hasta hace pocos años tanto la geografía como la ecología siguieron utilizando como marco de referencia la geometría euclidiana, en donde el espacio es lineal, absoluto y único para todos los seres. Actualmente, también en los estudios del medio ambiente se adopta un enfoque distinto. Efectivamente, hoy percibimos que incluso el espacio en donde nos movemos todos los días no es homogéneo, ni tampoco isótropo, sino que está "estirado" según ciertas direcciones preferenciales. Por ejemplo, en algunas ciudades de planta reticular, como Turín o Nueva York, tan sólo podemos movernos en dos direc-



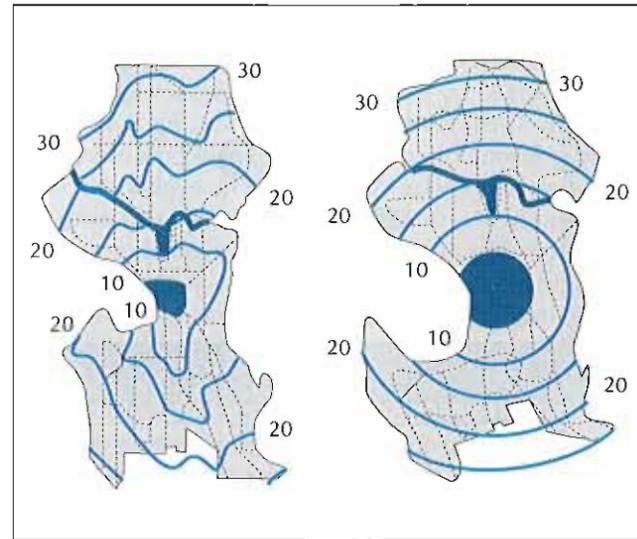
5.19 Isócronos de recorrido, morino y terrestre, desde el punto A al punta B de la misma isla (de R. Abler *et al.*).

ciones ortogonales. Al contrario de lo que ocurre en el espacio euclidiano, el recorrido más corto entre dos puntos de la ciudad casi nunca es un segmento de recta.

Así como ocurre con las calles y los rascacielos, el relieve de las montañas también determina la presencia de “curvaturas” en el espacio recorrible. Ciertamente, el tiempo que toma alcanzar un lugar de montaña siempre resulta más largo que en la llanura, debido a los caminos angostos y tortuosos y al desnivel. Todo obstáculo “aleja” nuestra meta: al fin y al cabo, para un efecto práctico el tiempo cuenta más que el espacio (fig. 5.19). Es frecuente que al viajero que pregunta en la carretera qué tan lejos queda tal lugar, se le conteste en términos de horas y no de kilómetros.

Aplicando esta lógica, algunos geógrafos dibujan mapas deformados en función del tiempo: la distancia entre los puntos no está determinada por el número de kilómetros sino por el tiempo efectivo de recorrido que los separa. Estos mapas, organizados por líneas isócronas (o sea, líneas que unen los puntos que distan un mismo *tiempo* de un centro arbitrario: fig. 5.20), se utilizan con cierto éxito en el planteamiento racional de nuevos asentamientos, como fábricas, hospitales, etc., en un territorio dado.

Los seres vivos no sólo se mueven en un espacio deformado por los factores que acabamos de mencionar. Para el hombre, por ejemplo, los geógrafos hablan de una dimensión social del espacio. Independientemente de otros factores, dos lugares resultan ser más o menos cercanos con respecto a la cantidad de intercambios de materiales, energía e información que se dan entre ellos. Estos inter-



5.20 Fronteras administrativas (líneas punteadas) y tiempos de recorrido isócronos (líneas continuas: los números indican los minutos de recorrido) o partir del centro de Seattle, Estados Unidos. Al regularizar las isócronas se obtiene una distorsión del espacio correspondiente, o sea, se dibujo un espacio relativo en lugar de uno absoluto (de W. Bunge, según R. Abler *et al.*).

cambios terminan creando nexos históricos, económicos, lingüísticos y culturales. Todo ello tiende a deformar nuestra percepción del espacio, ya que a menudo conlleva la sensación de que las entidades, cuyas relaciones son más intensas, están también más cercanas geográficamente. Por ejemplo, es muy frecuente que un habitante de Mérida (Yucatán), por el efecto de las divisiones políticas, crea que su ciudad está más cerca de la ciudad de México (1 030 km) que de Nueva Orleans (990 km).

El contexto espacial donde se mueve el hombre no es, por tanto, el espacio absoluto de la geometría euclidiana; más bien puede ser considerado como la intersección entre éste, el espacio temporal, el social y el económico. Algo muy similar ocurre a los demás organismos vivientes: tanto más homogéneo es un hábitat cuanto más fácil resulta para los seres que lo colonizan recorrerlo en cualquier dirección. Al contrario, es mucho más difícil cruzar una discontinuidad ambiental, pasar de uno a otro ambiente, cuando a pesar de su contigüidad difieren por su sustrato físico o su biota. Se sabe, por ejemplo, que muchos animales de la selva, a pesar de su movilidad, no logran franquear un curso de agua de pocos metros de ancho o una serranía que cruce el bosque. En este caso, el factor que tiene el papel

de mayor importancia es también la anisotropía de los espacios naturales.<sup>[4]</sup>

Un caso especial de dispersión en el espacio, es la transmisión cultural, la que a menudo se ajusta a modelos similares a los que se utilizan para estudiar la difusión de las mutaciones en genética. La dinámica de una innovación (una moda, una tecnología, una ideología) implica con frecuencia que su éxito se desarrolle de acuerdo con una curva sigmoidea. En una primera etapa la novedad se acepta lentamente por unos pocos renovadores (parte izquierda de la curva de Gauss generadora de la sigmoidea), después se difunde rápidamente en la mayoría de la población y, por último, alcanza también a una minoría de retardatarios.<sup>[96]</sup>

### El concepto de barrera

En biogeografía entendemos como barrera cualquier factor que se opone a la difusión (*dispersion*) y, *a fortiori*, a la dispersión (*dispersal*) de una especie, grupo taxonómico o asociación biótica. Para comprender a fondo el significado de las barreras hay que hacer hincapié en el concepto de espacio anisótropo que acabamos de estudiar, y de ahí en el de **ambiente anisótropo\***. Aclaremos con una analogía ya clásica: si en el centro de una hoja plana de papel secante derramamos un poco de tinta mediante un tubito capilar, se formará una mancha perfectamente circular alrededor de la boca del tubito. El tamaño de la mancha depende tan sólo de la cantidad de tinta. Si, por el contrario, el papel ha sido tratado previamente, según líneas casuales, con distintos líquidos de diferente afinidad con el disolvente de nuestra tinta, la dispersión de ésta sufrirá deformaciones con respecto al modelo circular, que dependen de la naturaleza y distribución de las manchas de los otros líquidos. El papel secante sin tratar es un medio *isótropo*; el otro, al contrario, en conjunto es *anisótropo*, y sus partes reaccionan en forma diferente a la difusión de la tinta, actuando según un abanico de posibilidades entre la *vía de expansión preferencial* (las partes no tratadas) y la *barrera infranqueable* (las partes impregnadas por sustancias incompatibles con la tinta). Como caso límite opuesto, podemos imaginar que todo nuestro papel secante esté impregnado de aceite, y que el disolvente de la tinta sea el agua: en este caso no se formará ninguna mancha, pues ambos líquidos son totalmente incompatibles entre sí.

Con respecto a los organismos vivos, el ambiente es un medio fuertemente anisótropo, cuyas distintas fracciones actúan de manera muy distinta

desde el corredor preferencial hasta la barrera infranqueable, de acuerdo con las características biológicas y ecológicas de cada especie.

En biogeografía las barreras pueden considerarse desde por lo menos dos puntos de vista: su naturaleza y su efectividad. En el primer caso, nos referimos al hecho de que una barrera puede estar representada por una discontinuidad física, de tipo climático (temperatura, humedad, ritmo de las estaciones, etc.), o topográfico (istmos, cuerpos hídricos, cordilleras, valles, etc.), o por discontinuidades biológicas (presencia de competidores específicos, falta de elementos tróficos específicos, etcétera).

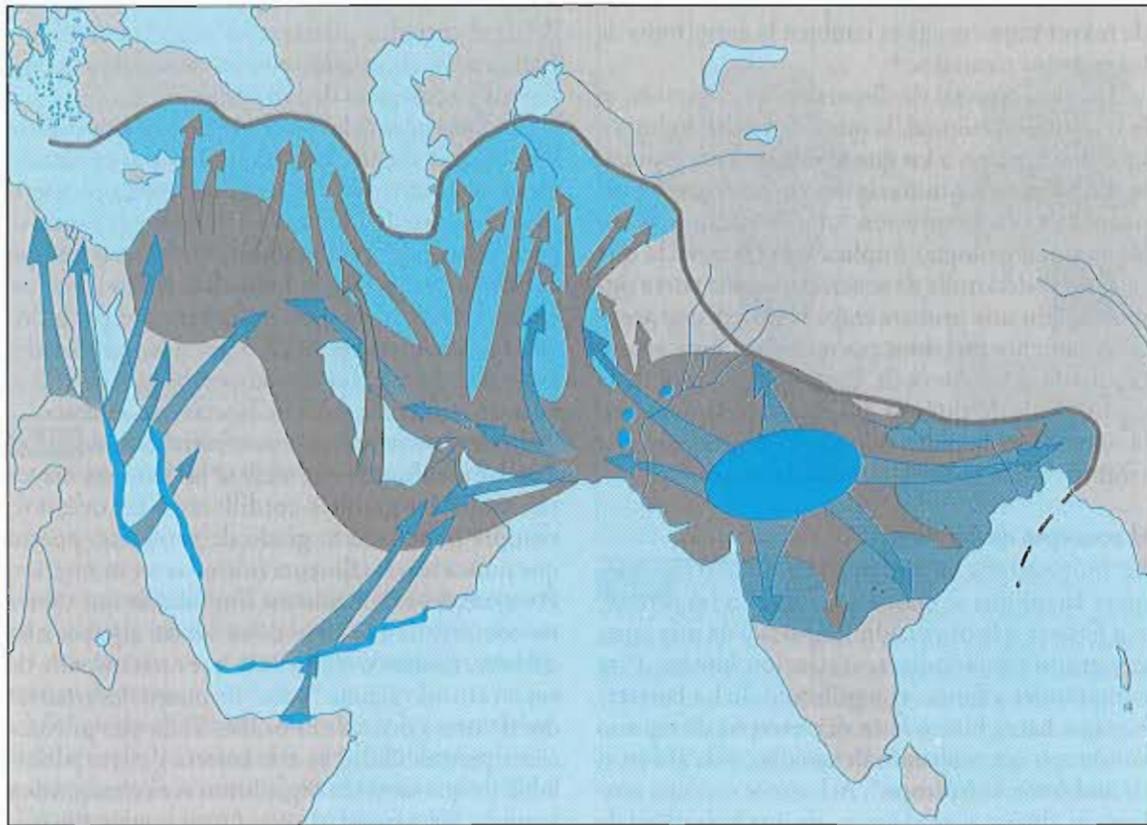
En lo que se refiere a su efectividad, no es redundante subrayar que incluso las barreras mayores, como las grandes cordilleras o los océanos, siempre tienen cierto grado de *porosidad*, puesto que nunca son totalmente isótropas en su interior. Por ejemplo, es sumamente improbable que un río no comprenda a lo largo de su caudal algunas islas o islotes, estables o efímeros, y que no transporte de vez en cuando alguna “balsa” de materiales arrastrados de una a otra de sus orillas. Todo ello provoca cierta permeabilidad en esta barrera y cierta posibilidad de que también organismos terrestres puedan cruzarla. Tal porosidad no es forzosamente simétrica, su efectividad depende —en los dos sentidos— de varios factores, tanto bióticos, como abióticos.

Las franjas de discontinuidad ambiental, especialmente las de gran extensión, pueden también actuar de forma simétrica o asimétrica, como *barreras absorbentes*; dependiendo de la posible porosidad de sus márgenes, y sobre todo de su anisotropía interna, algunos elementos pueden penetrar en su interior; encontrar condiciones favorables y formar poblaciones estables. Un ejemplo clásico, son los oasis y sobre todo los macizos montañosos aislados en el desierto de Sahara (Hoggar, Tibesti), que están poblados por faunas y floras relativamente ricas, de afinidades tanto mediterráneas como afrotropicales.

Finalmente, cabe también resaltar que la efectividad de las barreras no sólo varía en función del espacio y de los diferentes organismos sino que puede cambiar en el tiempo: las fluctuaciones climáticas, inclusive las de menor portada, pueden hacer que especies o biotas enteras, previamente separadas, se encuentren, vuelvan a separarse o incluso se entremezclen totalmente.

### Dispersión y barreras

Hay veces que la dispersión de los seres vivos se efectúa en forma masiva (fig. 5.21). Sin embargo,



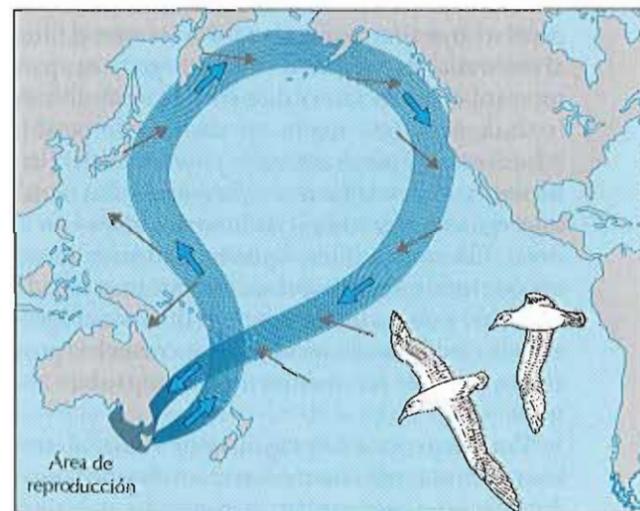
**5.21** Dispersión por irrupción masiva de las langostas del desierto debido al rápido aumento de la población. El impacto de estos insectos sobre la vegetación llega a ser desastroso (de Zherbinovski, según M. Udvardy).

se trata en general de un fenómeno poco interesante, debido también a la presencia de barreras.<sup>[173], [234], [371], [533]</sup>

La anisotropía, que es una propiedad prácticamente general del espacio vital, hace que la dirección de un recorrido de ida y el de la vuelta correspondiente no sean equivalentes. Esto es muy evidente en las rutas de migración de muchos animales. En todos estos fenómenos, la extensión del concepto de barrera está implícita; de hecho, en ciertas direcciones el espacio parece estar cruzado por semibarreras virtuales o, al contrario, por gradientes de penetración más fácil (fig. 5.22). Es casi innecesario subrayar que el concepto de barrera siempre es relativo: un río representa una barrera para los topos, pero es un corredor para los peces. Sin embargo, también en términos generales, la efectividad de los distintos tipos de barreras puede ser muy diferente.

Cruzar las **barreras acuáticas** resulta muy difícil para muchas especies y grupos terrestres. Se ha realizado un estudio experimental utilizando un

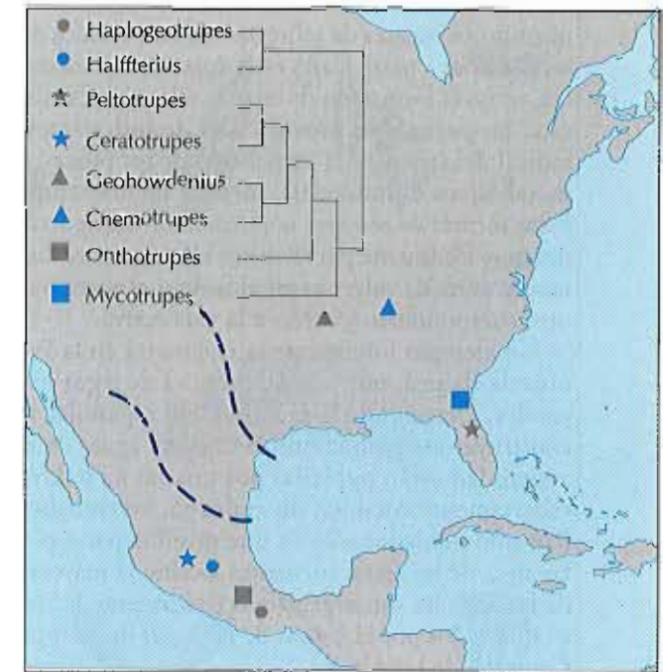
**5.22** Los vientos dominantes (flechas delgadas) favorecen la migración del alcatraz desde el área de reproducción australiana hacia el norte, y sucesivamente hacia el sur (de A.J. Marshall y D.L. Seventy, según F.H. Pough et al.).



caracol terrestre muy común en Europa, *Cepaea nemoralis*. En Holanda, cerca de ambas orillas de un canal de riego de 1.5 m de ancho, se mataron 2420 individuos de esta especie. Al cabo de algunos días se observó que 6 por ciento de estos gasterópodos se había ahogado y estaba depositado en el fondo del canal, mientras 5 por ciento se encontraba en la orilla opuesta a la de procedencia. En este caso, la barrera había actuado como un filtro. En otras palabras, en éste como en muchos otros casos los cursos de agua impiden, o por lo menos detienen, el flujo de individuos y, por tanto, de material genético, información y energía entre ambas zonas que separan.<sup>[584]</sup> Lo mismo ocurre con la especie humana: muchas ciudades, sobre todo entre las históricas, deben su existencia a la presencia de un río; sin embargo, la asimetría de su desarrollo se debe también al propio río: la urbanización de la orilla en donde se encuentra el núcleo más antiguo ocupa una superficie mucho más amplia que la opuesta, como ocurre, por ejemplo, en Roma, Florencia, Sevilla o Londres. El río, a pesar de estar cruzado por puentes, actúa como una barrera de cierta efectividad ante el desarrollo de nuevos asentamientos, pues los “aleja” del centro, por lo menos en sentido funcional.

La reducción del flujo génico entre poblaciones que ocupan ambas orillas de un río puede producir a lo largo del tiempo la acumulación de diferencias genéticas, las que a su vez pueden acarrear una diferenciación de nivel al menos infraespecífico (microevolución). Este fenómeno ha sido estudiado en detalle en algunos pequeños roedores de Estados Unidos. Los grandes ríos, como el Colorado, marcan las fronteras entre muchas subespecies e incluso algunas especies de estos roedores, sin separar, por otra parte, ni familias ni géneros del mismo grupo.<sup>[282]</sup> Otro ejemplo más es el Río Bravo, cuya cuenca separa hoy algunos grupos de coleópteros geotrupidos de nivel género (fig. 5.23), y que muy posiblemente habría actuado en el tiempo como una barrera intermitente.

La importancia biogeográfica de una barrera acuática no procede tan sólo de su extensión, sino que otros factores contribuyen también a su efectividad: entre éstos, la temperatura del agua y la velocidad de la corriente. Por ejemplo, las serpientes —que suelen ser buenas nadadoras— con frecuencia cruzan en el trópico brazos de mar de cierta amplitud; sin embargo, nunca alcanzaron Terranova, a pesar de que esta isla está separada del continente por nada más que unas decenas de kilómetros, debido a la baja temperatura de las aguas.



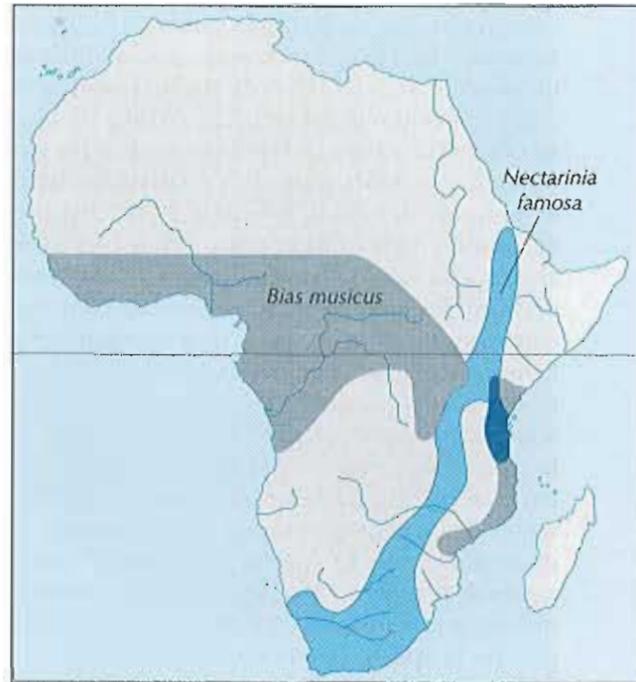
**5.23** La cuenca del Río Bravo separa actualmente algunos grupos de coleópteros geotrupidos, que se consideran de nivel género. Nótese sus relaciones filéticas esquematizadas en el dendrograma (modificado de M. Zunina).

La dispersión a través de las **barreras terrestres** es muy difícil para los grandes organismos acuáticos; sin embargo, su posibilidad aumenta al disminuir su tamaño. Por debajo de cierta masa corporal rige la regla de Beijerinck: “Todo está por doquier, el sustrato es el que selecciona”, que explica por qué los organismos de tamaño inferior al milímetro son, con mucha frecuencia, cosmopolitas, o de todas formas tienen una distribución muy amplia. En efecto, el aire puede contener y transportar, además de un sinnúmero de bacterias y de esporas de hongos (piénsese que un solo carpóforo de un hongo superior puede producir y libetar en el aire varios miles de millones de esporas), hasta más de 200 células aquiescentes de microorganismos acuáticos por metro cúbico, entre las que se encuentran cianobacterias (como *Microcystis* y *Oscillatoria*), algas verdes (*Pleurococcus*, *Scenedesmus*, etc.), diatomeas (por ejemplo, *Navicula*) y protozoarios (entre otros, *Euglena* y *Amoeba*).<sup>[332]</sup> Entre los metazoos acuáticos que el viento puede transportar encontramos tardígrados, nematodos, rotíferos y otros elementos de la microfauna. No es redundante recordar que los estanques y los demás cuerpos hídricos inestables han seleccionado

organismos capaces de sobrevivir en los periodos de seca, gracias a particulares estrategias de aquiescencia, como la formación de esporas o la criptobiosis; ésta, en particular, provoca una deshidratación radical del cuerpo y la suspensión de los procesos metabólicos durante días, meses e incluso años. Estas formas de resistencia pueden ser transportadas muy fácilmente por el viento sobre grandes distancias antes de volver a caer al suelo y, al encontrar otro cuerpo hídrico, volver a la vida activa.

Un ejemplo interesante se encuentra en la Península Ibérica, que está desprovista de lagos naturales. Después de la Guerra Civil española, se construyeron muchos embalses, cuyas aguas en la actualidad están pobladas por una fauna y flora relativamente notables; sin embargo, los embalses han sido poblados sólo en una mínima parte por las algas de las aguas corrientes locales: la mayoría de las especies son organismos típicamente lacustres, llevados por el viento de los lagos de Europa Central y de los Alpes.

Las barreras terrestres actúan en forma muy diferente con respecto a los organismos aeróbicos. Por ejemplo, una cordillera puede representar una barrera insuperable para una especie de llanura y de clima cálido como *Bias musicus* (fig. 5.24); por otra parte, esa misma cordillera permite que otra especie, *Nectarinia famosa*, que prefiere un clima más templado, ocupe un área que se extiende de las llanuras de Sudáfrica hasta el fresco relieve de la franja tropical.



5.24 El área de *Bias musicus*, ave de las llanuras tropicales cálidas, queda separado en dos partes por la estrecha franja longitudinal formada por el relieve de África Oriental. La misma franja representa un corredor para la difusión de *Nectarinia famosa*, otra especie de ave, que requiere un clima más fresco [de C.W. Benson y M.P.S. Irvin, según M. Udvardy].

**Tipos de dispersión**

De lo que acabamos de señalar se desprende que existen diferentes tipos de diásporas, o sea de unidades de dispersión —estadios particularmente adecuados para la difusión de las especies—. Pueden ser diásporas los estados de larva (moluscos, equinodermos), formas de aquiescencia (rotíferos, nematodos), adultos (crustáceos, insectos), esporas (bacterias, hongos), semillas, frutas, e incluso partes más o menos consistentes del propio cuerpo del organismo (gémulas de ciertas esponjas, partes vegetativas de plantas, etc.). Cada tipo de diáspora se dispersa de acuerdo con mecanismos distintos.<sup>[425]</sup>

Uno de los mecanismos de dispersión más importantes para los organismos de tamaño modesto es la **dispersión anemócora**, a la que ya hemos aludido, cuyo vector es el viento.<sup>[533]</sup> Los vientos pueden arrastrar por muchos centenares de kilómetros el llamado aeroplancton, una suspensión de seres vivos más o menos microscópicos. Un estudio pro-

fundo sobre los metazoos transportados por el viento fue llevado a cabo por medio de la aplicación de filtros especiales a los reactores de algunos aviones comerciales que recorrían rutas transoceánicas. El muestreo se realizó a una distancia de la costa nunca menor a los 100 km, y se filtró un total de 25 km<sup>3</sup> de aire. Se recolectaron así 1 075 insectos de 11 órdenes, sobre todo dípteros, himenópteros y homópteros, más muchos ácaros y arañas.<sup>[230]</sup> No es difícil imaginar que este aeroplancton puede llegar hasta las islas más remotas. En las Hawaii, por ejemplo, los análisis filogenéticos dejan suponer que las 10 000 especies endémicas de insectos que las colonizan han evolucionado a partir de unos pocos centenares de ancestros, muchos de los cuales hallaron el archipiélago por vía aérea durante los 15 millones de años que nos separan de la formación de tales islas.

Experimentos realizados en California en época primaveral, utilizando superficies pegajosas que se mantenían a la altura programada por medio de aerostatos, demuestran que entre 0 y 16 m sobre el



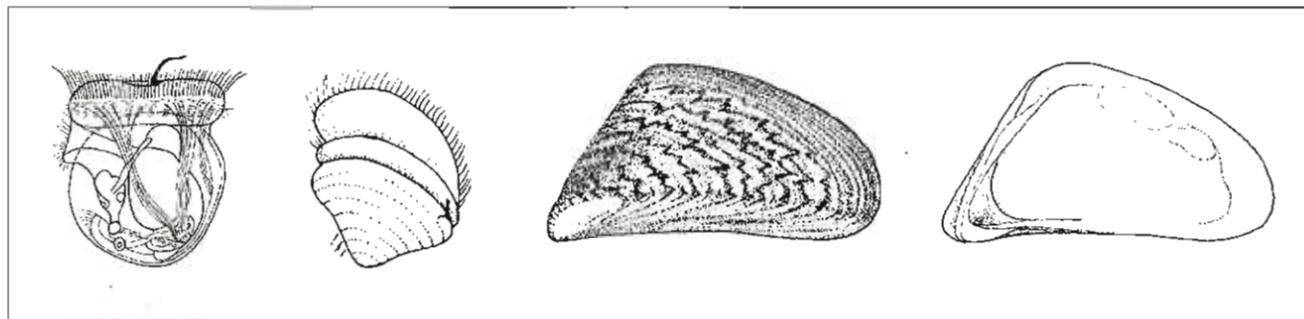
5.25 Modificaciones de los semillas y frutos de varias plantas, relacionadas con la dispersión anemócora (de N. Polunin).

nivel del suelo el aeroplancton transporta más de 80 000 áfidos al día por kilómetro lineal.<sup>[166]</sup> También los individuos recién eclosionados de muchas especies de arañas se dispersan sobre grandes extensiones, dejándose llevar por el viento con la ayuda de un largo hilo de seda que ellas mismas producen (*ballooning*). Algunas especies de macrolepidópteros son, en ocasiones, transportadas por el viento, desde Tasmania a Nueva Zelanda, hasta la isla Macquarie (a la mitad del camino entre Australia y la Antártida), sobtevolando el océano por más de 1 000 kilómetros.<sup>[228]</sup>

En las plantas (fig. 5.25) son muchos los ejemplos de dispersión anemócora: semillas extremadamente menudas, como las de las orquídeas, semillas que el viento saca de unas aberturas especiales de la fruta (género *Papaver*, las amapolas eurasiáticas), semillas o frutas aladas (arce, tilo) o con vilanos o pelos (achicoria amarga, álamo, algodón, palo borracho). También el carrizo de las marismas, *Phragmites australis*, dispersa sus semillas plumosas con la ayuda del viento; sin embargo,

ésta no es la única estrategia de difusión de esta gramínea, cuyos rizomas flotantes pueden ser arrastrados a grandes distancias por los caudales de los ríos. Su poder de dispersión y el hecho de que puede crecer con éxito en cualquier lugar húmedo tanto con agua dulce como salobre hacen que *P. australis* sea una de las plantas vasculares de mayor difusión en el mundo. Finalmente, vale reseñar un tipo de dispersión anemócora muy especial: el de las matas rodantes de los desierto de África (*Eryngium* y *Anastatica*) y de América del Norte (*Salsola*) que el viento puede empujar por kilómetros en las planicies áridas y sin obstáculos.

También los ejemplos de **dispersión hidrócora**, es decir, favorecida por el agua, son especialmente numerosos y variados. Hay plantas que mediante flotación logran invadir nuevos ríos y estanques, como las lentejas de agua del género *Lemna* y el lirio acuático (*Eichornia*). Este último se conoce por los problemas que su multiplicación incontrolada provoca en las regiones cálidas, donde llega a ser un serio obstáculo para la pesca, la navegación e inclu-



5.26 Diferentes etapas del desarrollo del molusco *Dreissena polymorpha* (véase texto): larva planctónica (diámetro: 0.2 mm); último estadio larval; valvas de la

concha del adulto (2.5 cm o más) (de L. Castagnolo, D. Fronchini y F. Giusti).

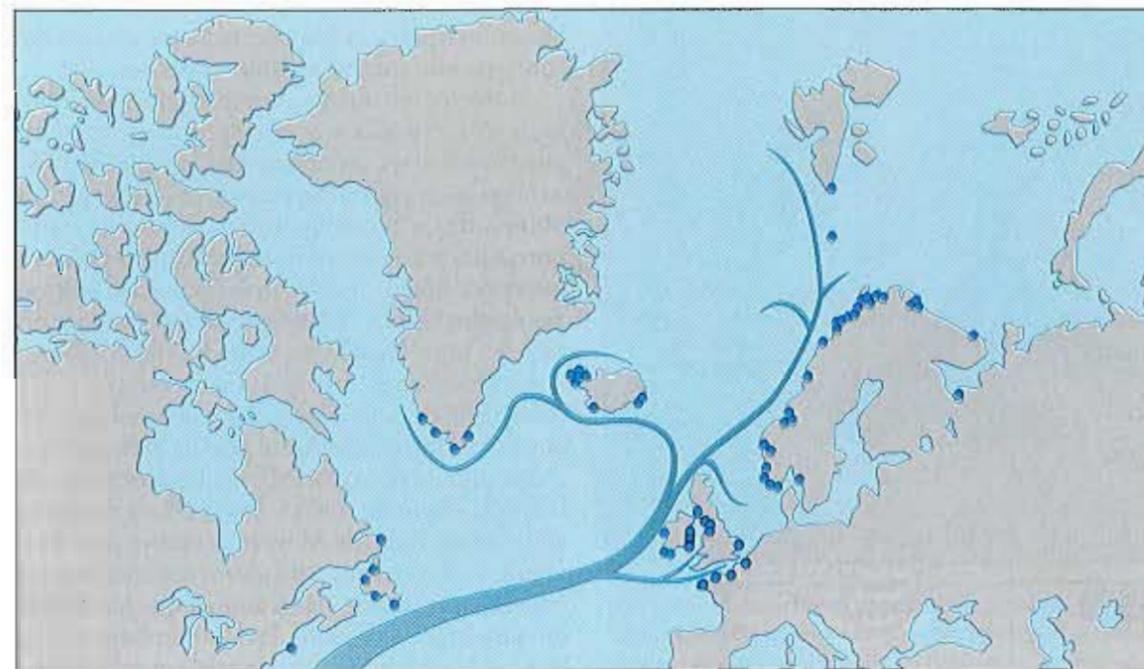
so para el flujo regular de las aguas. Otro ejemplo de rápida difusión hidrócora de una planta es *Elodea canadensis*. Esta monocotiledónea de origen norteamericano vive enteramente sumergida en las aguas dulces. En Europa fue señalada por primera vez en Irlanda, en 1836. A partir de 1859, desde Berlín empezó a invadir las aguas internas del continente, compitiendo exitosamente con otras especies autóctonas; su crecimiento invasor le valió el nombre vulgar de "plaga acuática". Su difusión se detuvo tan sólo debido a la aparición de un nematodo, que destruye sus ápices vegetativos.

Otras especies vegetales se dispersan por hidrocoria en el estado de fruta, en las aguas dulces, como la nuez de agua (*Nelumbo nucifera*), y en las matinas, como los mangles y el cocotero. Es preciso subrayar que, si bien un gran número de especies vegetales produce frutas que pueden sobrevivir y llegar a germinar después de una larga permanencia en el agua del mar, esto no significa forzosamente que logren colonizar nuevas tierras. En la década de 1980 se habían empezado a estudiar sistemáticamente las frutas y semillas que las corrientes marinas traen a la costa caribeña de la Península de Yucatán. Entre ellas, una gran cantidad procedía de plantas de América del Sur, sobre todo Brasil y las Guayanas, y con frecuencia también de África austral. Muchas de ellas llegaban a germinar y a crecer durante uno o dos años; sin embargo, ninguna de ellas se había integrado realmente a la flora de la región.<sup>[381]</sup>

Charles Darwin, en *El origen de las especies*, registra que las catroñas de las aves que flotan en la superficie del mar no siempre son devoradas rápidamente, que entre sus plumas pueden hallarse varias semillas y que éstas pueden germinar al alcanzar la tierra firme. Muchas semillas pueden

hallarse también en la tierra que queda en el amasijo de las raíces de árboles derribados por las tormentas y posteriormente atrastrados por los ríos y las corrientes marinas.

En lo que se refiere a los animales acuáticos, su difusión normal es mediante la hidrocoria, sean ellos planctónicos o bentónicos. Los animales del bentos marino —esponjas, corales, platelmintos, anélidos, moluscos, equinodermos— producen huevos y larvas que las corrientes pueden transportar a grandes distancias, lo que representa una gran ventaja, pues favorece la colonización de nuevos sustratos, incluso muy alejados de la población original y, además, garantiza un eficiente flujo génico interpoblacional. En las aguas dulces, al contrario, los invertebrados bentónicos suelen fijar sus huevos en el fondo; las larvas nunca son planctónicas y, muy a menudo, en las primeras etapas de su desarrollo son formas de vida sedentarias o incluso sésiles. El significado de tal estrategia ha sido interpretado con base en el origen marino de la fauna de invertebrados de las aguas dulces. De hecho, la colonización de las aguas dulces por parte de organismos con larvas pelágicas, sujetas a ser transportadas hacia el mar por el caudal de los ríos, parece ser mucho más difícil. Sin embargo, aunque sean muy pocas, hay excepciones a esta regla: por ejemplo, la pequeña medusa de agua dulce *Craspedacusta sowerbyi*, que, a pesar de ser de agua dulce, ha conservado la etapa planctónica (*veliger*) de su desarrollo larvario; *Dreissena polymorpha*, un bivalvo de más de 3 cm de largo, forma parte de un grupo que se originó en las aguas salobres de la Paratethys, y que hoy está adaptado al agua dulce (fig. 5.26). Según datos paleontológicos llegó a colonizar todas las aguas internas de Europa, de donde fue literalmente barrido por la última glaciación, sobrevi-



5.27 Dispersión hidrócora transoceánica del coleóptero estafilínido áptero *Micralymma marinum*, posiblemente

debida al transporte pasivo por la Corriente del Golfo (de C.H. Lindroth, según M. Udvardy).

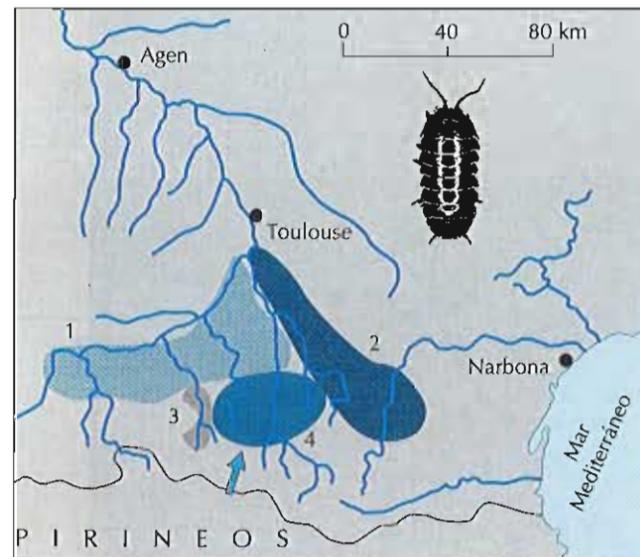
viendo tan sólo en la cuenca aralo-cáspica. La recolonización de las aguas europeas es muy reciente. En 1754 la especie fue registrada en el río Volga y en el Mar Negro; acarreada por los cascos de los barcos, en 1824 había llegado a Londres y el mismo año colonizaba la desembocadura del Rin. Subsecuentemente, se encontró en casi todas las cuencas de los grandes ríos de Europa Central y Oriental. En 1969, esta especie franqueó la barrera de los Alpes por dispersión antropócora: algunos adultos, adheridos al casco de los botes de unos turistas alemanes, sobrevivieron al viaje por tierra y dieron inicio a la colonización del Lago de Garda, en el norte de Italia.<sup>[11]</sup> Ocho años después, *D. polymorpha* llegaba al río Po, y en 1990 estaba presente en los lagos Como, Iseo y en muchos otros cuerpos hídricos de Italia continental. En 1960, se registró en algunos estanques del norte de África, y en 1985, con el agua de lastre de los buques tanque, cruzó el Atlántico, estableciéndose en el lago St. Clair y posteriormente en los Grandes Lagos de América del Norte.

La difusión de este molusco es de gran interés en biogeografía dinámica, pues permite analizar el fenómeno de la dispersión desde varios puntos de vista. Asimismo, tiene una relevancia económica; de hecho los adultos resultan perjudiciales para va-

rias actividades humanas al colonizar las tuberías hasta obstruirlas, cubriendo y erosionando las herramientas de pesca, las instalaciones de los puertos y los cascos de las embarcaciones; además, su presencia y crecimiento incontrolado está alterando la estructura biótica de los fondos rocosos.<sup>[290], [375]</sup>

En cuanto a los animales terrestres, se conocen varios casos bien documentados de dispersión hidrócora, por medio de "balsas" naturales de algas, troncos y otros materiales vegetales que terminan en el mar como consecuencia de tormentas o de huracanes tropicales. Un pequeño coleóptero que vive en los montones de algas muertas en las playas de América del Norte (fig. 5.27) puede ser arrastrado con las propias algas a través del Océano Atlántico, posiblemente por la Corriente del Golfo, y alcanzar las costas de Groenlandia, Islandia y Europa. Un buen ejemplo de transporte hidrócoro a lo largo de un río es el del isópodo terrestre que se esquematiza en la figura 5.28.

La **dispersión por foresis** es el transporte involuntario de pequeños organismos por parte de animales. Algunos autores prefieren el término **zoocoria**, y hablan de dispersión epizoócica cuando el "pasajero" se encuentra en la superficie del organismo vector, y endozoócica si se halla en el aparato digestivo. El tema fue desarrollado por



**5.28** Dispersión hidrócoro por vía fluvial de una de las cuatro subespecies del isópodo terrestre *Phymataniscus tuberculatus* de su área de distribución primaria —indicada por la flecha— hacia una zona río abajo, la llanura de Agen (sur de Francia) (de A. Vondel, según M. Udvardy).

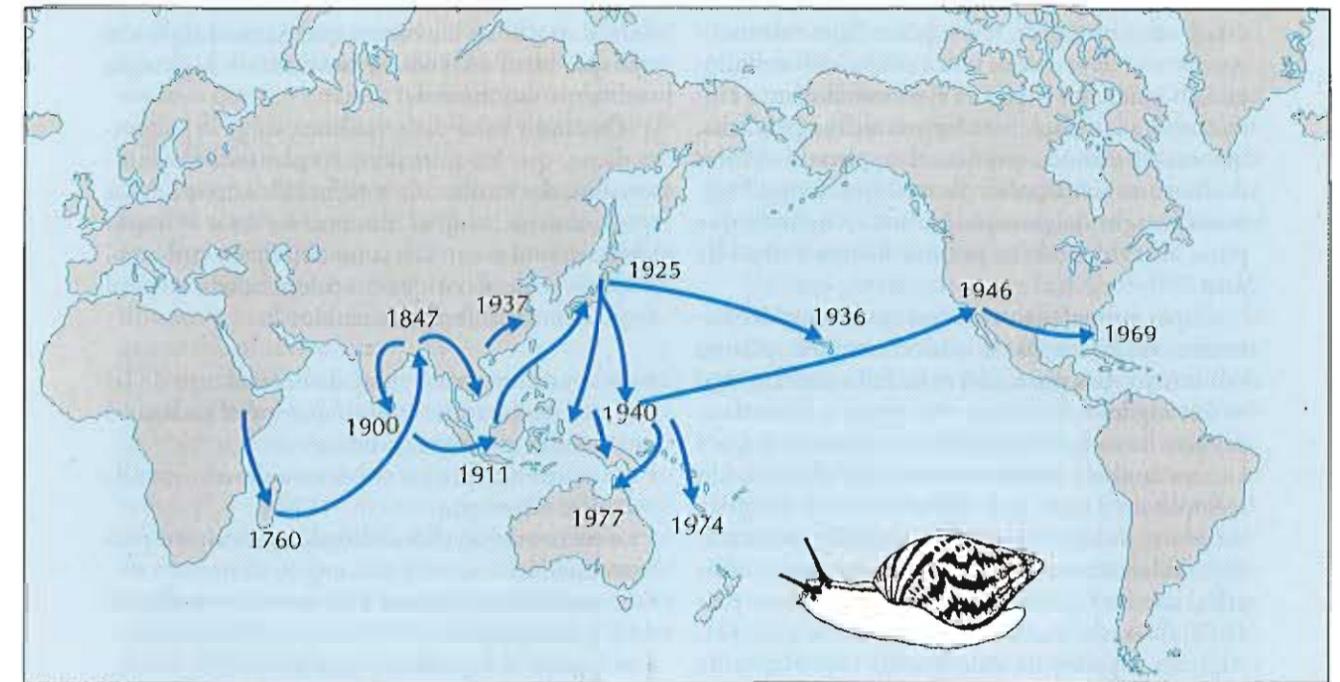
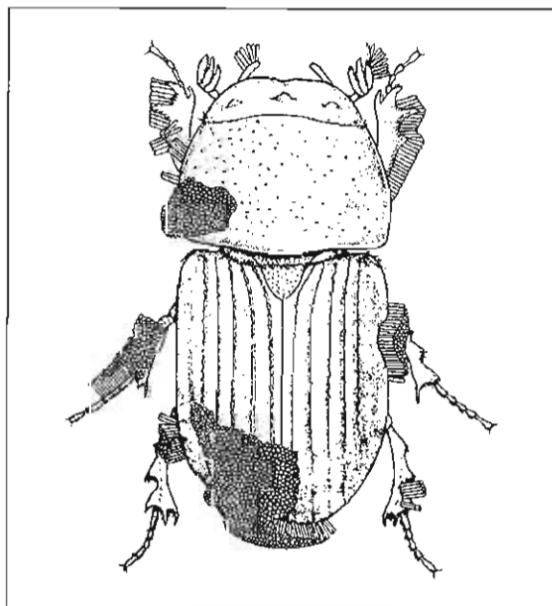
las semillas que estos animales ingieren, vuelve a encontrarse aún intacto y viable en sus heces.<sup>[398]</sup>

Protozoarios, rotíferos, nematodos, anélidos, moluscos, crustáceos y otros pequeños animales pueden adherirse como huevos, larvas e inclusive adultos —en general aquiescentes— a las patas y plumas de las aves migratorias, dejándose transportar por miles de kilómetros. Coleópteros, hemípteros, dípteros y otros insectos pueden acarrear nematodos libres o fitoparásitos, ácaros, pseudoescorpiones y otros organismos menudos (fig. 5.29).

Muchas plantas vasculares tienen semillas o frutas erizadas de espinas curvadas u otras estructuras, que les permiten adherirse al pelo de los mamíferos y a las plumas de las aves. Los tallos articulados de la cholla (*Opuntia cholla*), una cactácea frecuente en las zonas áridas de México, se desprenden de la planta al clavarse los verdaderos atpones que los cubren en la piel de algún animal que los acarrea durante largos recorridos. Para su dispersión, otras plantas dependen en gran parte del comportamiento de recolocación del alimento por varias aves y mamíferos. Finalmente, cabe recordar que las semillas de algunos vegetales (muy conocido es el caso

Darwin en los capítulos XI y XII de *El origen de las especies*. No es inútil recordar que en una nota a tales capítulos, el propio Darwin escribe que el Sr. Weale le envió por correo un pequeño paquete con “bolitas secas de excremento [de langostas de Natal], de las cuales separé diferentes semillas, y obruve de ellas siete gramíneas pertenecientes a dos especies de dos géneros distintos”. Por esta observación, Darwin respalda la creencia de los campesinos sudafricanos de que los enjambres de langostas introducen en las praderas las semillas de especies nocivas. Poco más adelante agrega que: “el profesor Newton me envió la pata de una perdiz roja (*Caccabis rufa*) con una bola de tierra dura adherida, que pesaba 192 gm. La tierra fue conservada durante tres años, pero cuando fue rota y colocada bajo una campana de cristal salieron de ella nada menos que 82 plantas: 12 monocotiledóneas, entre las cuales la avena común, más al menos un tipo de gramínea, y 70 dicotiledóneas que, a juzgar por las hojas, comprendían al menos tres especies distintas”. Tras la última glaciación (hace unos 10000 años) muchas plantas herbáceas sufrieron súbitamente un proceso de dispersión tan veloz que sólo puede explicarse mediante el transporte (en el intestino) por los grandes mamíferos. Usualmente cerca de una tercera parte de

**5.29** Dispersión zoócoro. Un coleóptero del estiércol (*Aphodius fimetarius*) que llevo miles de quistes compactados de larvas del nematodo bacteriófago *Caorctadera caorctata* (longitud del adulto: 1.4 mm). Este nematodo coloniza su hábitat preferido, el estiércol maduro, gracias a su transporte por coleópteros caprátiles (de M.J. Triffit y J.N. Oldham).



**5.30** Dispersión antropócara. *Achatina fulica* es un gasterópodo terrestre autóctono de África oriental. Ha sido transportado por el hombre, sea voluntaria o involunta-

riamente, o la mayoría de las regiones cálidas (de A. Brinkman, según M. Udvardy, con modificaciones).

del muérdago, planta europea parásita de varios árboles) no logran germinar sino después de haber pasado por el intestino de las aves.

La **dispersión antropócara** es un caso especial de la zocoria, en la que el hombre es el organismo vector. Dedicaremos solamente unos pocos renglones a este tema, que se tratará con más detalle en el capítulo 6.

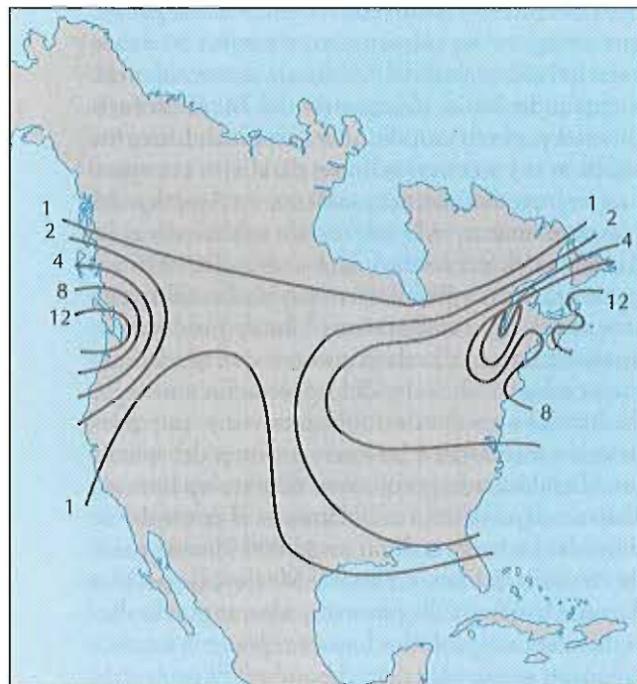
El caracol gigante *Achatina fulica* es un gasterópodo terrestre que puede alcanzar los 18 cm de largo y un peso de 340 gm. Natural de África Oriental, es un alimento muy apreciado por ciertas poblaciones y, por ende, ha sido introducido intencionalmente en otros países de clima cálido (fig. 5.30). Lamentablemente, es un animal perjudicial para varios cultivos, por lo que los campesinos tratan de controlarlo, aunque con escaso éxito.<sup>[533]</sup> Otro ejemplo de dispersión antropócara voluntaria se refiere a moluscos de menor tamaño. A pesar de que los caracoles terrestres no son un alimento muy común en América del Norte, tan sólo en 1961 en los barcos se decomisaron 253 piezas de equipaje que contenían moluscos vivos —un total de 23 especies— que los pasajeros trataban de introducir en Estados Unidos.<sup>[533]</sup>

Otro caso de dispersión antropócara de relevancia económica es el de la abeja doméstica (*Apis mellifera*). Esta especie, que según parece es originaria de Egipto o de las regiones al sureste de ese país, durante el Pleistoceno formó 24 subespecies, que integran actualmente tres grupos bastante caracterizados: uno del Mediterráneo occidental, incluyendo Italia, el segundo del Mediterráneo oriental y, el tercero, de África tropical. Entre los siglos XVII y XIX varias líneas de abejas europeas fueron introducidas exitosamente en América del Norte, mientras todo intento de aclimatación en América del Sur resultó un fracaso. En 1956 un genetista llevó a Brasil 47 reinas de la subespecie africana *A. m. scutellata* con el fin de producir un linaje híbrido con la abeja europea que se adaptara mejor a las condiciones del trópico. Sin embargo, los híbridos resultaron muy agresivos y muy propensos a reaccionar a las intervenciones del apicultor, abandonando la colmena. Esta nueva línea de abejas escapó desafortunadamente al control y se difundió en la naturaleza, invadiendo buena parte de América del Sur, Central y México, llegando a Estados Unidos. Compete exitosamente con la abeja doméstica, y en varios lugares representa un riesgo por su agresividad para el hombre. El control de

ésta y otras invasoras, real o potencialmente dañinas, hoy se lleva a cabo con varias técnicas biológicas. Condición previa es el reconocimiento cuidadoso de las diferentes formas infraespecíficas, que muy a menudo requiere el empleo de técnicas moleculares sofisticadas, como el Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP), método que pone en evidencia los polimorfismos a nivel de ADN.<sup>[506]</sup>

Otros animales son transportados accidentalmente con las cargas de madera, semillas, plantas exóticas y varios materiales más. Estos elementos, si es que logran sobrevivir y reproducirse, colonizan primero las zonas alrededor de los puertos y después a veces también áreas más extensas y alejadas. Un ejemplo muy claro es la distribución en América del Norte de algunas especies de coleópteros carábidos, claramente introducidos desde los puertos atlánticos de Quebec, Boston y Nueva York, y en el Pacífico, de Vancouver y Seattle (fig. 5.31). Algunas especies de coleópteros coprófagos de origen africano llegaron a colonizar las Antillas y parte de Estados Unidos, a partir de los puertos

**5.31** Dispersión antropócara. "Europeización" de la fauna de coleópteros de América del Norte: señalamos el número de especies de carábidos de introducción accidental en Estados Unidos (de C.H. Lindroth, según M. Udvardy).



donde atracaban los barcos que hasta el siglo XIX transportaban esclavos en condiciones higiénicas realmente inhumanas.<sup>[606]</sup>

De estas y otras observaciones, surge la pregunta de por qué los animales y las plantas no colonizan áreas de distribución mucho más extensas de las que realmente ocupan. En muchos casos es imposible responder con cierta precisión; sin embargo, podemos considerar que un colonizador potencial está destinado a fracasar cuando:

- no es una hembra fecundada o, en el caso de las plantas, no es un individuo que logra arraigar o una semilla que logra germinar;
- es un animal que no encuentra un recurso alimenticio adecuado;
- no encuentra un clima favorable para vivir o para reproducirse;
- encuentra depredadores a los que no está adaptado o preadaptado;
- encuentra competidores más eficientes;
- produce una descendencia que forma una población demasiado pequeña como para garantizar su duración más allá de unas pocas generaciones;
- es una especie estratega K desde el punto de vista reproductivo: con ritmos biológicos lentos y bien adaptada al medio ambiente estable en el que ha evolucionado, y no estratega r, oportunista, con tasa de reproducción alta y ritmos rápidos.

**Probabilidad de la dispersión**

Supongamos que una barrera acuática tenga  $M$  metros de ancho, y sea  $p$  la probabilidad de que una especie terrestre dada la cruce. En un punto en donde el ancho de la barrera es doble, o sea,  $2M$ , la eventualidad de su paso disminuye de acuerdo con la regla de la probabilidad compuesta, o sea,  $p_2 = p^2$ . Generalizando, para una barrera cuyo ancho  $N$  es  $nM$  metros, la probabilidad será  $p_n = p^n$ , donde  $n = N/M$ , y resolviendo:

$$p_n = p^{N/M}$$

Esta fórmula permite calcular la probabilidad de que la especie en cuestión pueda salvar una barrera de  $N$  metros de ancho.

Por ejemplo, supongamos que hay dos tierras separadas por un brazo de mar de 10 km, y que para una especie dada y durante cierto periodo sólo un individuo entre 100 logre franquear la barrera. La pregunta es: ¿cuál es la probabilidad de cruce en los lugares donde la barrera es de 30 kilómetros?

Aplicando la fórmula resulta que  $P_{10} = 0.01$ , así que  $P_{30} = 0.0130/10 = 0.000001$ . En el caso hipotético al que nos estamos refiriendo, al triplicarse al ancho de la barrera la probabilidad de salvarla resulta 10000 veces menor.

La probabilidad de dispersión a través de una barrera acuática depende también de otros factores. Si por ejemplo nos referimos a los océanos, la probabilidad resulta también de  $P = P_d P_s$ , en donde  $P_d$  es el coeficiente de deriva y  $P_s$  el coeficiente de sobrevivencia.

De una serie de experimentos que se realizaron a ambos lados del Atlántico, abandonando miles de objetos flotantes, resulta que tan sólo 0.19 por ciento de ellos arribó a la orilla opuesta. Por lo tanto,  $P_d = 0.0019$ . Si como regla general admitimos que la probabilidad de sobrevivencia esté en relación de proporción inversa con el número de los huevos o larvas o propágulos, para los animales con sexos separados, tendremos que:  $P_s = 2/N$ , en donde  $N$  es el número de huevos o larvas por hembra (admitiendo que la relación entre machos y hembras en la población sea 1:1). Tendremos así que  $P = 0.0019 \cdot 2/N$ .

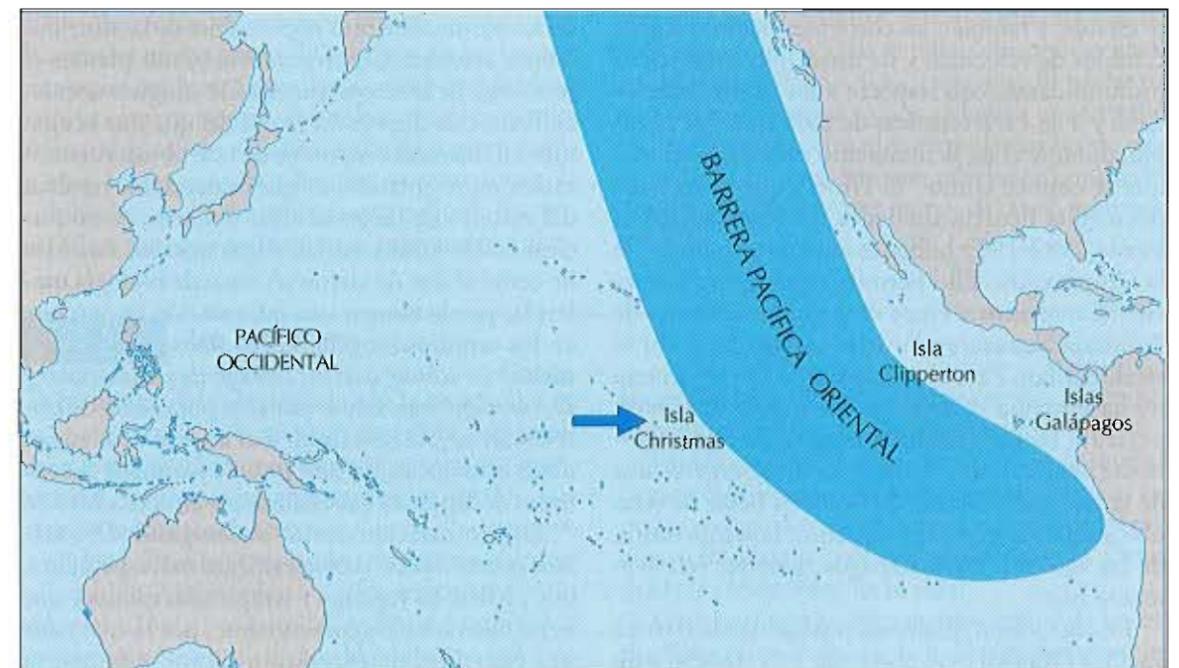
Todo ello significa que si, por ejemplo, un gasterópodo marino de la costa atlántica del continente americano produce cinco millones de huevos,

tendremos  $P = 7.6 \cdot 10^{-10}$ , o sea cerca de una probabilidad sobre 1000 millones de que, siempre y cuando sobreviva el tiempo suficiente, la larva alcance la orilla europea del Atlántico. Siendo así, de los huevos producidos por una población de 1000 gasterópodos de tal especie, en promedio  $P \cdot 1000 N/2$  individuos, o sea aproximadamente dos, serán capaces de cruzar el océano.<sup>[393]</sup>

Un caso paradigmático es la dispersión a través de las grandes extensiones del Pacífico. Aquí es la propia distancia real, y no tanto algún otro factor, geográfico o climático, la que actúa de barrera. Nos referimos, en particular, a la llamada Barrera Pacífica Oriental (fig. 5.32), una amplísima zona desprovista de islas, que se extiende de norte a sur a lo largo de las costas americanas entre Canadá y Perú. Esta barrera detiene la migración de la fauna termófila de los fondos bajos americanos en sentido Este-Oeste. De hecho, la otra orilla del océano, la Provincia Marina del Pacífico Occidental (de Nueva Guinea a las Filipinas), está ocupada por otra biota diferente. Por ejemplo, de las 500 especies de corales de arrecife de esta provincia, solamente 4 por ciento se encuentra también cerca de las costas pacíficas americanas. Y tan sólo 2 por ciento de las 240 especies de equinodermos del Pacífico Occidental vive también al otro lado del océano.

**5.32** Barrera Pacífica Oriental. Esta gran franja oceánica desprovista de islas representa por sí una barrera

eficaz para muchas especies marinas bentónicas de aguas poco profundas (de R.W. Grigg y R. Hey).



La efectividad de la Barrera Pacífica Oriental ya resulta evidente incluso si consideramos que el éxito de una dispersión depende esencialmente de tres factores: distancia, velocidad de la corriente y duración de vida de las larvas planctónicas. Establecida esta premisa, supongamos que una larva empiece un viaje hacia las costas americanas, partiendo de uno de los puestos avanzados más orientales de la Polinesia: la isla de Christmas, o Kirimati, muy cercana del Ecuador. Si la larva sigue la corriente del Noreste, antes de la costa mexicana, hallará la isla Clipperton, tras un recorrido de 5 400 km. Siendo su velocidad media de 1.5 km/h, tardará 155 días en llegar. Si, por el contrario, es arrastrada por la corriente que se dirige rumbo al este, las primeras tierras que encontrará antes de América del Sur son las islas Galápagos, después de haber recorrido unos 7 300 km; puesto que esta corriente tiene una velocidad de cerca de 5 km/h, su navegación durará sólo 60 días. En este punto hay que recordar que un plazo de 60 días excede el tiempo de vida de casi todas las larvas de los organismos que ahora nos ocupan. Por lo tanto, para la dispersión de las especies de fondos bajos, la Barrera Pacífica Oriental es un obstáculo prácticamente absoluto. A juzgar por los hallazgos paleontológicos, esta situación es estable desde los comienzos del Cenozoico. Únicamente durante el Mesozoico, un régimen diferente de las corrientes y la presencia de **microplacas\*** habrían reducido la efectividad de esa barrera.

Sin embargo, en la naturaleza nada es realmente estable, y también las corrientes marinas sufren cambios de velocidad y de dirección, a diferentes profundidades, con respecto a los ritmos estacionales y a las características de cada año. Por ejemplo, durante el calentamiento periódico del mar que se conoce como "El Niño", que hasta hace poco solía ocurrir alrededor de Navidad, en el bienio 1982-1983 hubo un aumento anómalo de la temperatura. Ello permitió que algunas especies de moluscos y cinco de peces procedentes de Polinesia alcanzaran las islas Galápagos y ahí se establecieron. Para el archipiélago, ese fenómeno no ha sido una ventaja, pues la subida de la temperatura ha provocado la muerte de una imponente cantidad de corales y de otros organismos de la fauna de arrecife; de hecho, a pesar de estar ubicadas muy cerca del Ecuador, la temperatura de las aguas de las Galápagos suele ser relativamente baja.

En conclusión, podemos resaltar que la Barrera Pacífica Oriental es el obstáculo más efectivo para

la fauna costera, pero aun así algunos organismos a veces logran cruzarla.<sup>[231]</sup>

En lo que se refiere a las plantas, hagamos hincapié en el caso de las Galápagos. Estas islas surgieron del mar hace unos tres millones de años, y en la actualidad están pobladas por una flora que procede casi totalmente de América del Sur. Se calcula que las 559 especies que integran tal flora habrían llegado acarreadas por aves (40 por ciento), hombre (32 por ciento), viento (21 por ciento) y corrientes marinas (6 por ciento). A su vez, las especies de plantas introducidas por las aves procederían en un 64 por ciento de semillas defecadas (por ejemplo, las ciperáceas), por 15 por ciento del barro pegado a las patas (*Azolla*), 12 por ciento de semillas pegajosas, como las de algunas asteráceas, y finalmente 8 por ciento derivaría de semillas provistas de garfios o estructuras similares, como ocurre en otras asteráceas. El número de las especies invasoras, que habrían colonizado exitosamente las Galápagos<sup>[42]</sup> a partir del continente sudamericano, a unos 800 km de distancia, puede parecer excesivo; sin embargo, corresponde a un promedio de un colonizador por aproximadamente cada 8 000 años. El ritmo de colonización de islas todavía más apartadas de los continentes es obviamente más lento: las Hawaii, por ejemplo, fueron colonizadas por una planta vascular cada 25 000 años en promedio.<sup>[426]</sup>

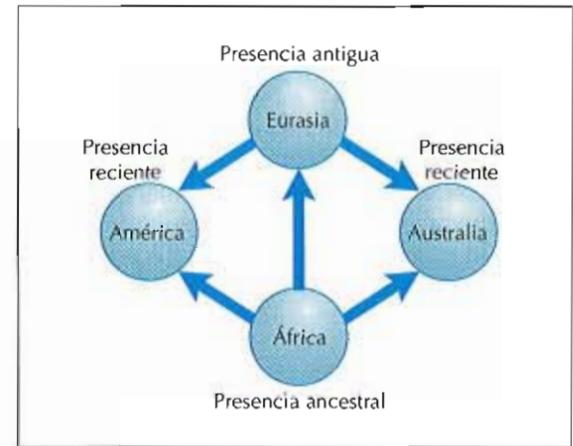
**Reconstrucción de las dispersiones**

Una de las tareas de la biogeografía es dar cuenta de los acontecimientos responsables de las distribuciones actuales. Con frecuencia se nos plantea el problema de la reconstrucción de antiguos acontecimientos de dispersión (tema del que nos ocupamos en diferentes capítulos de este libro). A continuación presentaremos algunos datos que resultan del estudio de las secuencias del ADN, tanto nuclear como mitocondrial, y que nos dan una idea de cómo el uso de ciertas técnicas de biología molecular puede otorgar una información importante en los estudios biogeográficos. Dos **especies gemelas\*** (= *sibling species*), *Drosophila melanogaster* y *D. simulans*, han sido estudiadas por medio de esas técnicas y, gracias también al aporte de algunos datos ecológicos, ha sido posible formular el conjunto de hipótesis que resumimos en el cuadro 5.5.

En comparación con *D. melanogaster*, *D. simulans* es una especie ecológicamente más especialista, que prefiere las regiones y temporadas cálidas y que es menos variable genéticamente, por lo que tiene una capacidad de adaptación menor. Además, su

**Cuadro 5.5 ALGUNAS CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DE DOS ESPECIES GEMELAS DE DROSOPHILA**

	<i>Drosophila melanogaster</i>	<i>Drosophila simulans</i>
Origen	África occidental	África oriental
Distribución	Cosmopolita	Países templados cálidos
Actividad	Inicio estación cálida	Estación cálida avanzada
Variabilidad genética	Elevada	Baja
Dispersión	Antiguo	Reciente



**5.33** *Drosophila melanogaster*, pequeño díptero de África Occidental, colonizó primeramente Eurasia y después el continente americano y Australia.

presencia fuera de su zona de origen, el este africano, es más reciente. Finalmente, ambas proceden de un solo ancestro, que sufrió un evento de especiación alopátrica (África Oriental vs. África Occidental) unos dos a tres millones de años atrás. En lo que se refiere a *D. melanogaster*, ha sido propuesto también un esquema de sus desplazamientos geográficos a partir de su origen (fig. 5.33).<sup>[500]</sup>

Otro ejemplo interesante de cómo algunos datos biológicos y ecológicos pueden interpretarse en el marco de un problema de dispersión en biogeografía atañe a ciertos ostrácodos de agua dulce. Estos pequeños crustáceos forman poblaciones bisexuales en sus zonas de origen y en los lagos y estanques estables. Sin embargo, cuando colonizan hábitats intermitentes, como los arrozales, o muy fríos o demasiado alejados entre sí, ocurren complejos fenómenos fisiológicos que provocan la inhibición de las hormonas masculinas. Se desarrollan así unas poblaciones integradas única-

mente por hembras partenogénicas. Por ejemplo, en los arrozales del norte de Italia viven alrededor de 53 especies de ostrácodos, entre las cuales 14 son exóticas, pues proceden de África, América del Sur, Asia Oriental, India y Australia. A diferencia de lo que ocurre en sus respectivos países de origen, en Italia forman poblaciones exclusivamente partenogénicas. Al contrario de lo que pasa con las autóctonas, nunca se han hallado fósiles de estas especies en los sedimentos que remontan más allá del Holoceno, o sea, más antiguos de 10 000 años, lo que significa que han sido importadas por el hombre, quizá como estadios de resistencia, junto con las semillas o las propias plantas de arroz, cáñamo, lino, trigo, etc. El hecho de que tales ostrácodos nunca se hayan encontrado en los territorios situados entre las zonas de origen e Italia se considera una prueba en contra del posible transporte por parte de aves migratorias.<sup>[350]</sup>

**5.5 Las extinciones**

Ya hemos aludido al hecho de que la presencia, o la ausencia de una especie en un área dada, está totalmente determinada por cuatro parámetros: especiación, inmigración, emigración, extinción. Los dos primeros son factores positivos, los últimos, negativos. Para la especiación, remitimos al lector al capítulo 2 de este libro y a los textos corrientes de evolución y genética. Al tema inmigración y emigración hemos dedicado algunos apartados en

las secciones en que se trata la dispersión. Examinemos aquí el fenómeno de la extinción.

Para la especie, la *extinción* es lo que la muerte es para el individuo: un hecho ineluctable. Las especies extinguidas representan quizá más de 99 por ciento de las que han aparecido sobre la Tierra desde los comienzos de la vida.

Gran parte de lo que sabemos acerca de las extinciones procede de la paleontología: por ejemplo,



Los fósiles atestiguan en una dimensión histórica más de 250 000 extinciones, 95 por ciento marinas; los documentos relativos a los organismos terrestres son relativamente escasos, debido a las condiciones del medio ambiente que no favorecen la fosilización. Entre los organismos marinos, cuya estructura permite que queden huellas fósiles, la extinción está documentada para 78 por ciento de los géneros y 72 por ciento de las familias (en la medida en que tales categorías taxonómicas tienen sentido en este contexto).

**Renovación (Turnover)**

Se calcula que la vida de una especie, en promedio, tiene una duración de entre uno y pocos millones de años. En el género *Homo*, por ejemplo (aceptando los datos y, sobre todo, el enfoque taxonómico de los paleoantropólogos), la especie *H. habilis* tuvo una duración aproximada de 700 000 años, y *H. ergaster*, de 1.4 millones. Nuestra especie, *H. sapiens*, tendría ya casi 200 000 años de edad. Es muy posible que no estemos demasiado lejos de la realidad, suponiendo que en términos medios cada año nace una especie nueva y otra se extingue. Ya hemos dicho, y lo veremos con mayor detalle más adelante, que la condición de equilibrio, o sea el estado del sistema vida en que hay un balance entre el número de extinciones y el de especiaciones, en realidad estuvo limitado a ciertas épocas del Paleozoico, y que gran parte de la historia de la Tierra está caracterizada por etapas de incremento en el número de especies y por otras de grandes extinciones.

**Extinción con sustitución**

En condiciones de equilibrio, o de casi equilibrio, las especies que se reemplazan a lo largo de una sucesión temporal son normalmente vicariantes ecológicos (no especies hermanas, ni menos vicariantes biogeográficos: véase cap. 8). Los vicariantes ecológicos, que no tienen forzosamente que estar relacionados entre sí desde el punto de vista filogenético, se parecen en cuanto al nicho ecológico que ocupan, y muy a menudo su morfología es convergente. Para utilizar una metáfora literaria podemos afirmar que, en el escenario de la vida, los actores cambian continuamente, sin embargo, los personajes —o los papeles por desempeñar— son eternos.

Hay varios ejemplos de lo que acabamos de señalar. Después de los cambios que marcaron la última parte del Mesozoico, los mamíferos empezaron a tener el papel que había correspondido a

los dinosaurios. Los grandes mamíferos, que durante el Cenozoico habían caracterizado la fauna de América del Sur, no resistieron la invasión de la fauna norteamericana y están reemplazados hoy por especies de abuelo norteamericano.<sup>[334], [515]</sup> En tiempos mucho más cercanos, en Australia, era muy común un marsupial depredador, del tamaño de un coyote, el lobo marsupial o demonio de Tasmania; hoy su nicho ecológico está ocupado por un perro salvaje de introducción antrópica, el dingo. En Madagascar, la colonización por el hombre europeo ha llevado a la extinción o a la drástica reducción de muchas especies endémicas de herbívoros: lemúridos, aves, tortugas; su papel ecológico lo desempeñan hoy animales importados, como cerdos y cabras, que están reemplazando a los elementos autóctonos.

**Extinción sin reemplazo**

Es obvio que no siempre la extinción de una especie implica su sustitución. Entre los artrópodos marinos, los trilobites del Paleozoico se extinguieron y no se ha encontrado algún grupo que pueda considerarse que lo ha reemplazado. Un caso similar es el de los amonites del Mesozoico.

Según algunas corrientes del pensamiento taxonómico, cabría hablar también de *seudoextinción* para indicar aquella etapa del proceso anagenético en la que los representantes de una línea filética son tan diferentes de sus ancestros como para que se les pueda considerar una especie distinta. Según algunos paleoantropólogos, por ejemplo, el *H. ergaster* se habría extinguido, pero solamente en el sentido de que se habría transformado en una nueva especie: *H. sapiens*. No es necesario recordar que ni los taxónomos de escuela cladista, como tampoco muchos otros de otras corrientes de pensamiento, aceptan este tipo de especiación, y de ahí el fenómeno de la pseudoextinción.

En términos generales, e independientemente de las modalidades con que se realice la extinción, podemos afirmar que a lo largo del tiempo la evolución de la biosfera está caracterizada por la sustitución de las especies. Este fenómeno de renovación se indica corrientemente con el término inglés *turnover*, y es función de la tasa de extinción y de la de especiación. Si indicamos con *d* la duración (en millones de años) de un periodo determinado, con *O<sub>i</sub>* el número de eventos de especiación que ocurren en el taxón *i*, con *E<sub>i</sub>* el número de extinciones en el taxón *i* durante el tiempo *d*, la tasa (en inglés *rate*, de donde el subíndice *r*) de especiación resultará de la fórmula:  $O_r = O_i/d$ , y la de extin-

ción, de:  $E_r = E_i/d$ . La tasa de renovación resulta de  $T = (O_r + E_r)/2$ .

En el Cámbrico, por ejemplo, la tasa de extinción de las familias de animales marinos (por lo menos de los que dejan fósiles) es  $E_r = 4.6$ , o sea, en promedio se extinguieron 4.6 familias por cada millón de años.

En la actualidad se calcula que la tasa de extinción  $E_r$ , es de 2.0. No sabemos si este valor, que por otra parte es relativamente bajo,<sup>3</sup> se debe a un buen nivel de adaptación de las familias existentes, o quizás a ciertas diferencias en la atribución de los niveles taxonómicos a los taxones actuales, con respecto a los fósiles. Una actitud más prudente es la de evaluar la tasa de extinción solamente en el marco de cada clado.<sup>[274], [558]</sup>

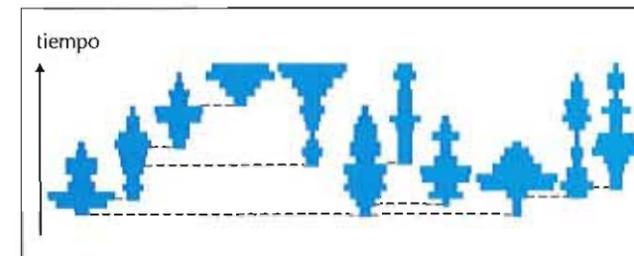
En este tipo de problemas hay que poner mucho cuidado en no equivocarse entre las verdaderas extinciones y las extinciones locales. Supongamos, por ejemplo, que encontramos cierto fósil en un estrato A, sin que la misma especie vuelva a aparecer en el estrato superior, B, de la misma columna estratigráfica. No es siempre cierto que ello indique la extinción de tal especie: es posible que vuelva a encontrarse en un estrato C más reciente todavía ("efecto Lázaro"), o que en otro yacimiento aparezca o permanezca en estratos más recientes. En conclusión, una extinción local no indica forzosamente la verdadera desaparición del elemento implicado.

**Tipos de extinción**

Con respecto al espacio, las extinciones pueden distinguirse en locales y planetarias (totales). Con respecto al tiempo, se habla de extinciones normales (las que corresponden al ritmo fisiológico de renovación de la biosfera), masivas (cuando involucran muchos grupos al mismo tiempo) y, finalmente, catastróficas (extinciones masivas que ocurren en un periodo limitado; sin embargo, el poder de resolución de los análisis paleontológicos no permite evaluar si una extinción de las que calificamos de catastróficas ocurrió durante 100 000 años, o abarcó solamente un siglo).

Raup realizó una simulación de las extinciones en la computadora, y supuso líneas filéticas que de

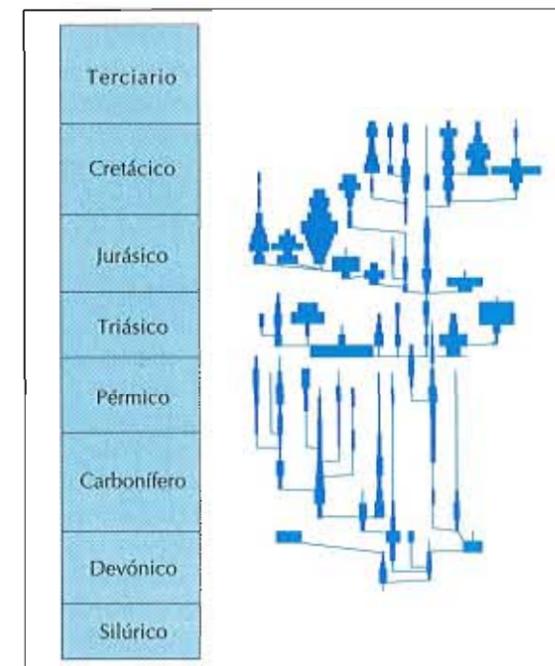
<sup>3</sup> El incremento actual de la tasa de extinción, que sí es muy notable, concierne a los organismos terrestres más que a los marinos, y mucho más al nivel especie que los taxones superiores. Por otra parte, es redundante subrayar que la extinción de una familia, por estar integrada generalmente por varios géneros y especies, es menos probable que la de las especies.<sup>[443]</sup>



**5.34** Los 11 líneas filéticas de la figura han sido producidas por computadora; simulan una serie de especiaciones y extinciones aleatorias. La anchura es proporcional al número de especies (de D.M. Raup et al.).

vez en vez tuvieran la misma probabilidad de permanecer invariadas, de dividirse en dos, o de extinguirse. Uno de los resultados obtenidos es el conjunto de 11 clados con desarrollo enteramente casual que aparece en la figura 5.34. Compárese esta imagen con la reconstrucción del desarrollo filogenético de las 41 superfamilias de amonites de la figura 5.35; la semejanza con las simulaciones en la computadora es impresionante, y sugiere que

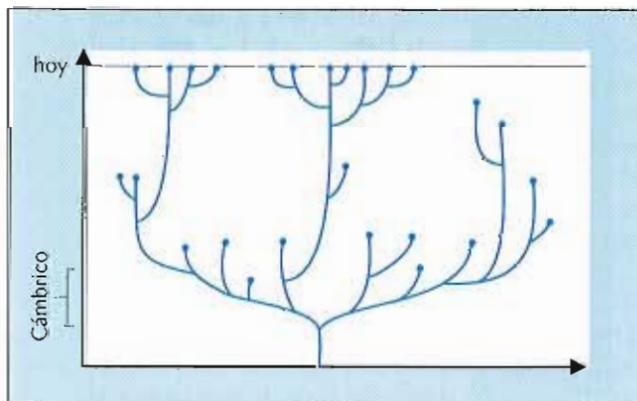
**5.35** Reconstrucción de las ramas filéticas de los amonites. Nótese las grandes extinciones de final de Pérmico, final de Triásico y Cretácico, pero también la aparición y desaparición —aparentemente casuales— de otras líneas evolutivas (de N.D. Newell).



también en la naturaleza la aparición y desaparición de las especies y taxones superiores podrían estar sometidas a fluctuaciones casuales.

En cuanto al cambio en el número de los taxones, las opiniones son distintas. Hay quien sostiene que su número, al estar determinado por factores casuales, se mantiene más o menos estable a través de las épocas geológicas (Raup). Al contrario, otros investigadores, como Gould, consideran que los taxones de nivel alto, phyla y clases, han sufrido una diferenciación explosiva en la etapa inicial (Cámbrico: fig. 5.36), y que en las épocas subsecuentes han sido diezmos al azar hasta alcanzar la relativa pobreza actual (no confundamos el número de los grandes grupos, como los phyla y las clases, que representan otros tantos planes de organización morfofuncional diferentes con el de los taxones de nivel más bajo, que representan en realidad meras variaciones sobre un mismo tema). El irreplicable florecimiento de formas del Cámbrico habría sido posible gracias a la falta de los vínculos genéticos y estructurales, que hoy limitan el campo de diferenciación de los seres vivos. Otra causa podría ser el espacio ecológico relativamente vacío de la biosfera primordial: la falta de muchos vínculos ambientales habría permitido la explosión de unas potencialidades estructurales que hoy no podrían realizarse.<sup>[224]</sup> Una hipótesis más reciente, fundamentada en el análisis comparativo de los llamados "relojes moleculares" (proteínas y ADN), y de las paleoconcentraciones del oxígeno en el medio ambiente (deducidas del estudio de los isótopos del azufre), propone un escenario bien diferente.

**5.36** El número de las especies actuales es mayor que en el Cámbrico, pero en aquella época había una diversidad mayor de formas anatómicas (de S.J. Gould).



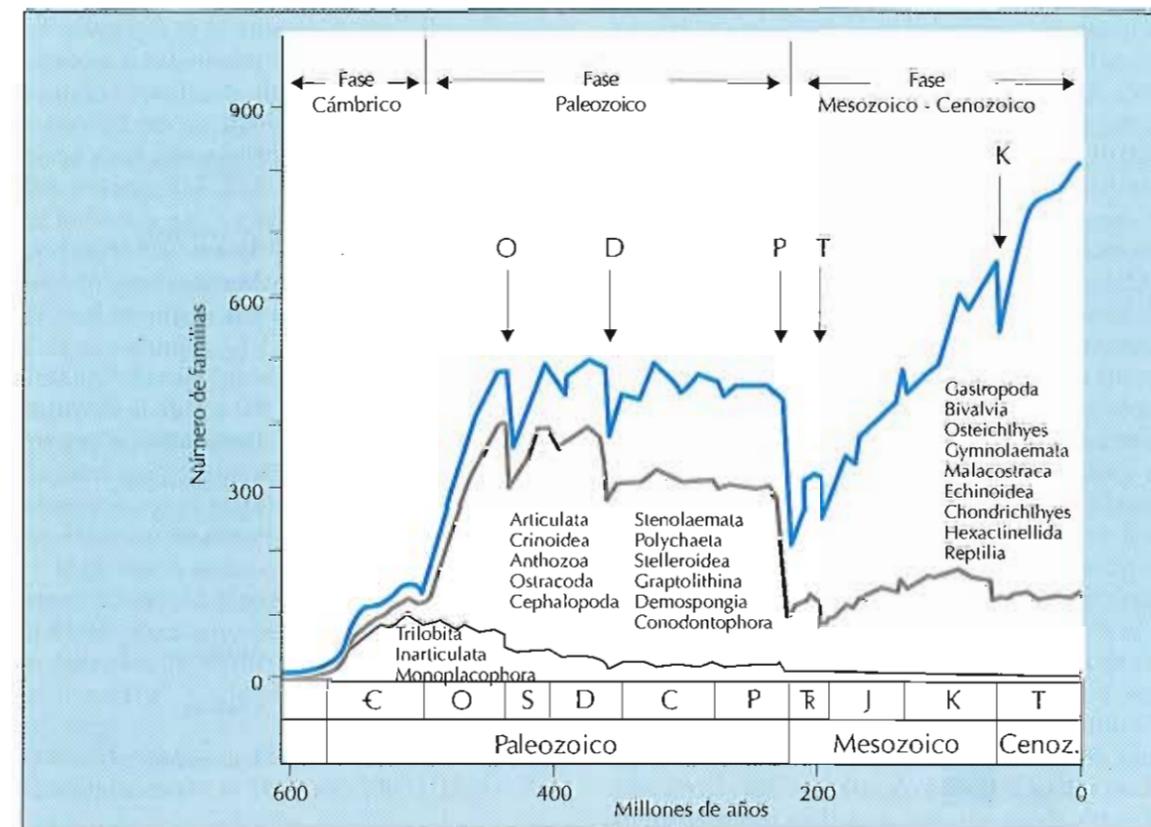
Los distintos phyla de los metazoarios habrían aparecido entre 700 y 1 500 años atrás, y durante cientos de millones de años habrían permanecido en una etapa caracterizada por un aspecto similar al de las larvas planctónicas (que no dejan huellas en el registro fósil). Sólo cuando la concentración del oxígeno rebasó cierto umbral, los metazoarios pudieron alcanzar un tamaño mayor y elaborar estructuras esqueléticas, cáscaras consistentes o conchas. El inicio del Cámbrico (550 millones de años) no correspondería, por lo tanto, al origen de los metazoarios, sino al inicio de su posibilidad de dejar fósiles.<sup>[89], [110], [170], [198], [591]</sup>

Muchos autores consideran que durante casi todo el Fanerozoico hubo una tendencia al aumento regular del número de los taxones de todos los niveles, y que este aumento únicamente se interrumpe en ocasión de las grandes extinciones masivas (fig. 5.37).<sup>[481]</sup> Según algunos, estas extinciones mostrarían incluso cierta regularidad en sus ritmos, por lo menos en los últimos 250 millones de años. Habría una periodicidad de 26 o 30 millones de años, de acuerdo con diferentes autores, la cual se debería a causas astronómicas como la variación periódica tanta de la inclinación del eje terrestre como del recorrido, a veces más elíptico, a veces menos, de nuestro planeta alrededor del Sol.

**Las extinciones masivas**

A lo largo de la historia de la vida han ocurrido cinco grandes extinciones masivas (figs. 5.37 y 5.38). La mayor de ellas marcó el fin del Pérmico y condujo a la desaparición de 96 por ciento de las especies marinas. Otras cuatro extinciones que ocurrieron a finales del Ordovícico, el Devónico, el Triásico y el Cretácico hicieron que desaparecieran entre 50 y 75 por ciento de las especies marinas.<sup>[46]</sup> Alrededor de 20 etapas menores de extinción se distribuyen a todo lo largo del Fanerozoico.<sup>[480]</sup>

La gran **extinción de final del Pérmico**, 250 millones de años atrás, provocó la desaparición de muchas formas de vida.<sup>[443]</sup> Entre los vertebrados, acabó con el predominio de los anfibios labirintodóntidos y de los reptiles anápsidos —cuyos únicos representantes actuales son las tortugas— abriendo un espacio ecológico que permitió el desarrollo de algunos grupos más modernos de reptiles, los sinápsidos y algo más tarde, los dinosaurios y otros grupos de diápsidos. Entre los insectos, ocho de los 27 órdenes que integraban la entomofauna del Pérmico, entre ellos los grandes paleodictiópteros, fueron borrados de la faz de la Tierra.<sup>[303]</sup> La extinción de final del Pérmico también afectó



**5.37** Al comienzo del Fanerozoico ocurrió una "explosión" evolutiva de formas anatómicas marinas, o la que siguió una etapa de "plateau" durante el Silúrico y el Pérmico. Después de la gran extinción de finales del Pérmico se dio un incremento más a menos regular de la diversidad. Flechas verticales = extinciones masivas (de J.J. Sepkoski, abreviaciones como en la figura 5.11).

profundamente el bentos marino; de hecho, al comienzo del Mesozoico se desarrolló la fauna intersticial, las comunidades de moluscos bivalvos y otros grupos de animales cavadores que colonizaron el espesor del fondo marino.<sup>[288]</sup>

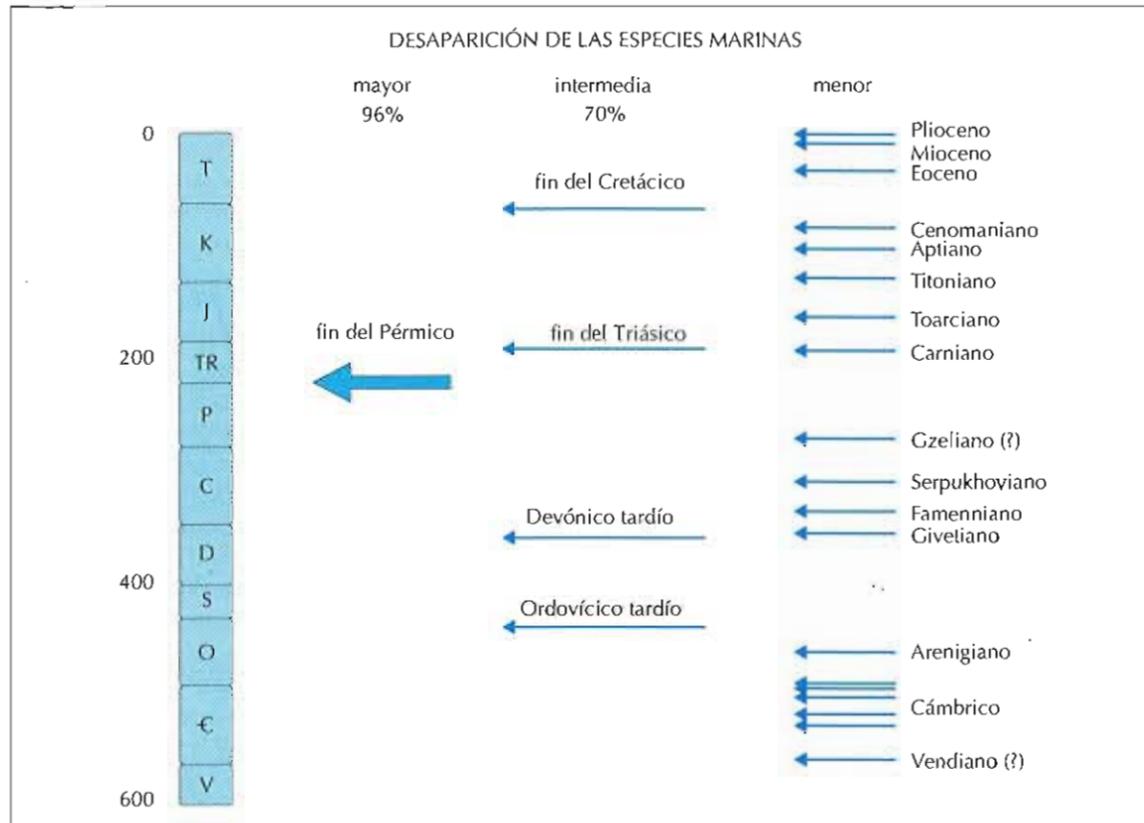
No se sabe mucho sobre las causas que provocaron el más imponente fenómeno de extinción de la historia de la vida. Hemos mencionado ya que, según algunos autores, la formación de Pangea II habría creado un bloque de tierras caracterizado por un clima fuertemente continental, cuya rigidez y relativa aridez habrían determinado la extinción de muchas especies, sobre todo en los trópicos. Además, la unión de las placas continentales habría presentado también una imponente regresión de los océanos, cuyo nivel habría bajado unos 200 m, eliminando así los mares epicontinentales y los ambientes de estuario. La desaparición de las cuencas de haja profundidad ocasionó la pérdida de los ecosistemas acuáticos más ricos y

productivos, provocando un grave estado de desequilibrio en toda la biosfera.

Otros autores, al contrario, resaltan el hecho de que a finales del Pérmico ocurrió una gran efusión de material basáltico en las actuales China y Siberia: la actividad volcánica habría provocado la emisión a la atmósfera de grandes cantidades de polvos y sulfatos. En consecuencia, habría ocurrido una disminución de la temperatura y la caída de lluvias ácidas.

La mayoría de los autores están de acuerdo en no imputar la gran extinción de final del Pérmico al impacto de algún meteorito, al faltar en los estratos que marcan el límite entre Pérmico y Triásico las características concentraciones de iridio que acompañan tales fenómenos. Sin embargo, no podemos descartar la hipótesis del impacto de un meteorito de hielo.<sup>[182], [183]</sup>

Otro acontecimiento de gran importancia, y bastante conocido, es la **extinción de finales del**



5.38 Extinciones del Fanerozoico: una de enormes proporciones, cuatro relativamente importantes y cerca de 20 extinciones menores [de J.J. Sepkoski, abreviaciones como en la figura 5.11].

**Cretácico** hace 65 millones de años, alrededor del llamado límite *K/T* (*Kreide/Tertiär*). Al causar la desaparición de los dinosaurios, y de muchos animales más, creó las condiciones para el desarrollo subsiguiente de los mamíferos, así que una gran parte de la fauna actual, incluyendo al propio hombre, no existiría sin esta extinción masiva.<sup>[13], [1188]</sup>

Al menos unas 20 hipótesis distintas han sido enunciadas para explicar las extinciones *K/T*. Según las hipótesis de la continuidad, las extinciones masivas dependerían de los mismos factores que regulan normalmente la biodiversidad y que, en algunas oportunidades, provocarían efectos mayúsculos en el ámbito planetario. La crisis biológica del Cretácico en particular, se debería al fraccionamiento de Pangea II y a la retracción de los mares epicontinentales —cuya superficie se redujo de 60 a 20 millones de kilómetros cuadrados en tan sólo 10 millones de años—. Todo ello habría incrementado la inestabilidad del medio ambiente hasta alcanzar un nivel catastrófico a escala mundial.<sup>[14], [139], [243], [420], [536]</sup>

Otro tipo de hipótesis es la que implica acontecimientos excepcionales, como la teoría del impacto cósmico que propusieron Álvarez y colaboradores.<sup>[7]</sup> Estos geólogos, partiendo de las observaciones de I. Premoli Silva, hallaron unas concentraciones de iridio entre 20 y 160 veces mayores de lo normal en rocas de 65 millones de años de edad, por primera vez cerca de Gubbio (Italia) y después en Dinamarca, Nueva Zelanda y muchas otras localidades. El iridio es un metal muy raro en las rocas terrestres pero, al contrario, es abundante en los asteroides: el estrato de costra terrestre rico en iridio atestiguaría un antiguo impacto de un cuerpo celeste. Si admitimos que se haya tratado de un meteorito único, su masa se calcula de acuerdo con la fórmula  $M = sAf$ , en donde  $M$  es el peso en gramos,  $s$  es la concentración media de iridio en el estrato *K/T* ( $8 \cdot 10^{-9}$  g/cm<sup>2</sup>),  $A$  es el área de la superficie terrestre ( $510 \cdot 10^6$  km<sup>2</sup>) y  $f$  es el contenido de iridio de los meteoritos ( $0.5 \cdot 10^{-6}$ ). Sin embargo, el resultado ( $8 \cdot 10^6$ ) no toma en cuenta que no todo el meteorito se transforma

en polvo que se levanta en la atmósfera, distribuyéndose así alrededor de la Tierra. Se calcula que cuando la explosión del Krakatoa, en 1883, solamente 22 por ciento del material eructado se dispersó en el aire y quedó suspendido en el atmósfera durante dos años. Análogamente, la cantidad de iridio a la que nos referimos tendría que dividirse entre 0.22; obtendríamos así  $3.6 \cdot 10^{-17}$  g. Suponiendo que la densidad del meteorito correspondiera al promedio que conocemos, o sea que fuera 2.2, su volumen ( $M/2.2$ ) debió ser de cerca de 160 km<sup>3</sup>, lo cual corresponde a una esfera con diámetro de al menos 6.8 km. De éstos y otros cálculos que no señalamos, Álvarez y colaboradores dedujeron que el asteroide que hace 65 millones de años se incrustó en la superficie de la Tierra tenía un diámetro de entre 6 y 14 kilómetros.

Hay, más o menos, 700 asteroides, cuyo diámetro rebasa el kilómetro, que cruzan la órbita de la Tierra. Puesto que el número de los meteoritos potenciales de diámetro  $>d$  corresponde más o menos a  $1/d^2$ , tendremos que:

$$\begin{aligned} (\text{asteroides con } \varnothing > 1 \text{ km} &= 700 (1/1^2) = 700 \\ (\text{asteroides con } \varnothing > 10 \text{ km} &= 700 (1/10^2) = 7 \end{aligned}$$

Lo anterior significa que hay unos siete asteroides entre todos los que cruzan la elíptica de la Tierra cuyo diámetro rebasa los 10 km. La probabilidad de impacto con nuestro planeta es de uno cada 30 o, según otros cálculos, cada 100 millones de años.<sup>[7]</sup> De acuerdo con otras estimaciones, hay una probabilidad entre 10 000 de que en los próximos 100 años un asteroide, de al menos 2 km de diámetro, caiga sobre la superficie de la Tierra, provocando la extinción de gran parte de los seres vivos, incluyendo la humanidad.<sup>[98]</sup>

De todas estas consideraciones se desprende que es muy posible que hace 65 millones de años se haya verificado un impacto como el que suponen Álvarez y colaboradores. En 1981, en la Península de Yucatán se descubrió cerca de Chicxulub un gran cráter de impacto, con un diámetro de 180 km (algunos autores hablan de 300 km), oculto por sedimentos más recientes. Diez años después, este cráter ha sido relacionado con la extinción *K/T*; efectivamente, el lugar muestra huellas de un violento impacto, como un intenso patrón magnético circular, la presencia de brecha (es decir, de toca sedimentaria conteniendo elementos clásticos con ángulos vivos) y de vidrios diapléticos (o sea, minerales con estructura amorfa que no deriva de un proceso de fusión). El asteroide, formado por

condritos carbonáceos, se habría incrustado en la superficie de la Tierra a una velocidad de 20 km/s, estallando y levantando una ola de 5 km de alto, que se propagaría en todos los océanos. La cantidad de energía liberada se calcula en unas 10 000 veces la de todo el potencial nuclear construido por el hombre hasta hoy. El lugar de impacto se halla en una placa sumergida de rocas calcáreas, de las que se liberó una enorme cantidad de CO<sub>2</sub>, junto con el SO<sub>2</sub> que se desprendió de las capas de anhidrita.<sup>[465]</sup> Este último gas, entrando en contacto con el agua de las nubes, determinó una fuerte concentración de ácido sulfúrico en la atmósfera que, junto con el polvillo, rico de iridio, determinaron la caída de lluvias fuertemente ácidas y el enfriamiento general de la superficie de la Tierra, semejante al que provocaría una guerra nuclear (*Nuclear Winter*).<sup>[351]</sup> El frío y la oscuridad, que permanecieron durante años, explicarían la desaparición repentina de muchos de los grandes animales, como los dinosaurios, pero también de un gran número de algas marinas y de foraminíferos, así como de muchos animales de los bajos fondos marinos. Con la excepción de los cocodrilos, ningún vertebrado terrestre de más de 25 kilos pudo sobrevivir. Sin embargo, hay que resaltar que la mayoría de los grupos que se extinguieron a finales del Cretácico ya se encontraban en decadencia desde varios millones de años. Los mamíferos, aves, serpientes y los invertebrados fueron menos afectados por la extinción *K/T*, así como ocurrió con las plantas superiores cuya historia, por el contrario, parece refutar la teoría del impacto. Tampoco las diatomeas, provistas de esporas aquiescentes, fueron muy afectadas por el cambio climático. En suma, el escenario que hemos descrito no está desprovisto de dificultades ni de contradicciones; en particular, ninguna teoría basada en un cambio climático drástico, ni las del impacto, ni otras, logran justificar la sobrevivencia de muchos grupos que cruzaron prácticamente inalterados el límite *K/T*.<sup>[333], [363]</sup> Hay que añadir que muchos foraminíferos planctónicos se extinguieron gradualmente, alrededor de finales del Cretácico, sin haber dejado pruebas en favor de un cambio tan rápido como el que provocaría el impacto de un gran meteorito.<sup>[323]</sup>

La **extinción de finales del Paleoceno**, hace 57 millones de años, fue de un tipo muy diferente. Al contrario de la que ocurrió en el Cretácico, ésta afectó sobre todo el ambiente marino profundo, como atestigua la desaparición de muchos foraminíferos, y fue provocada por el aumento de la tem-

peratura de las aguas, que pasó de un poco menos de 6°C a cerca de 10°C.<sup>[284]</sup>

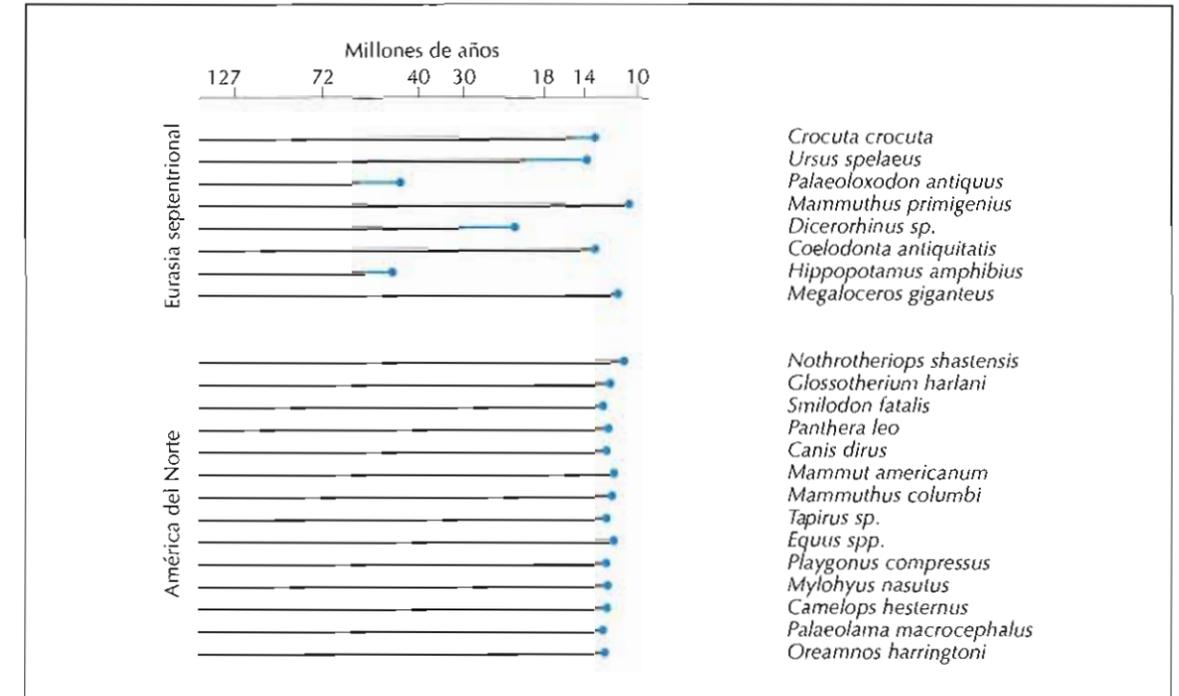
Las **extinciones de finales del Pleistoceno**, hace alrededor de unos 10 000 años, son especialmente interesantes para la biogeografía, pues siendo las últimas en el orden del tiempo —haciendo caso omiso de las actuales— han tenido un papel de importancia excepcional en la formación de las biotas modernas. Algunos autores consideran que tales extinciones se deben esencialmente a la dinámica de las glaciaciones. De hecho, la segunda mitad del Pleistoceno estuvo caracterizada por la alternancia de periodos fríos que duraron en promedio 100 000 años y episodios interglaciales de 10 000 a 20 000 años, acompañada en las épocas más recientes por un aumento de aridez y, en consecuencia, por un cambio en la vegetación. Sin embargo, es preciso notar que la extinción masiva no ocurrió antes de que terminara la última glaciación, o sea hace unos 10 000 años; durante el último interglacial (Riss-Würm, entre 130 000 y 110 000 años atrás), en Rusia la temperatura no era mucho más alta de lo que es hoy; sin embargo, ahí vivían los grandes mamíferos que sucumbieron más tarde a la extinción masiva, como el mamut, el rinoceronte lanudo, etc.; Inglaterra, que tenía un clima de tipo mediterráneo, con temperaturas medias que rebasaban de 2 a 3°C a las de hoy, estaba poblada por una fauna que incluía también especies (casi todas extinguidas) de elefantes, hipopótamos, rinocerontes, leones, hienas. Por ello, una hipótesis alternativa es que las extinciones pleistocénicas se debieran a un exceso de caza por parte del hombre (*overkill*). A este propósito, algunos autores resaltan el hecho de que, al menos en apariencia, la extinción afectó tan sólo los grandes mamíferos terrestres, o sea, la “caza mayor”; sin embargo, tanto en Europa como en Australia, el hombre y los grandes mamíferos habían coexistido en condiciones de equilibrio durante decenas de miles de años.

Una tercera hipótesis hace hincapié en estudios recientes que indican que las extinciones pleistocénicas no pueden explicarse exclusivamente por medio de los efectos del cambio climático, ni tampoco por el impacto humano; se trataría más bien de la combinación de ambos factores, pues los cazadores prehistóricos no hubieran podido acabar con tantos mamíferos si, al mismo tiempo, los factores climáticos no hubieran reducido sus hábitats y sus áreas de distribución. A este propósito, no está desprovisto de interés comparar lo que ocurrió en los distintos continentes. Es posible que en Europa

y Asia, de antigua colonización humana, los grandes animales se hubieran adaptado paulatinamente a la presión del hombre, desarrollando comportamientos de prudencia, lo cual explicaría la gradualidad de su extinción, que ocurrió durante un lapso de cerca de 30 000 años. En América, donde el hombre llegó poco antes del Holoceno, la extinción de la fauna local fue prácticamente repentina hace alrededor de 10 000 años (fig. 5.39).<sup>[337], [519], [558]</sup> En África, donde el hombre vive desde siempre, no fue afectada por las glaciaciones, ni tampoco ocurrieron extinciones en el Pleistoceno; en la actualidad, África es el único continente en donde todavía hay muchas especies de grandes mamíferos autóctonos. Si consideramos “grande” un mamífero de más de 40 kilos de peso, entonces a finales del Pleistoceno se extinguieron en Eurasia 11 especies de las 43 que había, en América del Norte 38 (de 54) y en África solamente 4 de 56.

Las **extinciones holocénicas** de los últimos 10 000 años están bastante bien documentadas y podrían ser objeto de un libro aparte.<sup>(xx)</sup> Desde que los polinesios de la prehistoria en su expansión hacia el este provocaron la extinción de cerca de la mitad de las aves endémicas de las islas del Pacífico, la historia del hombre se acompaña de una monótona pero siempre impresionante serie de destrucciones de especies animales y vegetales. Se calcula que cerca de un tercio de las especies de mamíferos autóctonos de las islas de todo el mundo se extinguió con la aparición del hombre.<sup>[6]</sup>

Nos limitaremos a mencionar un solo episodio entre los más recientes y dramáticos, tanto por sus aspectos biológicos como por su impacto económico y social: la destrucción de los peces del Lago Victoria. En 1960, se introdujo un pez depredador que puede alcanzar los 2 m de largo, el centropómido *Lates niloticus*. La ictiofauna de este lago, cuya superficie corresponde a la de Suiza, estaba integrada por gran número de especies endémicas, sobre todo de cíclidos, en su mayoría vegetarianos y detritívoros, que formaban en conjunto una red trófica organizada en cadenas alimenticias cortas y muy eficientes. Esas especies eran el resultado de una espectacular radiación evolutiva que había producido adaptaciones tróficas numerosas y especializadas en la explotación de vegetales, plancton, otros peces, moluscos, insectos e incluso huevos de otros peces. Como mencionamos anteriormente, este conjunto de cerca de 200 especies había resultado de una radiación muy rápida, a juzgar por el hecho de que las diferencias entre los respectivos ADN son en promedio de 0.4 por ciento



5.39 Extinciones pleistocénicas de los grandes mamíferos en Eurasia y América del Norte [de A.J. Stuart].

(entre el hombre y el chimpancé hay una diferencia de 1.6 por ciento, y del cercopiteco nos separa un 7.3 por ciento).

La introducción de *L. niloticus* ha provocado la extinción de muchas de estas especies de peces y ha acarreado la perturbación profunda del equilibrio ecológico del propio lago. Las algas y plantas acuáticas, que los peces endémicos ya no controlan, han sufrido un aumento brutal, creando así un exceso de materia orgánica en los depósitos del fondo. Ésta, a su vez, sustrae oxígeno al agua y crea un ambiente asfixiante que perjudica el desarrollo de los peces y limita la biodiversidad. El resultado más evidente es que en muchas partes del Lago Victoria la cantidad de peces ha disminuido 80 por ciento. Además, al ser *L. niloticus* un pez de gran tamaño, su captura requiere el uso de lanchas y redes grandes y robustas, que sólo poseen los pescadores más ricos. Por otra parte, las carnes grasosas de este pescado son poco apetecidas por las poblaciones locales y son difíciles de secar al sol según el uso tradicional. Para conservarlas hay que recurrir al procedimiento de ahumado, lo cual provoca un incremento de la deforestación. Por último, la reducción de la población de los peces que se alimentaban de caracoles acuáticos, huéspedes intermedios de los esquistosomas, ha provocado un

aumento de los parásitos hepáticos (*Bilharzia*) en la población humana. Es evidente que lo que acabamos de resumir provoca una serie de graves problemas económicos, sanitarios y sociales.<sup>[36], [221]</sup>

Como conclusión sobre las extinciones holocénicas, presentamos algunos datos que merecen una reflexión general. El cuadro 5.6 es una síntesis de los datos recogidos por el Centro Internacional de Monitoreo para la Conservación (World Conservation Monitoring Centre, wcmc) y la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza y sus Recursos (World Conservation Union, wcu) acerca de las extinciones seguramente provocadas por el hombre en los últimos cuatro siglos. Cabe resaltar que se trata de números muy por debajo de los reales, pues muchas especies, sobre todo del trópico, escapan a este tipo de censo. En particular los datos relativos a los insectos son muy incompletos. Agreguemos que según los cómputos originales, que aquí omitimos, las especies en peligro de extinción serían 10 veces más en los animales y 40 en las plantas.

A pesar de sus límites, los datos que reportamos permiten ciertas previsiones. Si tomamos en cuenta el incremento de la tasa de extinción en los últimos años, llegamos a la conclusión de que el número de especies de aves y mamíferos se reducirá a la

**Cuadro 5.6** EXTINCCIONES DEBIDAS AL HOMBRE, DE 1600 A 1992

	Número de especies	en %
Moluscos	191	0.2
Crustáceos	4	0.01
Insectos	61	0.005
Peces	29	0.1
Anfibios	2	0.07
Reptiles	23	0.4
Aves	116	1
Mamíferos	59	1
<b>total</b>	<b>485</b>	<b>0.04</b>
Gimnospermas	2	0.3
Dicotiledóneas	120	0.2
Monocotiledóneas	462	0.2
<b>total</b>	<b>584</b>	<b>0.3</b>

mitad en un plazo de 200 a 300 años, o sea, del mismo orden de magnitud que se calcula con base en las relaciones especie/área.<sup>[507]</sup> En el cuadro 5.7 aparece la lista de las especies de mamíferos que se extinguieron después del año 1900. Su desaparición se debe a la caza (*Monachus tropicalis*, *Cervus schomburgki*), al exterminio programado contra las especies "perjudiciales" (*Thylacinus cynocephalus*), a la introducción de depredadores autóctonos (perros, gatos, ratas, mangostas, etc.) para al menos seis de las especies de marsupiales, o a un conjunto de causas todavía no aclaradas.<sup>[233]</sup>

**Extinciones de fondo**

Las extinciones masivas han tenido un papel de gran importancia en la determinación de la estructura actual de las biotas y, más en general, de la historia de la vida sobre la Tierra. Sin embargo, como ya mencionamos desde el principio, todo ello se superpone a la lenta pero continua renovación de las especies y de los grupos superiores (*turnover*). En otras palabras, los cambios a largo plazo están determinados en condiciones normales y, según ritmos más o menos regulares, por las llamadas *extinciones de fondo*.

El estudio de este fenómeno puede llevarse a cabo con cierto éxito utilizando aquellos grupos que

han dejado un abundante registro fósil, como los gasterópodos marinos. Los restos de sus conchas nos permiten hacer inferencias acerca de la duración de tales especies. Por otra parte, sabemos que ciertos grupos de gasterópodos tienen larvas planctótroficas, de costumbres pelágicas durante las primeras etapas de su vida, cuando se alimentan de elementos microscópicos del plancton antes de su metamorfosis. En otros grupos, al contrario, las larvas son bentónicas y sedentarias, o bien pasan por una etapa planctónica muy corta durante la cual utilizan tan sólo las reservas de vitelo del huevo (larvas lecitótroficas). Ahora bien, el estudio de los fósiles demuestra que durante el Cretácico las especies de gasterópodos con larvas planctótroficas tenían un periodo de existencia de entre uno y 14 millones de años, con un promedio de seis. Las especies con larvas lecitótroficas duraban en promedio solamente dos millones de años. Este ejemplo —hay otros más— nos permite inferir que los ritmos de las extinciones de fondo están relacionados con las

**Cuadro 5.7** MAMÍFEROS EXTINTOS DE 1900 A NUESTROS DÍAS

Especie	Distribución	Extinción
<b>MARSUPIALES</b>		
<i>Caloprymnus campestris</i>	Australia	1935
<i>Lagorchestes asomatus</i>	Australia	1931
<i>Macropus greyi</i>	Australia	1927
<i>Onychogalea lunata</i>	Australia	1964
<i>Chaeropus ecaudatus</i>	Australia	1907
<i>Perales eremiana</i>	Australia	1935
<i>Macrotis leucura</i>	Australia	1931
<i>Thylacinus cynocephalus</i>	Tasmania	1934
<b>QUIRÓPTEROS</b>		
<i>Dobsonia chapmani</i>	Filipinas	1964
<i>Pteropus tokudae</i>	Guam	1968
<i>Mystacina robusta</i>	N. Zelanda	1960s
<b>ROEDORES</b>		
<i>Geocapromys thoractus</i>	Honduras	1950s
<i>Megalomys desmaresti</i>	Martinica	1902
<i>Leporillus apicalis</i>	Australia	1933
<i>Notomys longicaudatus</i>	Australia	1901
<i>Pseudomys gouldi</i>	Australia	1930
<i>Rattus macleari</i>	Christmas	1908
<i>Rattus nativitatis</i>	Christmas	1908
<b>PINÍPEDOS</b>		
<i>Monachus tropicalis</i>	Caribe	1962
<b>ARTIODÁCTILOS</b>		
<i>Cervus schomburgki</i>	Tailandia	1932

características ecológicas. No pasa lo mismo con las extinciones masivas; de hecho, la gran extinción de final del Cretácico afectó en igual medida tanto los gasterópodos de larvas planctótroficas como aquellos de larvas lecitótroficas. Un factor ecológico, que en condiciones normales promueve la longevidad de las especies, puede demostrarse ineficaz en condiciones excepcionales.

En la dinámica de las extinciones, los factores más estrictamente biogeográficos pueden tener también un papel determinante. Prosiguiendo con los gasterópodos marinos del Cretácico, éstos han sido clasificados en dos grupos de acuerdo con la extensión de su área de distribución en los ambientes costeros: los de área restringida (menos de 1 000 km de costa) y los de distribución amplia (2 500 km o más). A finales del Cretácico, la extinción masiva afectó en igual medida a ambos grupos; sin embargo, 90 por ciento de los géneros con área restringida se extinguió en menos de seis millones de años, mientras el mismo porcentaje de extinción requirió 16 millones de años para el otro grupo; a pesar de los ritmos, la extinción masiva de finales del Cretácico causó el mismo efecto en los dos grupos.

De lo que acabamos de resumir, se desprende que:

- los caracteres que durante las extinciones masivas favorecen la sobrevivencia no están relacionados con los que la favorecen en condiciones normales;
- la extinción masiva rompe con la hegemonía de los grupos bien adaptados, y brinda nuevas oportunidades a los grupos que la selección natural había favorecido poco hasta el momento. Para estos últimos se abre un nuevo abanico de perspectivas de evolución.

El valor teórico de estas conclusiones, propuestas por Jablonski hace pocos años,<sup>[272]</sup> es enorme. De hecho, este enfoque del papel de las extinciones en masa y de su dinámica arroja una luz nueva sobre nuestra manera de entender la historia de la vida y de los escenarios biogeográficos que se sucedieron sobre la faz de la Tierra a lo largo de las eras geológicas.

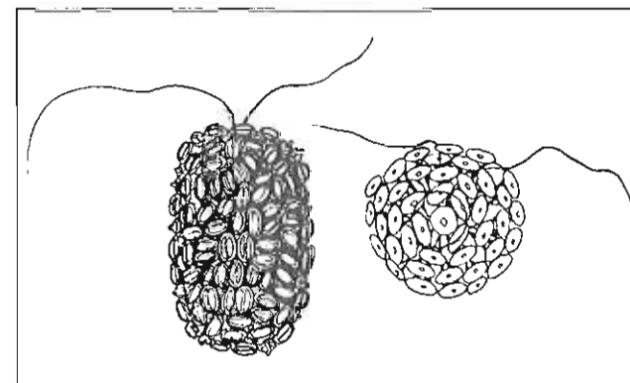
**Evolución extintiva**

Hace pocos años, C. Emiliani<sup>[179]</sup> propuso una teoría original de las extinciones, fundamentada en los datos sobre el microplancton marino. Los restos fósiles de estos organismos están muy bien conservados y suministran así una información extraordi-

ariamente detallada acerca del nacimiento, desarrollo y extinción de las especies. De especial interés son los foraminíferos, radiolarios y coccolitofóridos (fig. 5.40). Estos grupos están integrados por un número relativamente reducido de especies (en la actualidad se conocen respectivamente 36, 1 000 y 150 especies planctónicas vivientes); sin embargo, son organismos sumamente abundantes. El estudio de los sedimentos marinos enseña que la duración media de la vida de una especie de foraminífero planctónico es de 7.7 millones de años, de un radiolario tres millones, y de un coccolitofórido 6.1 millones. Puesto que del Cenozoico se conocen 147 especies de foraminíferos planctónicos y 361 de coccolitofóridos, puede inferirse que en estos grupos se forma una especie nueva cada 300 000 y 150 000 años, respectivamente.

Del análisis de los microfósiles, se desprende un hecho inesperado: las especies que se extinguen suelen ser las más abundantes y las de mayor difusión geográfica, y las extinciones son súbitas. Todo ello es aparentemente inexplicable, pues ocurre sin que aparezca al mismo tiempo una especie competidora mejor. En el microplancton marino, la secuencia que se esperaba según el modelo clásico que se esperaba según el modelo clásico está invertida: no es que la nueva especie reemplace a la antigua, más bien es la desaparición de ésta la que permite la formación de la nueva. En este marco falla por completo la dinámica de competencia y sobrevivencia del mejor adaptado. Al contrario, la evolución aparenta ser una secuencia de formas, discontinua y aleatoria. Según Emiliani, este proceso debe indicarse como *evolución extintiva*, y contraponerse al modelo clásico de *evolu-*

**5.40** Los coccolitofóridos son elementos del nanoplancton. Las especies aquí representadas miden entre 10 y 50 µm; su esqueleto está formado por numerosas placas calcáreas (cocolitos) (de G. Trégouboff y M. Rose).



ción competitiva, al que se ajusta la mayoría de los casos que conocemos.

Ni las glaciaciones, como tampoco otros cambios del medio ambiente, pueden explicar la susritución de una especie del microplancton por otra con un nicho ecológico similar —pero no forzosamente del mismo grupo sistemático—. Surge así la hipótesis siguiente: cuando una especie planctónica alcanza un gran éxito biológico, con número y densidad de individuos muy elevados, y tiene una gran capacidad de difundirse y de entremezclar sus poblaciones, es muy probable que algún agente patógeno específico, hongo o virus, pueda extetminarla. De hecho, cuanto más grande es el número de las posibles células huésped, tanto más probable es la aparición del correspondiente microorganismo patógeno.<sup>[179], [181]</sup> Cabe mencionar que, a partir de 1979, se han descubierto unos virus que pueden causar mortandades impresionantes en los elementos del microplancton marino.<sup>[344], [432]</sup>

Si es así, las especies que corren el mayor riesgo de extinción no son únicamente las raras, sino también las (demasiado) abundantes. En la actualidad, una de las especies más abundantes del planeta es

el cocolitofórido *Emiliana huxleyi*, del tamaño de un glóbulo rojo. Cada litro de agua marina de los estratos fóticos contiene en promedio un millar de individuos de esta especie, lo que significa que sus efectivos alcanzan en total un número que se acerca al de Avogadro,  $6.02 \times 10^{23}$ . Añádase el hecho de que todos estos organismos están prácticamente en contacto continuo, puesto que las corrientes marinas provocan la mezcla total de los océanos en tan sólo 1 500 años. Todo ello hace que *E. huxleyi* pueda considerarse una especie en peligro.

La especie humana, a pesar de no ser un organismo planctónico y de tener un tamaño corporal respetable, con su elevada movilidad y abundancia y con un número de células más diferentes entre sí que las de los cocolitofóridos, pero siempre homoespecíficas, que también linda el número de Avogadro (cada ser humano está formado por  $10^{13}$  células), brinda buenas oportunidades a un posible virus exterminador.

En el pasado muchas especies han desaparecido repentinamente sin que se haya identificado la causa; tal vez la hipótesis de Emiliani acerca de la extinción de las “especies exitosas” podría explicarla.

**5.6 Las islas**

La insularidad es una condición muy especial y es el objeto de uno de los capítulos más importantes de la biogeografía. A este propósito, cabe resaltar que, a pesar de las apariencias, las condiciones de tipo insular se dan también con frecuencia en áreas que no corresponden al concepto clásico de isla. Por ejemplo, todos los continentes no son sino inmensas islas rodeadas por los océanos. Las cumbres de las montañas en donde se hallan floras y faunas de alta cuota, y que están separadas por valles profundos ocupados por bosques o cultivos, son otras tantas “islas” desde el punto de vista del biogeógrafo. Incluso un bosque rodeado por una pradera es, en cierta forma, una isla de bosque que sobresale de un mar de hierba. Es más, cualquier mancha de plantas de cierta especie que esté rodeada de una extensión de tierra ocupada por otra especie —como ocurre a menudo con los abedules en los bosques de coníferas— representa una “isla biológica”. Resulta casi redundante mencionar que cada especie de plantas está asociada a un conjunto característico de organismos (insectos, ácaros, nematodos fitófagos, hongos, bacterias, etc.) diferentes de los de otras especies de plantas. Así

pues, hablar de una “isla de abedules” significa también hablar de todas las especies de setes vivos relacionados con los abedules. Si se quiere, incluso una senda hoja o un brote de una planta se asemejan a una isla para los áfidos que la colonizan. En sentido biogeográfico, también los lagos y, más todavía, los estanques son islas para los organismos acuáticos. Todo lo que diremos acerca de las islas se aplica también en muchos sentidos a todo tipo de “isla”.

Entre las islas, en el sentido clásico de la palabra, cabe distinguir entre dos clases diferentes: las oceánicas y las continentales. Las *islas oceánicas* emergieron del fondo del mar y nunca entraron en contacto con los continentes. Algunas de ellas forman parte de placas oceánicas (Galápagos, Cliperton, Hawai); otras están asociadas a fosas de subducción (Aleutianas, Marianas, Antillas Menores), finalmente, otras más forman parte de las dorsales oceánicas (Azores, Ascensión, Santa Elena, Tristán de Cuña). Las *islas continentales* son las que proceden de la fragmentación, más o menos extensa y provocada por varios factores, del margen de un continente, o que en una época determinada

formaron parte de tal margen. Algunas se separaron del continente de procedencia, sin volver a tomar contacto con él (Madagascar hace 100 millones de años, las Antillas Mayores hace 80, las Seychelles, 65, Nueva Zelanda, 85); algunos archipiélagos tuvieron contactos solamente parciales con la tierra firme, como las Canarias; otras, finalmente, se conectaron con los continentes por medio de puentes terrestres establecidos como consecuencia de las glaciaciones, o del propio hielo, durante el Pleistoceno (Islas Británicas, Sri Lanka, Nueva Guinea, Filipinas, Taiwán, Tasmania, Malvinas).<sup>[70]</sup>

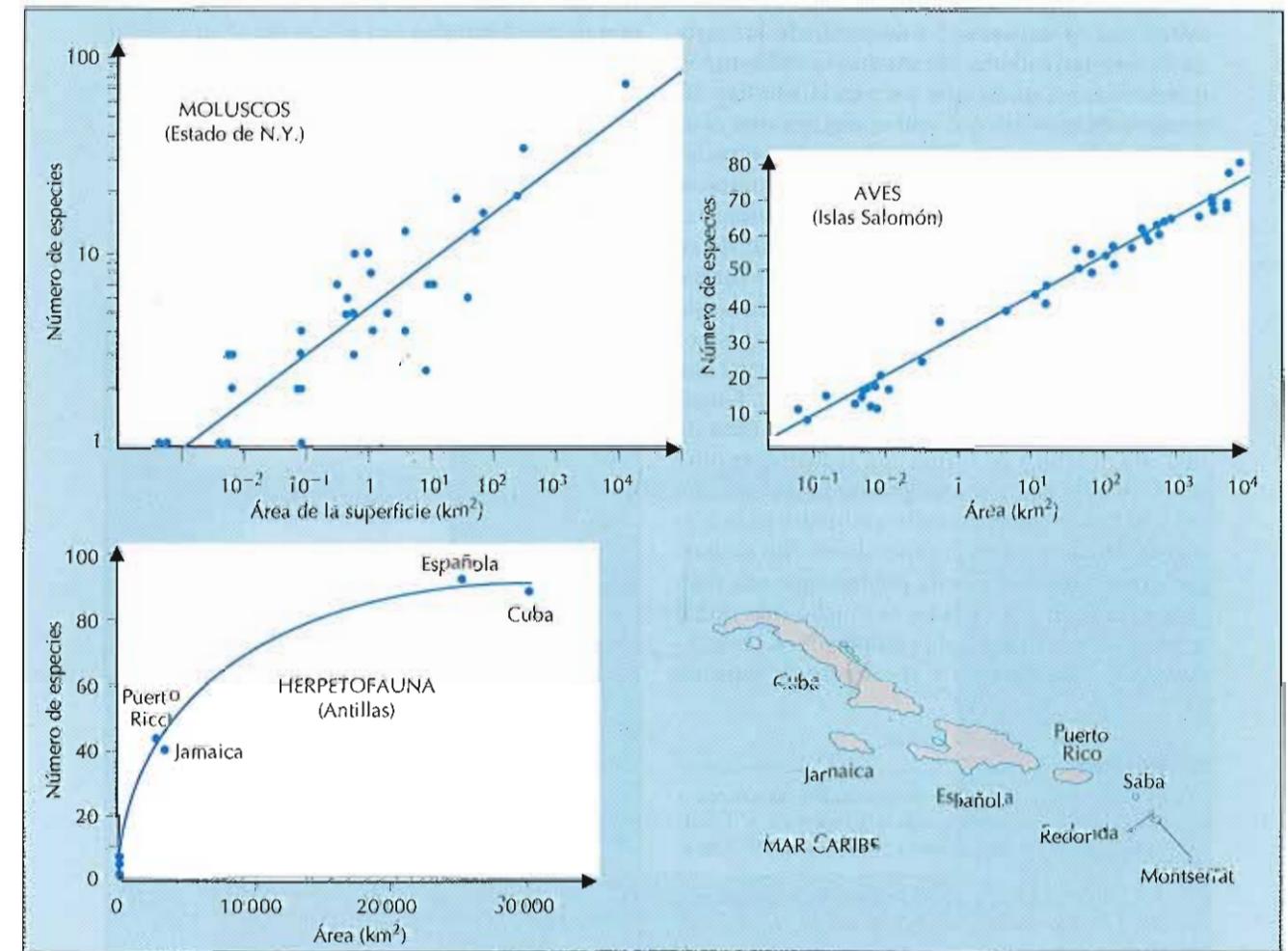
**La teoría de la insularidad**

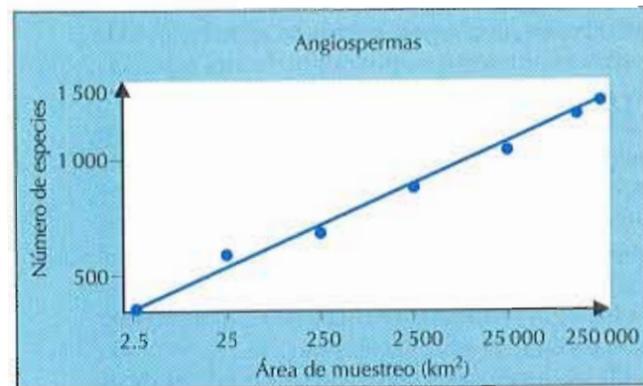
Es una noción bastante antigua el hecho de que hay cierta proporcionalidad entre el área de una isla —en todo sentido del término— y el número de

las especies que se encuentran en ella (fig. 5.41). Varios factores son responsables de esta relación:

- Efecto muestreo: en cualquier territorio homogéneo, el número de las especies encontradas es proporcional al área explorada (fig. 5.42). Lo anterior está de acuerdo con la regla de que cuanto más extensa es el área de un recurso dado (por ejemplo, una planta), tanto mayor será el número de las especies (en ese caso insectos fitófagos) que lo explotan.
- Efecto medio ambiente: cuanto más grande es una isla, tanto mayor es (por lo menos, probabilísticamente) el número de ambientes diferentes y, por ende, de especies que se encuentran en ella.
- Efecto población: la estabilidad de las poblaciones es proporcional a su tamaño, el cual, a su vez,

**5.41** Relación entre el número de especies y el área. Al utilizar una escala logarítmica, lo curvo se convierte en una recta (de R.A. MacArthur et al.).





**5.42** Relación especies/área para los angiospermas de Inglaterra, en muestras de áreas de diferentes tamaños (de C.B. Williams, según M. Begon *et al.*).

está relacionado con el tamaño de la isla. Sabemos que cuanto menos numerosa es una población tanto más probable es su extinción y, por ende, la reducción de la diversidad del sistema.<sup>4</sup>

Sobre estas premisas se ha desarrollado la teoría de la insularidad de MacArthur y Wilson,<sup>[322]</sup> quienes hacen notar que para cada isla hay un número de especies que corresponde a una condición normal de equilibrio. Los valores reales fluctúan continuamente alrededor de tal número. El valor máximo posible de la diversidad está relacionado con el área y la isla, la variedad de su medio ambiente, el clima, la competencia intra e interespecífica y muchos factores más. Cada isla está sometida a un flujo constante de organismos (esporas, semillas, huevos, larvas, adultos, etc.) que proceden de lugares más o menos lejanos. Cuando la isla es “joven”, es decir, cuando se trata de una isla oceánica de formación reciente, es muy probable que muchos inmigrantes logren establecerse al encontrar un medio ambiente prácticamente desprovisto de competidores. Sin embargo, cuando una isla ya está poblada por una flora y una fauna ricas y variadas es mucho más difícil que un inmigrante pueda colonizarla. La velocidad de la colonización y el número de especies

<sup>4</sup> Para entender mejor las gráficas de esta sección, tómese como referencia que 10<sup>3</sup> km<sup>2</sup> corresponde a la superficie de Tahití; Puerto Rico mide 10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>; Islandia, 10<sup>5</sup>; Egipto, 10<sup>6</sup>; Canadá, 10<sup>7</sup>.

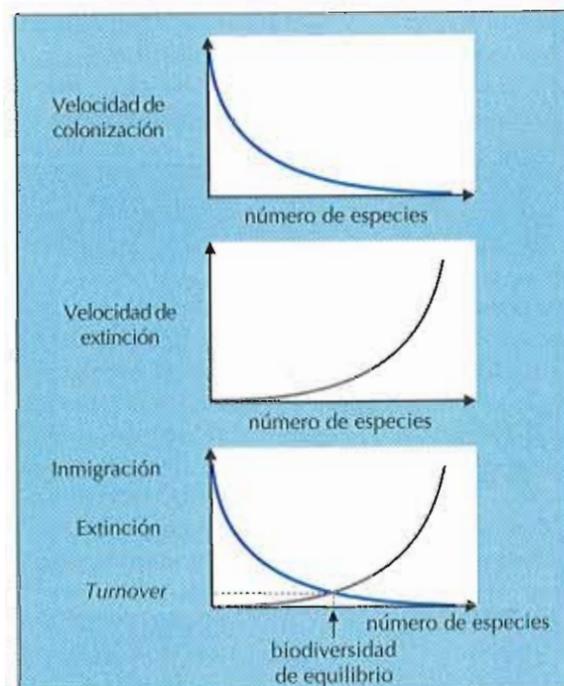
<sup>5</sup> La concavidad de las curvas se debe a que hay especies cuya capacidad de colonizar nuevas áreas es mucho más alta que la media.

presentes están en relación de proporcionalidad inversa (fig. 5.43, arriba).

Un razonamiento similar, pero en sentido opuesto, concierne a la velocidad de extinción. Ningún colonizador es estable en forma absoluta: antes o después, el arribo de algún competidor más efectivo, o un cambio climático, u otros motivos, provocarían su extinción. Al aumentar la saturación de los nichos ecológicos aumenta también la probabilidad de que otra especie la sustituya. La velocidad de extinción, por lo tanto, es directamente proporcional al número de las especies presentes en la isla (fig. 5.43, al centro).<sup>5</sup> Si consideramos ambas tendencias en conjunto, obtendremos la tercera gráfica de la figura 5.43. Resulta así evidente que la intersección de ambas curvas corresponde (en las abscisas) al estado de equilibrio del número de las especies presentes en la isla, y (en las ordenadas) a la tasa de renovación (*turnover*) de las mismas especies. La tasa de renovación entre el tiempo  $t_1$  y el tiempo  $t_2$ , siendo los números de las especies respectivamente  $S_1$  y  $S_2$ , se calcula por medio de la siguiente fórmula:

$$\text{renovación } (t_1, t_2) = \frac{100 (\text{extinciones} + \text{colonizaciones})}{(S_1 + S_2)}$$

**5.43** Velocidades de colonización y de extinción en una isla, en función del número de especies presentes (de R.H. MacArthur y E.O. Wilson).



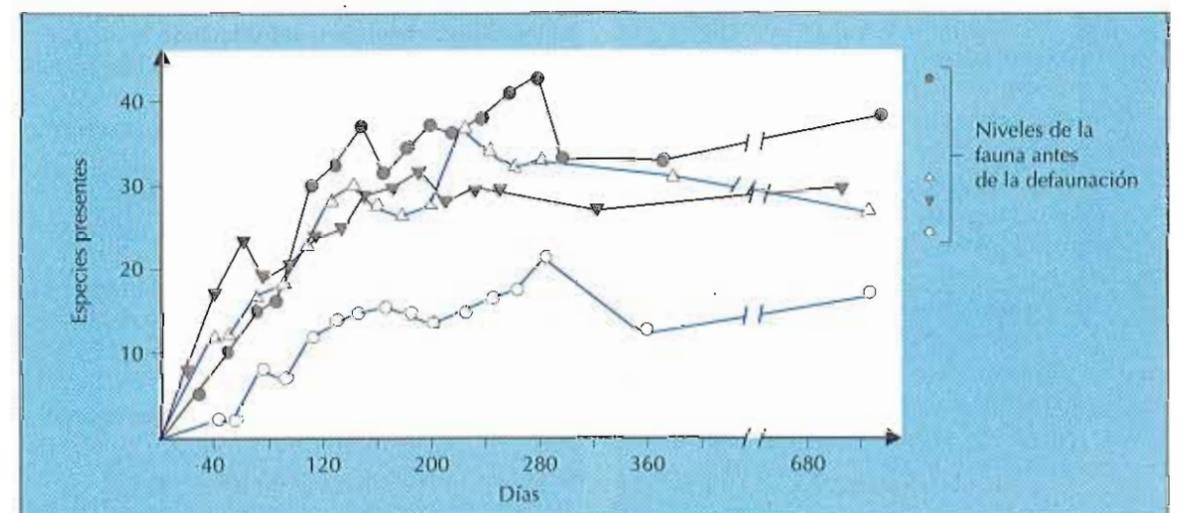
**Colonización de las islas**

Hay muchas observaciones y datos que pueden utilizarse para comprobar —o contrastar— la teoría de MacArthur y Wilson. El caso más conocido es el de la isla de Krakatoa, entre Sumatra y Java. En 1883, la isla sufrió una erupción volcánica explosiva que la destruyó por completo, a excepción de su extrema porción meridional: la actual isla de Rakata. El estampido de tal explosión se escuchó a una distancia de hasta 4 600 km, y se produjo una ola (*tsunami*) de 40 m de alto que borró por completo ciudades y poblaciones de las islas cercanas, provocando la muerte de unas 40 000 personas. En Ceilán (hoy Sri Lanka), donde el *tsunami* llegó ya reducido a una ola de un metro, se registró incluso una persona ahogada. La isla de Rakata, con una extensión de unos 17 km<sup>2</sup> y una altura máxima de 780 m, quedó totalmente desprovista de formas de vida, incluso microscópica. En mayo de 1884, a nueve meses de la explosión, una expedición francesa halló en Rakata una pequeña araña, nada más. Al cabo de tres años, el interior de la isla estaba casi enteramente cubierto por una capa de vegetación integrada por 24 especies, de las cuales 11 eran helechos. Debido a sus esporas menudas y muy livianas, los helechos son excelentes colonizadores de islas; sin embargo, hoy en día en Rakata quedan tan sólo tres de aquellas especies pioneras. Otro colonizador efímero fue el pitón, que se encontró en 1933 y que en 1985 había desaparecido. Cincuenta años después de la

explosión había 271 especies de plantas; las aves terrestres (excluyendo las marinas) eran unas 30 y su número se ha mantenido constante desde aquel entonces; cabe señalar que éste corresponde al número de aves típico de una isla tropical del tamaño de Rakata. Casi 30 por ciento de las plantas que aparecieron después de 1883 no están hoy presentes (se han extinguido localmente) a causa del *turnover* normal. De hecho se trata de especies raras o efímeras, o típicas de los estadios iniciales de la sucesión ecológica.<sup>[140], [204], [293], [445], [528], [529], [563], [581]</sup>

Otras observaciones más sobre el *turnover* de las especies proceden de un experimento que se llevó a cabo en cuatro islotes de manglar (cayos), con diámetro de alrededor de 15 m, cerca de la costa de Florida (Cayos de Florida). Todos los árboles de cada uno de esos cayos se taparon con lona y fueron defaunados totalmente, fumigándolos con bromuro de metilo. De tal forma, se obtuvieron todos los insectos arborícolas —entre 23 y 45 especies por cayo— y se observó una estricta relación entre la distancia de la costa y el número de especies. En un plazo de casi nueve meses, los cuatro islotes fueron recolonizados por entre 22 y 44 especies de insectos arborícolas, manteniéndose la relación previa (fig. 5.44). Este experimento refuerza la hipótesis de que para cada isla hay un número máximo de especies posibles. Además, del análisis cualitativo de la fauna de sustitución se desprende un dato igualmente interesante: tan sólo entre 25 y 30 por ciento de las especies co-

**5.44** Después de la eliminación completa de los insectos de cuatro cayos, se ha detectado una recolonización casi completa después de los primeros nueve meses (de D.S. Simberloff y E.O. Wilson).



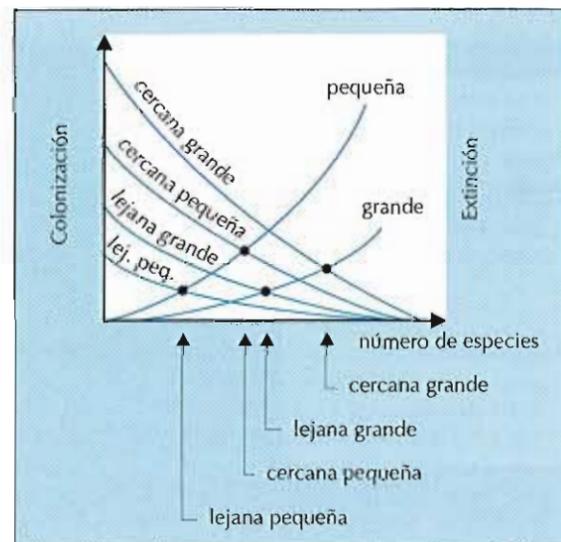
respondían a las que se encontraban antes de la defaunación.

Los resultados de estas y otras observaciones son sin duda algunas interesantes y estimulantes. Sin embargo, en esta clase de estudios hay que poner mucho cuidado en la interpretación de los hallazgos; no podemos considerar cada especie muestreada como un efectivo colonizador de la isla. Muchos insectos son simples visitantes, así que su integración al registro podría arrojar un error en la evaluación del *turnover* (seudo-*turnover*).<sup>[492]</sup>

**Consecuencias de la teoría insular**

La teoría de MacArthur y Wilson considera también la distancia de una isla con respecto al continente o, más en general, del territorio que para ella actúa de "reservorio" y de área de suministro (*source area*: véase sección 3.3), de donde proceden sus posibles colonizadores. Es evidente que el flujo de inmigrantes que afecta una isla será tanto menor cuanto más grande es la distancia que la separa de la o las zonas de suministro y, más en general, de otras tierras. Al contrario, el parámetro distancia no influye sobre la velocidad de extinción de las especies. En principio, la extinción es función del tamaño de la isla: las modestas poblaciones de las islas pequeñas tienden a extinguirse más rápidamente. Considerando en conjunto los factores a los que aludimos, obtenemos la gráfica de la figura 5.45, de la que resultan los valores de diversidad al equilibrio y sus respectivos *turnovers*.<sup>[488]</sup>

**5.45** Representación gráfica de la teoría de MacArthur y Wilson.



De la teoría insular se desprenden también algunas predicciones que permiten intentar refutarla:

- Al pasar el tiempo el número de las especies que ocupan una isla tiende a alcanzar un valor constante<sup>[216]</sup> (estado de equilibrio).
- El estado de equilibrio es efecto de un proceso continuo de colonización y extinción e implica por lo tanto una renovación (*turnover*) continua de las especies.
- Es de esperar que las islas grandes estén ocupadas por un número de especies mayor al que se da en las islas pequeñas.
- Es de esperar que las islas más alejadas de otras tierras estén ocupadas por un número de especies menor de las que se encuentran en islas más cercanas.

También en las "islas" de vegetación de la tierra firme ocurre el fenómeno del *turnover*; sin embargo, el flujo continuo de individuos que cruzan sus fronteras (relativamente arbitrarias) enmascara las extinciones locales. Por lo tanto, en tales "islas" hay más especies que en las islas verdaderas, lo cual hace que en la gráfica especies/área la pendiente de la recta de correlación sea diferente. Sin embargo, en una zona árida de Arizona cada una de las plantas del cardo *Cirsium neomexicanum*, al estudiar su población de insectos y arañas, ha sido considerada como otra de tantas islas. El número de las especies y su *turnover* resultaron básicamente los que corresponden al modelo de MacArthur y Wilson.<sup>[70]</sup>

La teoría insular ha sido aplicada al estudio de muchas islas. Para las plantas de las Galápagos, el número de las especies resultó ser proporcional a la superficie de las islas y a la distancia del continente. Por otra parte, cabe resaltar que la mejor correlación no se obtuvo considerando la situación actual sino las áreas más grandes que las islas tenían en la época de la glaciación würmiana, debido al nivel más bajo de los océanos. Asimismo, se obtiene una mejor correlación al considerar no las distancias que actualmente separan las islas entre sí, sino las distancias, más cortas por el mismo motivo, que las separaron durante aquella época.<sup>[493]</sup>

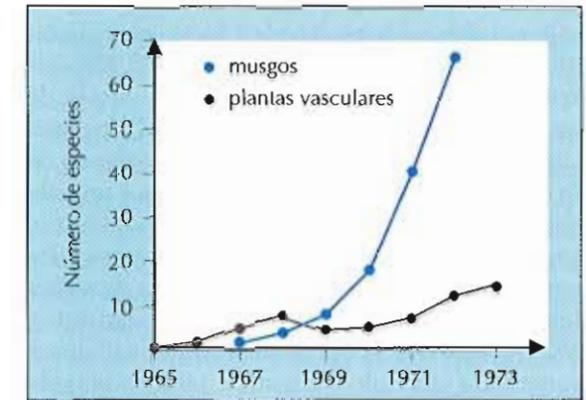
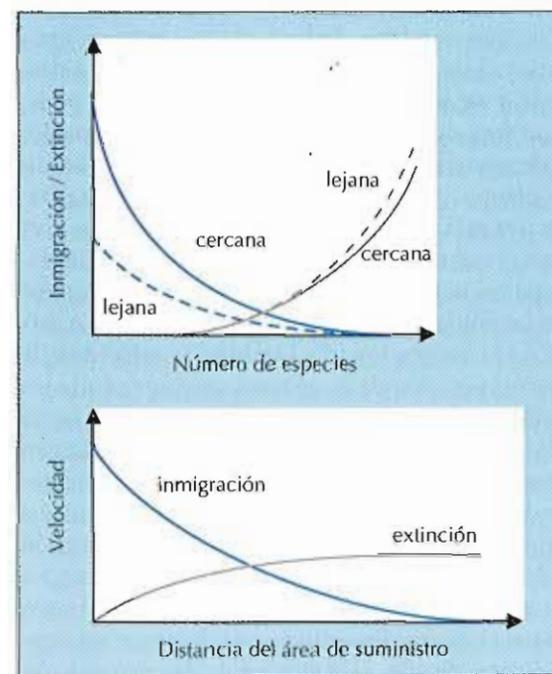
Diez años después de formularse la teoría de MacArthur y Wilson, algunos autores resaltaron que, al contrario de lo que mencionamos en este apartado, la velocidad de extinción no sería totalmente independiente de la distancia que separa la isla de su área de suministro. En efecto, la cercanía de la tierra firme puede producir un aporte continuo de individuos que aumentarían la *fitness* de las

poblaciones insulares, reduciendo así las extinciones. Por lo tanto, los parámetros colonización/ extinción variarían en función de la distancia, de acuerdo con el esquema de la gráfica 5.46 (arriba), y de ahí del número de las especies (fig. 5.46, abajo).

Por otra parte, una aplicación correcta de la teoría insular no puede pasar por alto algunos otros aspectos que no carecen de importancia. Hasta este momento hemos hablado de distancias en sentido absoluto; sin embargo, además de lo que hemos discutido en este mismo capítulo acerca de la anisotropía del espacio, no es ocioso subrayar que no todos los organismos son iguales con respecto a un mismo espacio: una isla puede estar muy lejana para un mamífero, pero relativamente fácil de alcanzar y, por ende, cercana para un insecto o un helecho. Tampoco podemos dejar de considerar el parámetro tiempo: hay islas que están pobladas por muy pocas especies, simplemente porque desde su formación no ha pasado un tiempo suficiente como para que se haya realizado su colonización. Un ejemplo interesante es la isla volcánica de Surtsey, que surgió al sur de Islandia en 1963 (fig. 5.47).

En el archipiélago japonés se ha encontrado que existe una buena correlación entre el número de mamíferos y el área de cada isla, pero solamente

**5.46** Modificaciones de la teoría de MacArthur y Wilson.



**5.47** Colonización de la isla de Surtsey por musgos y plantas vasculares (de S. Fridriksson).

si también se toman en cuenta las especies que se extinguieron en épocas recientes (Cuaternario), puesto que las extinciones posglaciales no han sido reemplazadas por aportes continentales de la misma entidad. Además, se ha demostrado la importancia de la dispersión desde las islas más grandes hacia las pequeñas.<sup>[356]</sup> Se ha resaltado, con razón, que el equilibrio del número de especies, al menos en una escala temporal suficientemente extensa (100 000 años o más) es realmente un *desequilibrio dinámico*, y se debe por una parte a los cambios geográficos y geológicos, y por la otra, al hecho de que además de los fenómenos de extinción y colonización también se dan procesos de especiación. De hecho, en algunas islas oceánicas no sólo se forman especies nuevas, sino incluso clados nuevos enteros. De tal manera, el proceso filogenético puede aun decuplicar el número de las especies que originalmente estaban presentes debido a la colonización.<sup>[253]</sup>

Finalmente, hay que resaltar que, por no haber hallado una comprobación satisfactoria de la teoría insular en el transcurso de sus estudios en los últimos años, algunos investigadores han cuestionado su validez general. Actualmente, después de un gran auge, se tiende a considerar la teoría de MacArthur y Wilson más bien como una hipótesis de trabajo. A este propósito, mencionaremos un solo ejemplo, que consideramos especialmente ilustrativo. Del análisis de los gasterópodos terrestres de más de 200 islas del Golfo de Botnia —un total de 39 especies— se desprende que, si bien las islas más cercanas al continente están pobladas por un número de especies mayor que el de las islas más alejadas, no hay ninguna relación entre el tamaño de la isla y el número de las especies: tan



sólo por debajo de un área de 4 ha se encontraron números significativamente menores.<sup>[537]</sup> Algunos críticos de la teoría subrayan que la condición de no equilibrio ecológico (sobre todo para las especies con tiempo generacional largo) es más frecuente de lo que se creía hasta hoy. Suponiendo que una isla dada no se encuentre en condiciones de equilibrio, toda discrepancia entre los datos observados y los esperados de acuerdo con la teoría insular puede ser justificada. Por lo tanto, la teoría de MacArthur y Wilson terminaría perdiendo la posibilidad de ser sometida a cualquier intento de refutación, y de ahí, su estado de teoría científica.<sup>[562]</sup>

Además, es preciso tomar en cuenta que a veces la proporción entre área y número de especies se da solamente por arriba de cierta dimensión del área: en las islas demasiado pequeñas, el número de las especies está relacionado con las características locales, con el efecto de posibles huracanes, etc. Así, la curva área/especies con frecuencia se presenta plana hasta cierto valor del área: se trata del llamado "efecto islas pequeñas" (*small island effect*). Al aumentar el área, la curva marca un "codo" en donde el número de las especies empieza a crecer en proporción al tamaño de la isla. En promedio, el "codo" corresponde a un área de cerca de 1 km<sup>2</sup>; sin embargo, para muchas especies este valor puede ser miles de veces mayor —o menor— de acuerdo con el tamaño del cuerpo, la vagilidad, el poder de colonización de las mismas especies. Pero tampoco en este aspecto existe acuerdo entre los biogeógrafos.<sup>[314], [576]</sup>

### Biogeografía experimental

Hemos aludido ya a un ejemplo de "biogeografía experimental", al mencionar el estudio de la recolonización de los cayos de Florida después de la fumigación. Recordaremos aquí el experimento realizado por Thomas Lovejoy en la selva amazónica, el más grande que se haya intentado en toda la historia de la biología. Gracias a las leyes brasileñas que imponen a los terratenientes el respeto de la selva en al menos 50 por ciento de sus propiedades, Lovejoy logró convencer a algunos propietarios, al norte de Manaus, de respetar la selva de acuerdo con su planteamiento experimental, dejando intactas unas parcelas de una hasta 1 000 ha. El estudio continuo y en detalle de tales parcelas puso en evidencia que la parte de selva que más afecta el desmonte es la marginal. En efecto, la vegetación periférica, sin protección y expuesta a los vientos, se seca hasta 100 m de distancia del borde. Así ocurre que, de las parcelas menores de 10 ha,

desaparecen las hormigas guerretas (*Eciton*) y, como consecuencia, también lo hacen cinco especies de paseriformes especializados en la captura de los insectos que huyen delante de las columnas de estas hormigas. Desaparecen también las mariposas de clima húmedo, algunos monos frugívoros (no los que se alimentan de hojas) y los grandes mamíferos como el tapir, el jaguar, el puma, el pecarí y la paca. Todo ello provoca una "cascada" de extinciones: la ausencia de los grandes mamíferos acarrea la disminución del recurso heces y, por ende, de los escarabajos coprófagos, así como posiblemente de los ácaros foréticos que suelen transportar. Es también posible que la reducción de los coprófagos favorezca, en las heces de los animales que todavía quedan, el desarrollo de algunos nematodos parásitos de los mamíferos, con un evidente perjuicio para la fauna silvestre. Agreguemos que la actividad cavadora del pecarí y de algunos mamíferos herbívoros más favorece la formación de pequeños charcos de agua, el hábitat indispensable de cinco especies de ranas, que también desaparecen en consecuencia de la extinción local de tales mamíferos.

Uno de los objetivos del experimento amazónico es averiguar cuál es la probabilidad de extinción de las diferentes especies en función del tamaño del área; efectivamente hay que tomar en cuenta que en todo tipo de hábitat, hasta en los más estables como los de la selva tropical, tanto los parámetros bióticos como los abióticos sufren continuas variaciones. Muchas de ellas son fluctuaciones modestas, otras son cambios de importancia mayor; gran parte ocurre de manera totalmente irregular y aleatoria, y siguen un patrón de tipo fractal; por ende, si un área aislada de selva no alcanza cierto tamaño, la desaparición de una especie es tan sólo cuestión de tiempo.<sup>[318]</sup> Viendo el problema desde una perspectiva más amplia, la fragmentación de una selva afecta también el sistema de insectos polinizadores, de parasitoides y depredadores de semillas, con todas las consecuencias que podemos imaginar a cargo de la vegetación.<sup>[167]</sup> También la velocidad de descomposición de la sustancia orgánica sufre un cambio notable. Para retomar un ejemplo al que ya aludimos, en un lugar de la selva amazónica en donde la fauna de coleópteros coprófagos está integrada por 25 especies, más de 90 por ciento del estiércol desaparece en nueve días. En un manchón aislado de 10 ha, estos organismos se reducen en promedio a unas 15 especies y también el número de sus efectivos disminuye sensiblemente: en consecuencia de ello, la velocidad de descomposición

del estiércol se reduce a la mitad. En las parcelas de una hectárea se halló un promedio de 13 especies, las que fueron capaces de utilizar solamente 35 por ciento del estiércol en el mismo plazo.<sup>[291]</sup>

Otros investigadores, con una experimentación biogeográfica a pequeña escala, intentaron comprobar si, de acuerdo con las predicciones de la teoría, la velocidad de extinción es función del número de las especies que coexisten en una isla y del tamaño de ella. Se realizó el experimento con "islas" representadas por charcos de agua artificiales de dimensiones diferentes, de entre cuatro y 300 litros. Los charcos se protegieron de los insectos depredadores por medio de rejillas y en ellos se introdujeron una, dos o tres especies de crustáceos del género *Daphnia*: *D. magna*, *D. pulex* y *D. longispina*. Cuatro años de observaciones permitieron averiguar que, de acuerdo con la teoría, las extinciones son más frecuentes en donde hay más especies. Estos datos experimentales se ajustan también a la situación que se observa en la naturaleza: en la región donde se realizó la investigación, en la que las tres especies están presentes como metapoblaciones,<sup>[360]</sup> nunca se encontró más que una sola especie por cuerpo hídrico. Es evidente, pues, el efecto de la competencia interespecífica. Al mismo tiempo, a nivel experimental se observó que dos especies coexistían regularmente tan sólo en los charcos del tamaño de 50 litros o más.<sup>[44]</sup>

Los experimentos biogeográficos no programados se dan cuando, por ejemplo, un lago artificial crea islas al fragmentar un territorio previamente único. Es éste el caso del lago Gatún, que se formó con ocasión de la abertura del canal de Panamá (1913), y del más reciente lago Guri, en Venezuela, que se debe al levantamiento de un dique en 1986. La formación de este lago, con una superficie de 4 300 km<sup>2</sup>, ha convertido las cumbres de centenares de cerros en otras tantas islas de diferentes tamaños. Después de cuatro años de la formación del lago, todas las islas habían perdido sus depredadores más grandes (jaguars, pumas, harpías). Quince años después, las islas más pequeñas (< 1 ha) habían perdido más de 75 por ciento de sus especies de vertebrados, más numerosas especies de carnívoros. Por otra parte, las especies que habían sobrevivido (iguanas, monos, roedores y, sobre todo, hormigas cortadoras de hojas) habían aumentado su densidad entre 10 y 100 veces. También las islas de tamaño medio (4-12 ha) habían perdido las tres cuartas partes de sus especies; sin embargo, estaban todavía presentes armadillos, agutíes y dípteros parasitoides de hormigas. Solamente las

islas más grandes (150 ha) habían conservado sus especies originales, incluyendo venados, pecarís, tapires, monos, osos hormigueros, grandes aves frugívoras, hormigas guerreras. El "experimento" del lago Guri demuestra que los hábitats demasiado pequeños no permiten la sobrevivencia de los depredadores y de los parasitoides; en consecuencia, se desarrolla un exceso de organismos herbívoros que causan serios perjuicios a la vegetación forestal y favorecen indirectamente la aparición de plantas venenosas y de las menos apetecidas por los herbívoros. En resumen, la regulación del ecosistema está a cargo principalmente de los organismos que ocupan los niveles más elevados de las cadenas alimenticias (carnívoros, parasitoides), de acuerdo con el modelo de regulación "de arriba abajo" (*top-down*).<sup>[525]</sup>

Por último, recordaremos otro enfoque, totalmente diferente, de la biogeografía experimental. Se trata de una metodología novedosa, que explora las potencialidades de la informática para producir modelos dinámicos de biotas, que se hacen interactuar con escenarios preestablecidos y recorrer lapsos de la duración que elige el investigador. Este enfoque permite al biogeógrafo cierta "omnipotencia" sobre los acontecimientos geográficos y evolutivos, aunque fuera solamente dentro de una simulación, y por ello forzosamente más simple que la realidad.<sup>[251]</sup>

### Curvas área/especie

En muchos casos reales, el estudio de la relación área/número de especies ha permitido proponer la ecuación siguiente:

$$S = C \cdot A^z,$$

en donde  $S$  es el número de las especies presentes en una isla dada,  $C$  es una constante,  $A$  es la superficie de la isla y  $z$  es otra constante. Puesto que muy a menudo el número de las especies resultó ser proporcional a la raíz cúbica del área, la fórmula ha vuelto a escribirse:<sup>[115], [33], [105], [220], [304], [322], [582], [593]</sup>

$$S = C \cdot A^{0.3}.$$

Supongamos que cierta isla, de 200 km<sup>2</sup>, esté poblada por 10 especies de hormigas; que para estos insectos el valor de  $z$  sea 0.3 y preguntémosnos cuántas especies de hormigas esperamos encontrar en otra isla de 20 000 km<sup>2</sup>. El número de las espe-

cies de la isla que ya se conoce será  $S_1 = C \cdot A_1^z$ , o sea,  $10 = C \cdot 200^{0.3}$ , de donde resulta que  $C = 2.04$ . El número de las especies de la isla grande será, pues,  $S_2 = 2.04 \cdot 20000^{0.3}$ , o sea, 40.

En realidad el valor observado de  $z$  varía entre 0.15 y 0.35. Los valores mínimos corresponden a las especies con el más alto poder de dispersión y los máximos a los organismos más sedentarios, como los caracoles. Si utilizamos el promedio, o sea 0.3, entonces podemos predecir que si el área de una isla —o de una zona protegida— se reduce a 1/10, el número de las especies se reduce a la mitad, o al revés, al decuplicarse el área se duplica el número de las especies. Sin embargo, a escala continental se han encontrado valores de  $z$  alrededor de 0.15, lo cual indicaría que, con un mismo incremento de la superficie, el número de las especies crece más rápidamente en las islas que en los espacios continentales. Es patente que todas estas consideraciones tienen gran relevancia en los planteamientos de las estrategias de conservación de los ambientes naturales, tal como lo demuestran los ejemplos siguientes.

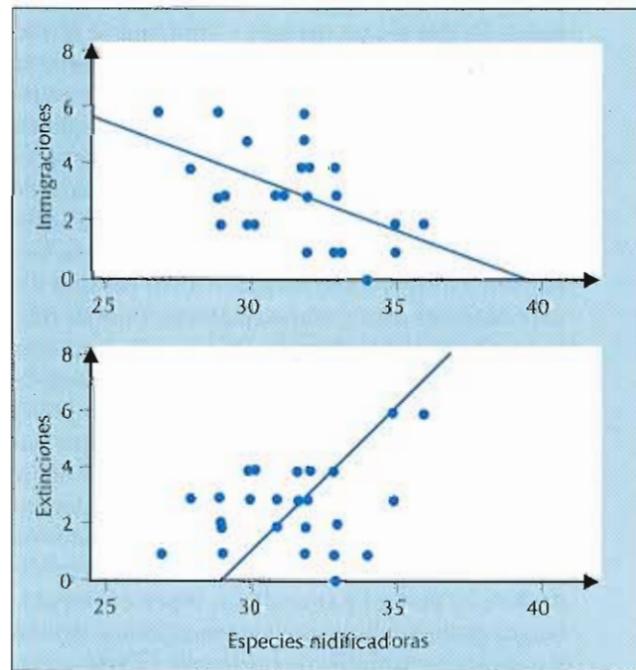
En 1989 el área ( $A$ ) de la pluvialva tropical sufrió una reducción de 1.8 por ciento. Considerando solamente el efecto área, ¿cuál sería el porcentaje de las especies que se extinguieron en aquel año? De la fórmula que acabamos de mencionar resulta que  $C = S/A^{0.3}$ . En nuestro caso, poniendo el área inicial = 100, y el número de especies también = 100, obtendremos que  $C = 100/100^{0.3}$ , o sea 25.12. Si el área de pluvialva en 1988 correspondía a 100, después de un año se había reducido a  $100 - 1.8 = 98.2$ . El número de las especies todavía presentes resultará así  $S = C \cdot 98.2^{0.3} = 99.46$  por ciento. En otras palabras, es muy posible que durante el año en cuestión se haya extinguido 0.54 por ciento de las especies de las pluvialvas. Admitiendo que en este bioma se encuentren 10 millones de especies de seres vivos, lo anterior significa una pérdida de 54 000 unidades en 1989. Volviendo a calcular este número en la forma más prudente, o sea utilizando  $z = 0.15$ , obtenemos que en un año se han extinguido 27 000 especies de organismos de selva tropical, lo cual significa 74 por día, o ¡una cada 20 minutos!<sup>[581]. (xvi)</sup>

**Renovación de las especies insulares**

Hasta ahora hemos hablado más que nada del número de las especies, casi sin tocar el tema de la diferente estabilidad de cada una de ellas. En efecto, en términos técnicos hay que decir que cada especie de una isla o de un territorio determinado

tiene su propia y característica velocidad de *turn-over*.<sup>[71], [346], [486]</sup> Observaciones que se llevaron a cabo durante 25 años en un robledal de Inglaterra son especialmente aclaradoras para el concepto que vamos a exponer. Durante todo el periodo de observación, en ese bosque vivían entre 27 y 36 especies de aves nidificadoras. Cada año fueron halladas entre cero y seis especies “nuevas”, es decir, ausentes durante el año anterior. Al mismo tiempo, se registró la ausencia (“extinción”) de entre cero y seis especies de las que se habían hallado previamente. Cuando el bosque estaba poblado por un número bajo de especies, 30 o menos, se registraron dos o más nuevos inmigrantes, mientras que en presencia de un número mayor, 35 o más, aumentaban las “extinciones” (fig. 5.48). Las rectas de ambas gráficas se encuentran en un punto de abscisa ( $S$ ) = 32 y de ordenada (inmigraciones y “extinciones”) = 3. Aquel robledal, pues, alcanza el equilibrio con 32 especies de aves nidificadoras; en esas condiciones, pierde un promedio de tres especies por año, adquiriendo al mismo tiempo otras tantas diferentes. Durante el lapso de 25 años se observaron un total de 44 especies, de las cuales 16 siempre estuvieron presentes (especies estables), mientras las demás sufrieron uno o varios episodios de “extinción” y/o recolonización. De

**5.48** Inmigración y extinción de aves nidificadoras en Eastern Wood, Inglaterra (de G. Beven).

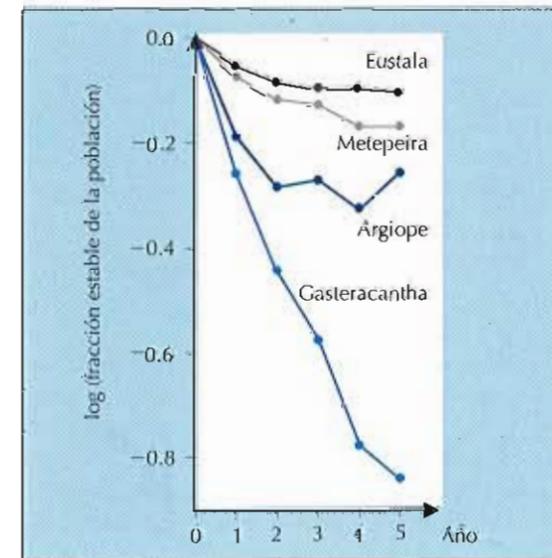


ellas, cuatro ocuparon el robledal durante un solo año (especies efímeras).<sup>[51]</sup> Estudios parecidos se realizaron con arácnidos constructores de telarañas en 108 islas del archipiélago de Bahamas. Durante seis años de cuidadosos muestreos se comprobó que más de 50 por ciento de las especies son residentes estables. Algunas arañas, como las del género *Eustala*, son muy estables y hasta territoriales; otras al contrario, que forman poblaciones pequeñas, como las *Gasteracantha*, se revelaron especialmente efímeras (fig. 5.49).<sup>[475]</sup>

De los estudios a los que nos referimos, y de muchas observaciones más que se han realizado en la naturaleza, podemos sacar algunas conclusiones:

- Cada isla, hábitat o territorio, está poblado por un número de especies que sufre fluctuaciones anuales o periódicas.
- Algunas de esas especies permanecen durante un plazo relativamente largo, mientras otras aparecen y desaparecen, efectuando colonizaciones más o menos efímeras.
- Por tales motivos la composición en especies de la población de cada isla, hábitat o territorio varía continuamente con el paso del tiempo.

**5.49** En las Bahamas el porcentaje de arañas que coloniza una isla en forma permanente disminuye al aumentar el lapso considerado (en ordenadas:  $\log_{10}$  del porcentaje de las poblaciones que permanecen). Solamente 15 por ciento de las poblaciones del género *Gasteracantha* sobrevive en una isla después de cinco años (de T.W. Schoener y D.A. Spiller).



De todo lo que hemos discutido en los apartados anteriores, procede una consideración de gran relevancia en nuestra ciencia: los patrones biogeográficos están muy lejos de ser estables; al contrario, su estudio en la dimensión temporal demuestra su fluidez y su dinamismo.<sup>[42]</sup>

**Distribución no estocástica de las especies**

¿Cómo se distribuyen las especies en un archipiélago? Hay dos respuestas posibles a este interrogante:

- Haciendo caso omiso de los vínculos ecológicos, las especies se distribuyen en forma aleatoria (distribución estocástica).
- Las especies no se distribuyen al azar sino que preferentemente tienden a formar ciertas agregaciones.

Si las especies de un archipiélago se distribuyeran al azar (hipótesis nula), el número  $C$  de las especies compartidas por dos islas resultaría de

$$C = (A/S) (B/S) \cdot S = AB/S,$$

donde  $A$  es el número de las especies de una isla,  $B$  el de la isla que estamos comparando y  $S$  el total de las especies presentes en el archipiélago. Para investigar este tipo de problema se estudiaron las especies de artrópodos arborícolas de nueve cayos del sur de Florida, utilizando  $n(n-1)/2$ ; es decir, 36 comparaciones binarias. La fauna de cada islote, de 63 a 103 especies sobre un conjunto de 500, ha sido comparada con la de cada uno de los demás, buscando las especies compartidas. Resultó que dos cayos elegidos al azar comparten un promedio de 22 especies más que las que serían de esperarse de acuerdo con la hipótesis nula. Así pues, podemos deducir que las especies del archipiélago no se distribuyen al azar en las diferentes islas sino que tienden a formar biotas similares en cada isla.

Con estos conceptos se relaciona el de la llamada “competencia difundida” que, según algunos autores, sería un factor de gran importancia biogeográfica. El concepto clásico de competencia interespecífica —que podríamos llamar “puntual”—, que se refiere a la situación en la que dos especies, como por ejemplo *Rattus rattus* y *R. norvegicus*, se limitan mutuamente en términos de espacios ocupados y de *fitness*, es bien conocido;<sup>6</sup>

<sup>6</sup> Nótese, de paso, que en ocasiones el mismo modelo puede aplicarse con éxito también a los grupos taxonómicos más altos; baste con pensar el caso de dinosaurios vs. mamíferos.

no obstante, a veces un organismo no está limitado por un competidor definido sino que se trata de la acción "colectiva" de toda una serie de especies. Ejemplo de ello es el bananero (*Coereba flaveola*), una de las aves más comunes del Caribe. De hecho, esta especie está presente en todas las islas, menos en Cuba, donde según los ornitólogos no hay ninguna especie que por sí sola pueda considerarse responsable de la falta de colonización por *C. flaveola*; sin embargo, el obstáculo estaría representado por un conjunto de especies que impide la presencia estable de *C. flaveola* en la isla.<sup>[487], [492]</sup>

**Agregación o anidamiento (nesting) de las especies**

Supongamos que en cierta región se encuentre un "archipiélago" de ambientes similares, sean islas o lagos, o cumbres de montañas, u otros, en donde está presente un conjunto de cinco especies. En algunas "islas" se hallarán las cinco, en otras cuatro o menos. Llamemos *A* a la especie que ocupa el mayor número de islas, *B* a la que sigue en cuanto a su frecuencia, y así hasta *E*, la que se encuentra en el número mínimo de tales lugares. En términos ecológicos, dos o más conjuntos de especies se indican como anidados si cada especie del(los) conjunto(s) menor(es) está presente también en el/los mayor(es). Por ejemplo, los conjuntos *A, B, C, D* y *A, B, D* son conjuntos anidados, mientras *A, B, C, D* y *A, B, E* no lo son. Si en un archipiélago dado las especies no muestran ningún anidamiento, esto se interpreta como el efecto de una perfecta casualidad en su distribución.

El índice *N* (nesting departure) es una medida de cuánto se aparta un conjunto de especies de la condición de anidamiento, y se calcula de acuerdo con el procedimiento que sigue: (1) se determina para una especie *i* el conjunto mínimo del que forma parte; (2) se determina el número de los conjuntos más ricos de especies, pero que no incluyen *i*: se obtiene así el valor de *N<sub>i</sub>* (nesting departure de la especie *i*); (3) se repite la operación para todas las demás especies; (4) al sumar tales valores se obtiene *N*.

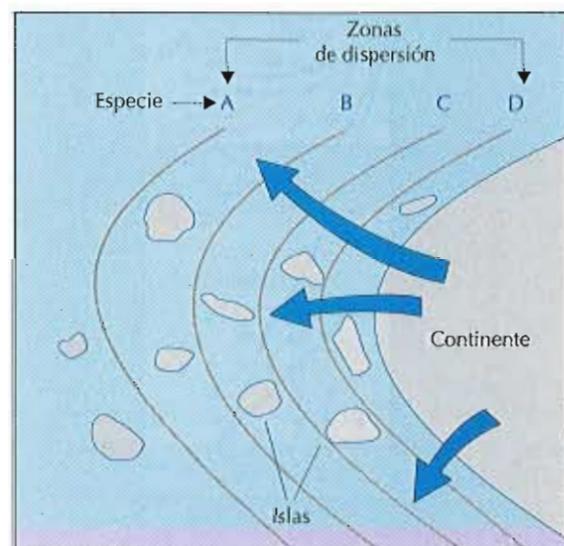
El índice *N* puede expresarse también en forma porcentual, o con respecto a la matriz presencia/ausencia, es decir:  $(100N)/(ST)$ , siendo *S* el total de las especies presentes en el sistema e *T* el número de los conjuntos (y de las islas) considerados.

Un caso bien estudiado es el de un "archipiélago" de 28 localidades de montaña en el sur de las Montañas Rocallosas, donde se halló un total de

26 especies de mamíferos terrestres. Las dos más frecuentes, *Sorex monticolus* y *Peromyscus maniculatus*, indicadas con *A* y *B*, se encontraron en todas las localidades, menos dos. Las dos más escasas, *Sorex hoyi* y *Spermophilus elegans*, *Y* y *Z*, pertenecen ambas a la fauna de un solo lugar del archipiélago (véase cuadro 5.8). Las 63 ausencias que en el cuadro se indican con - representan otros tantos casos de nesting departure. Por ello,  $N = 63$ , lo cual corresponde a 8.6 por ciento de las casillas de la matriz. De la simulación por computadora de 1000 archipiélagos de 28 islas, con igual frecuencia de especies pero distribuidas en forma aleatoria, resultó un índice *N* medio de 228 (desviación estándar: ± 18). Por lo tanto, el valor que se encontró en la naturaleza,  $N = 63$ , indica que la probabilidad de que las 28 faunas del cuadro estén anidadas por motivos casuales es extraordinariamente baja.

Si dos o más conjuntos de especies presentan anidamiento, en términos generales hay tres interpretaciones posibles: (1) el anidamiento se debe a la diferente capacidad de dispersión de las distintas especies (fig. 5.50); (2) el anidamiento se debe al hecho de que por efecto de la fragmentación del área de distribución se forman "islas" en donde la probabilidad de extinción es más alta para algunas especies que para otras, quizá también por el efecto de la extinción selectiva (véase

**5.50** Escenario hipotético de producción de subconjuntos anidados, provocado por lo diferente capacidad de dispersión de los especies continentales (según B.D. Potterson y W. Atmar; véase texto).



**Cuadro 5.8** PRESENCIA DE 26 ESPECIES EN 28 LOCALIDADES\*

Localidad	Especie de mamífero																										n. especies
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	
Rocky M.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	26
S. Juan	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X			24
Sanagre	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	-	Q	R	S	T	U	V	W	X			23
Pikes P.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	-					21
Jemez	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	-	O	P	Q	R	S	T	-						19
Unc. Plateau	A	B	C	D	E	-	G	H	I	J	K	-	-	N	O	P	-										13
La Sal	A	B	C	D	E	-	G	-	I	J	K	-	-	N	O	-	Q	-					V				13
Rabbit Hills	A	B	C	D	E	-	-	H	I	J	K	L	-	N	O	-											12
White	A	B	C	D	E	F	G	H	-	-	K	L	-	-	P	-											11
Abajo	A	B	C	D	E	F	G	-	I	J	K	-	-	-	-	-											10
Chuska	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	-	-	-	-	-	-											10
Sandia	A	B	C	D	E	F	G	-	-	-	-	M	-				R										9
Mogollon	A	B	C	D	E	F	-	H	-	-	L	-	-	P													9
Tavaputs	A	B	C	-	E	-			I	J	-	N															7
Mt. Taylor	A	B	C	D	E	F			I		-																7
Manzano	A	B	C	D	E	F					-	M															7
Sacramento	A	B	C	D	E	-	G				-	M															7
Black Range	A	B	C	D	E	F	H				-																7
S. Francisco	A	B	C	D	E	F	H				-																7
Zuni	A	B	C	D	E	F					-																6
S. Mateo	A	B	C	D	-	F						L															6
Capitan	A	B	C	D	E	-																					5
Magdalena	A	B	C	-	-	F							L														5
Pinaleno	A	B	-	D	E	-																					4
S. Catalina	A	B	-		F																						3
Chiricahua	A	B	-																								2
Guadalupe			C																								1
Organ			C																								1

\* Las 26 especies de mamíferos a que hacen referencia las letras A-Z pertenecen a los géneros (para comenzar por los más comunes): *Sorex*, *Peromyscus*, *Eutamias*, *Tamiasciurus*, *Microtus*, *Sciurus*, *Spermophilus*, *Thomomys*, *Ne-*

*toma*, *Clethrionomys*, *Marmota*, *Zapus*, *Ochotona*, *Mustela*, *Lepus*, *Phenacomys*, *Martes*, *Gulo*, *Lynx* (de B.D. Parterson, W. Atmar).

sección 5.3); (3) el anidamiento evidencia el "efecto acarreamiento" de una especie más rara por una más abundante (un ejemplo muy conocido es el de los parásitos, cuya presencia depende imprescindiblemente de la de sus huéspedes).

En el ejemplo al que nos estamos refiriendo, las dos primeras hipótesis podrían considerarse igualmente posibles. Sin embargo, para los mamíferos de las Montañas Rocallosas (y posiblemente para

muchos casos más) la teoría de la extinción parece ser la más probable.<sup>[406]</sup>

La teoría del anidamiento de las especies tiene implicancias evidentes en los estudios de las áreas, tanto naturales como antropizadas, que están sometidas a empobrecimiento florístico y faunístico, o sea al fenómeno de las extinciones locales. No olvidemos que, de hecho, estamos viviendo una época caracterizada por una imponente oleada de ex-

tinciones, locales y generales, que quizá sea comparable con los grandes acontecimientos de finales del Pérmico.

**Desarmonía**

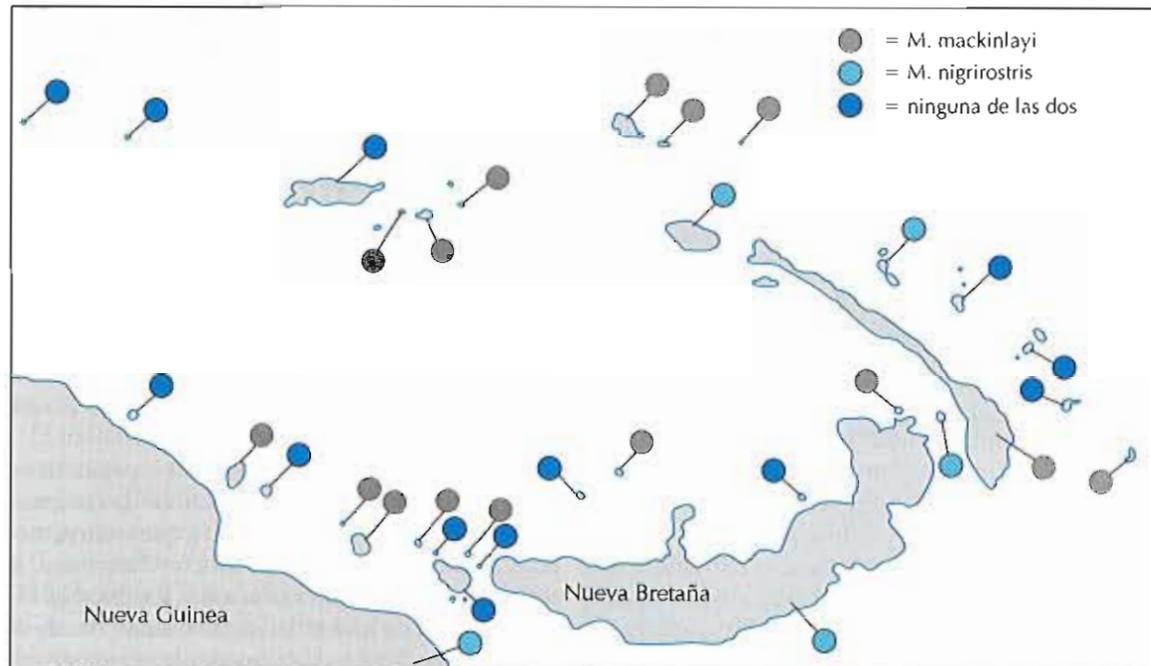
Otro aspecto de la no casualidad de la distribución de las especies, relevante para la biogeografía, concierne al concepto de desarmonía. Se trata del hecho de que, en general, la representación porcentual de los diferentes taxones en una isla es distinta de la de los mismos elementos en el continente. Por ejemplo, Madagascar no está ocupado simplemente por una flora y una fauna similares a las de África, sino de proporciones menores. Al contrario, se trata de un conjunto de especies característico, bastante diferente en la representación relativa de sus componentes, es decir desarmonioso con respecto al que encontramos en el continente. Otro ejemplo de desarmonía se desprende del estudio de los caracoles terrestres de las islas del Pacífico: en conjunto, se trata de una fauna semejante a la del Sureste Asiático; sin embargo, predominan las especies y familias con individuos de tamaño pequeño, prácticamente las únicas que puedan dispersarse con cierta facilidad de isla a isla, acarreadas por la madera

flotante. Además, muchas de las mismas islas están ocupadas por un escaso número de especies de árboles, o inclusive ninguna, simplemente porque en general sus semillas tienen un bajo poder de dispersión. Otra desarmonía de tipo ecológico concierne los coleópteros de la isla de Santa Elena: casi todas las especies son xilobios, pues con toda seguridad llegaron en troncos flotantes y/o en la madera llevada por el hombre. Estos mismos insectos son "desarmónicos" también desde el punto de vista taxonómico, pues 70 por ciento de ellos pertenece a una sola familia, los cutculíidos.

Por otra parte, es muy frecuente que la desarmonía no corresponda a factores históricos o ecológicos más o menos predecibles, sino que sea efecto del azar. El factor determinante en este caso es casi siempre la llamada "ventaja del primer ocupante": la especie que primero logra ocupar un nuevo territorio es, *ipso facto*, capaz de competir exitosamente con los invasores subsecuentes hasta su exclusión. Sólo así es como podemos explicar la distribución mutuamente excluyente, en tablero de ajedrez, pero desordenado, de dos especies competidoras de palomas en el archipiélago de Bismarck (fig. 5.51).<sup>[161]</sup>

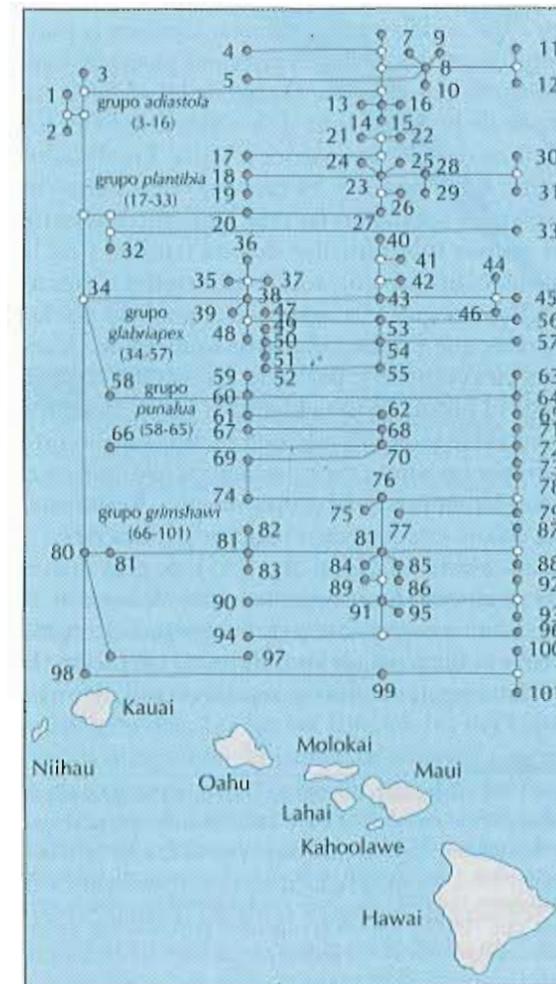
**5.51** Casi todas las islas del archipiélago de Bismarck están colonizadas por el colúmbido *Macropygia mackinlayi* o por una especie afín, *M. nigrirostris*. En algunas

islas no se halla ninguna de las dos; sin embargo, en ninguna isla están presentes ambas especies (de J.M. Diamond).



Siempre hablando de las peculiaridades de las biotas insulares, cabe recordar que en las islas oceánicas, que aparte de su origen suelen estar muy alejadas de los continentes, la evolución de las especies y hasta la especiación suelen ser más rápidas que el arribo de nuevos colonizadores, mientras que en las islas continentales se da el proceso opuesto. Un ejemplo del primer caso, son las Hawaii, en donde la especiación en *Drosophila* ha sido mucho más importante que las nuevas llegadas de este mismo grupo de dípteros (fig. 5.52).

**5.52** Árbol evolutivo de las 101 especies del género *Drosophila* de las islas Hawaii. Círculos negros: especies realmente existentes; círculos vacíos: especies hipotéticas. La isla más antigua, Kauai, está ocupada, entre otras especies, por las dos con caracteres más primitivos, indicadas con 1 (*D. primaeva*) y 2 (*D. atigua*). La posición de cada especie (en las abscisas) corresponde a la isla o al grupo de islas que ocupa (de H.L. Carson *et al.*, según M. Begon *et al.*).

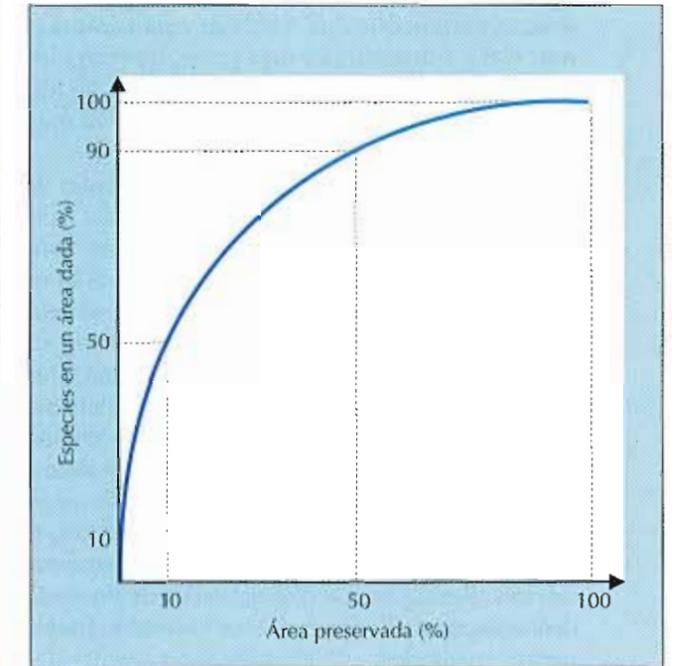


**Islas y conservación de la naturaleza**

Las áreas naturales no alteradas por el hombre, que ocuparon casi todo el planeta, se han reducido hoy a unas cuantas "islas" desparramadas en una extensión de cultivos, pastizales, bosques manejados, áreas urbanizadas, polígonos industriales y zonas rústicas. Muchos de los conceptos a los que nos referimos al tratar de las islas se aplican también a las áreas protegidas y a las que merecerían protección.<sup>[164], [384], [490], [512]</sup> Algunas preguntas que los problemas de la conservación de la naturaleza plantean a la biogeografía aplicada se resumen como sigue:

- ¿Qué tan grande tiene que ser una reserva natural, para que se proteja cierta especie, o ciertas especies, o todas las especies? (fig. 5.53)
- ¿Es preferible establecer una reserva grande, o muchas pequeñas?
- ¿Cuál es el número mínimo de individuos de una especie amenazada que hay que proteger para evitar su extinción?
- ¿Es preferible diseñar una reserva aproximada-

**5.53** Relación (teórica) entre el tamaño de un área protegida y el porcentaje de las especies originales que se conservan en ella. De acuerdo con esta curva, una reducción del tamaño del área de 50 por ciento implicaría la pérdida de 10 por ciento de las especies (de R.B. Primack).



mente circular, o elegir un modelo de contorno irregular?

- En el caso de que queramos crear un grupo de reservas, ¿es preferible que estén cercanas entre sí, o es más conveniente —para el medio de los territorios limítrofes y para las especies que queremos proteger— que estén alejadas?
- ¿Es efectivo que dos o más reservas cercanas estén conectadas entre sí por medio de corredores protegidos?
- Con motivo de evitar la caza ilegal, la contaminación y otros posibles efectos negativos, ¿es importante que una reserva esté rodeada por una franja de protección parcial?

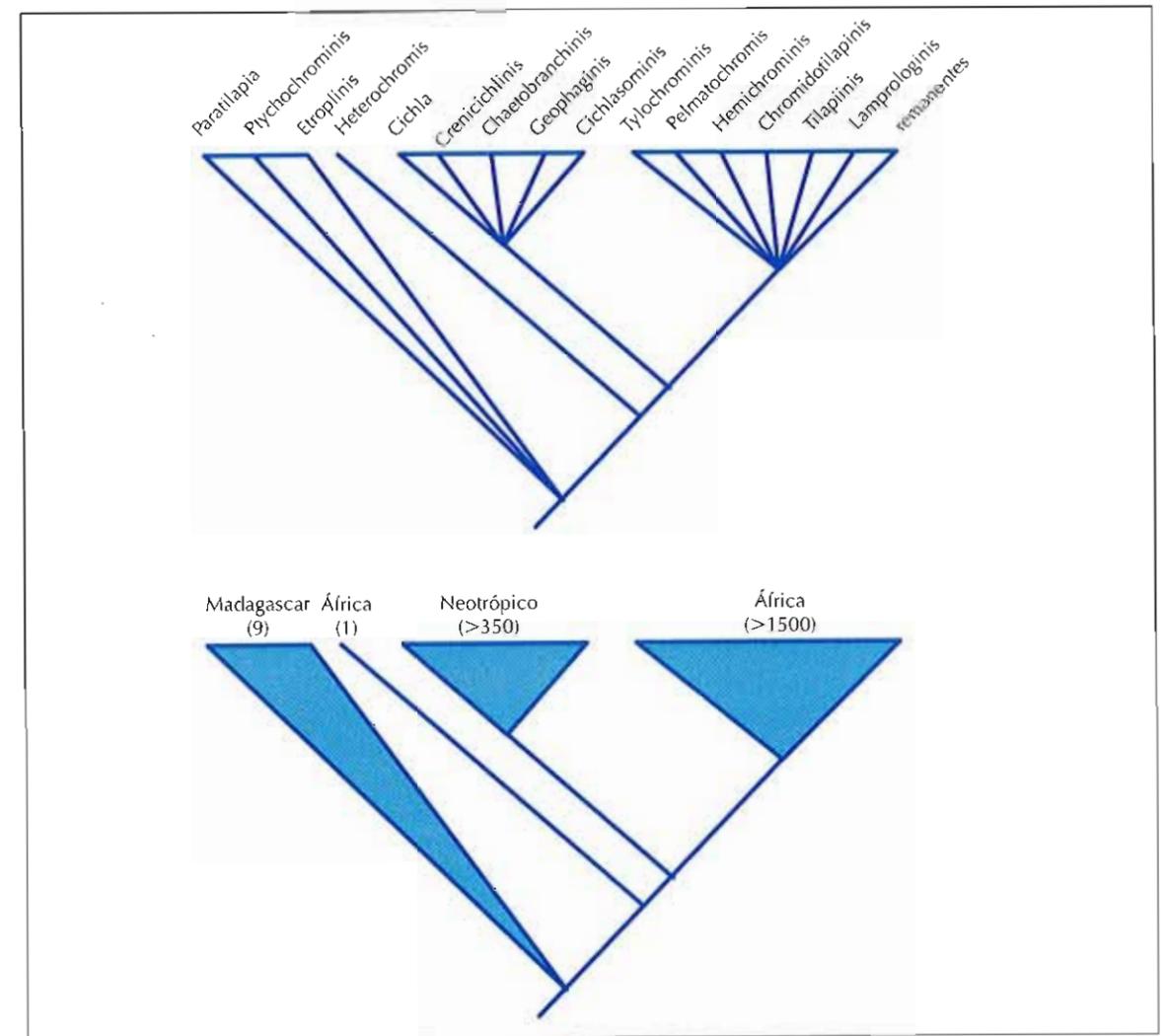
La primera consideración relevante es que una reserva natural demasiado pequeña está sometida, al igual que una pequeña isla, a una alta tasa de extinción. Las primeras especies que desaparecen son las que ocupan un nivel alto en la pirámide trófica, o sea los carnívoros, tanto porque dependen de la presencia de muchas especies más como porque su espacio vital, o si queremos su territorio de caza, es relativamente grande. Además, si una reserva es demasiado pequeña es muy probable que ocurran muchos apareamientos entre individuos consanguíneos (*inbreeding*), lo que implica la acumulación de caracteres desfavorables. Fundamentándose en este tipo de consideraciones, muchos científicos sostienen que, en iguales condiciones de cantidad de tierras que pueden protegerse, es preferible crear una sola reserva grande que dos o más de extensión menor. Cabe subrayar, por otra parte, que para los interrogantes que nos estamos planteando no hay respuestas unívocas, y el debate está todavía muy animado.<sup>[482], [523]</sup>

Además, cabe resaltar que las posibilidades de aplicar los principios de la biogeografía insular en la práctica de la gestión del medio ambiente son francamente escasas. De hecho, en el mundo 3.7 por ciento de la superficie de la tierra firme está sometido a algún régimen de protección legal, pero 98 por ciento de las reservas naturales no alcanzan los 10 000 km<sup>2</sup>, o sea, el umbral por debajo del cual no podemos hablar de protección efectiva de una biota.<sup>7</sup> Es evidente que, para la mayoría de los invertebrados, los términos de la cuestión son algo diferentes: por ejemplo, según algunos autores, el “área mínima” (por debajo de la cual no hay protección eficaz) para los invertebrados de una pradera sería de alrededor de 10 ha, es decir 0.1 kilómetros cuadrados.

Someter a régimen de protección las áreas más ricas en especies parecería ser el planteamiento más correcto de una política de conservación de los seres vivos. Sin embargo, no siempre es así. Supongamos un sistema de tres territorios, A, B y C, poblados por 5 000, 4 000, y 3 000 especies respectivamente. De las especies de A, 4 000 se encuentran también en B y 1 000 en C; B y C comparten 100 especies. Pudiendo proteger tan sólo dos de las tres áreas, ¿cuáles sería preferible elegir? Paradójicamente, convendrá escoger las dos más pobres en especies; de hecho, de la protección de las dos zonas más ricas, A y B, resultaría la sobrevivencia de 5 000 especies, mientras que protegiendo B y C, nos quedaríamos con 4 000 + 3 000 - 100 = 6 900 especies.<sup>[422]</sup>

Lo que acabamos de comentar se limita al aspecto puramente cuantitativo del problema; sin embargo las especies no son todas iguales en cuanto a su interés ecológico, biogeográfico, sistemático, evolutivo (de momento, pasaremos por alto su posible importancia estética, turística, económica, etc.). Por ende, es relevante considerar también la posición sistemática de las especies por proteger. Examinemos, por ejemplo, el caso de los cíclidos, un grupo de peces de agua dulce distribuido en los trópicos de América, África e India. En el cladograma de la figura 5.54 (arriba) —en parte sin resolver— señalamos las relaciones filéticas entre los grupos subordinados de esta familia, y en la misma figura (abajo), sus distribuciones vicariantes. Resulta que Madagascar está poblado por las especies que exhiben el mayor número de caracteres plesiomorfos y, por ende, las más interesantes desde el punto de vista histórico y evolutivo. De lo anterior se desprende que es más importante proteger las nueve especies malgaches que otras tantas (apomorfias) del grupo africano. Realmente, este último está integrado también por una especie, *Heterochromis multidens* (fig. 5.55), de gran interés por su especial posición sistemática. Solamente el estudio de esta especie, y de las malgaches, podrá aclarar la filogenia de los cíclidos, la evolución de sus estrategias tróficas y reproductivas, y otros

<sup>7</sup> En 1992 existía en el mundo un total de 6 931 áreas protegidas, por un total de 6 512 900 km<sup>2</sup>. Sin embargo, solamente dos tercios de tal extensión corresponden a territorios sometidos a protección más o menos integral (parques nacionales, reservas científicas, etc.). Tómese en cuenta, además, que 700 000 km<sup>2</sup> de la superficie estrictamente protegida corresponden al más grande parque nacional del mundo, el de Groenlandia.<sup>[590]</sup>

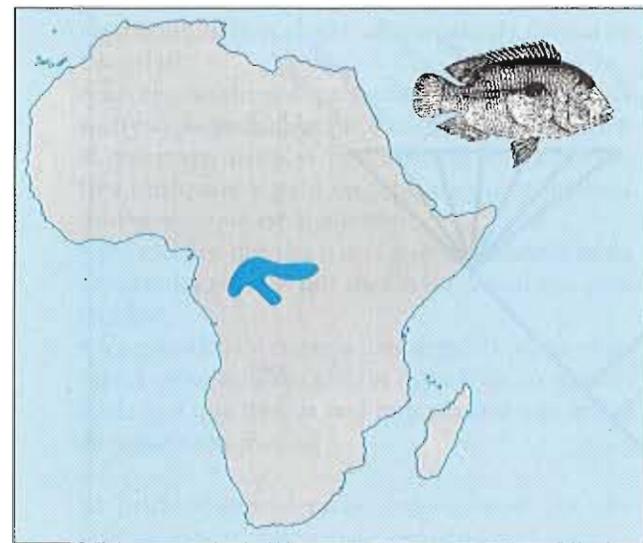


**5.54** Relaciones filéticas entre componentes de la familia Cichlidae (arriba). Los cuatro clodos principales de la familia, asociados a sus respectivos áreas de distribución (abajo). Se señala el número aproximado de especies por

cada clodo. La especie africana aparentemente aislada es *Heterochromis multidens* (de M.L.J. Staissny; véase texto).

interesantes problemas biológicos. Al contrario, las 200 y más especies —extremadamente recientes— de cíclidos del Lago Victoria (véase la sección 5.5) tienen un interés menor, debido a su gran uniformidad genética. De hecho, los cíclidos del Lago Victoria integran un “enjambre de especies” (*species flock*), en cuyo marco muchas formas, aun clasificadas en géneros diferentes, presentan el ADN mitocondrial que difiere menos de lo que difieren los ADN mitocondriales de muchos individuos de la especie humana. De ahí la paradoja —no tan paradójica al fin y a cabo— de que no todas las especies de seres vivos han sido creadas iguales.<sup>[518]</sup>

De los conceptos que acabamos de comentar surge la idea de algún “índice de valor taxonómico”, que tome en cuenta el nivel de plesiomorfia de un taxón y también su rareza en el marco del clodo al que pertenece. La aplicación de este índice se evidencia en el cladograma taxonómico-geográfico de la figura 5.56. Las ocho especies de loros del género *Pionopsitta* han sido evaluadas en términos de porcentaje de valor y, por tanto, de esfuerzo de protección merecido. La gráfica muestra que *P. pileata*, especie plesiomorfa, única representante de su rama filética, “vale” más que las tres especies de la cuenca amazónica.<sup>[39], [539]</sup>



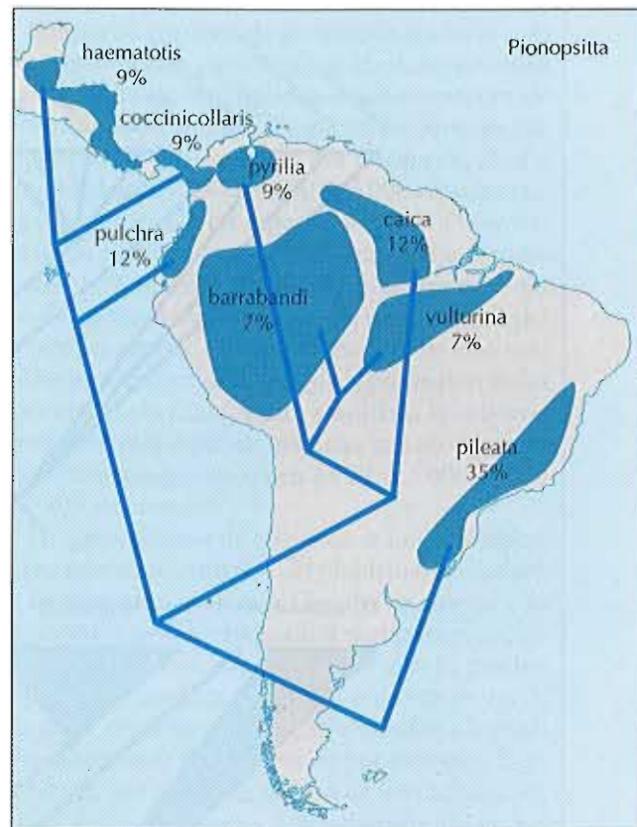
**5.55** Área de distribución del ciclida *Heterochromis multicoloris* (de M.L.J. Stiassny).

Un ejemplo de problema de protección que surge de relaciones de parentesco intraespecíficas es el de la tortuga verde. Hasta hace pocos años no se sabía si este quelonio, que efectúa migraciones de centenares de kilómetros en los mares cálidos, estaba representado por poblaciones genéticamente separadas o no. Los análisis del ADN han demostrado que se trata de poblaciones distintas, con un flujo génico recíproco extremadamente reducido. Lo anterior significa que cada población permanece fiel a la playa a donde vuelve a reproducirse, y que se dan muy pocos cruces entre individuos de playas diferentes. La consecuencia es que la protección de un tramo de costa repercute en una sola población, y no es efectiva para las demás.

**Peculiaridades de las biotas insulares**

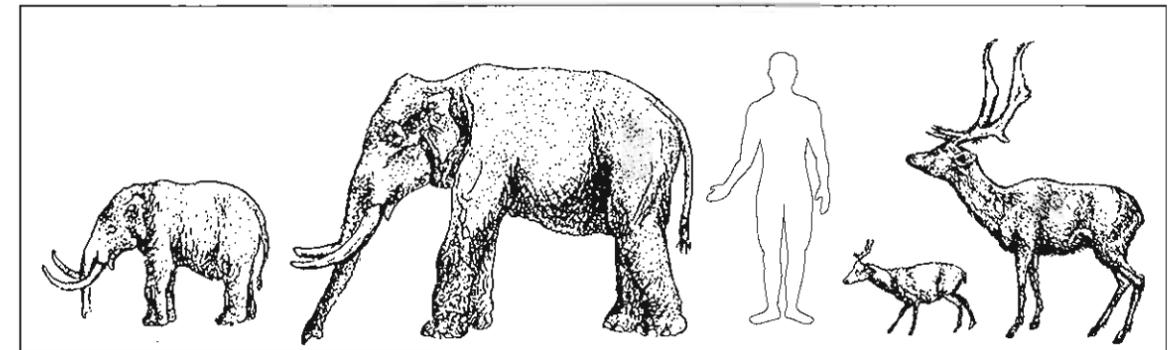
Las biotas insulares brindan muchas oportunidades para realizar observaciones de interés biogeográfico. Las faunas de las islas exhiben una serie de caracteres especiales, que resumiremos brevemente:

- **Baja diversidad.** Ya resaltamos los motivos principales de este hecho (área restringida, recursos limitados, lejanía de los continentes). Agregamos aquí que, en muchas islas oceánicas, la radiación se realizó a partir de unos pocos colonizadores, pudiendo producir así muchas especies, pero en un marco general caracterizado por la pobreza de taxones superiores, familias y órdenes.



**5.56** El valor conservacionista de la protección del loro *Pionopsitta pileata* sería más elevado que el de los demás especies del mismo género (35 por ciento) (de J. Cracraft y R.O. Proum, según G.F. Barrowclough).

- **Desarmonía.** A los ejemplos que ya mencionamos, cabe agregar un aspecto particularmente llamativo, pues se refiere a los grandes mamíferos: en las islas de clima cálido, podemos hallar venados, hipopótamos y elefantes, pero raras veces se encuentran caballos, rinocerontes o grandes carnívoros. Ello se debe a que los primeros pueden soportar largas travesías marinas, mientras que los otros temen el mar. La casi total ausencia de grandes carnívoros, como félidos, cánidos y hiénidos, se explica también por su necesidad de amplios territorios de caza y de una gran cantidad de presas potenciales. En las islas, a menudo los carnívoros no logran alcanzar el número mínimo que les permitiría una permanencia estable.
- **Enanismo de los grandes mamíferos.** Es, posiblemente, el efecto de dos factores distintos. En primer lugar, un tamaño corporal reducido es una ventaja para animales que ocupan ambientes de recursos alimenticios escasos, como son las islas



**5.57** Enonismo insular de algunos mamíferos del Pleistoceno. De izquierdo a derecho: *Elephas falconeri* (Sicilia y Malta), *E. maidriensis* (Sicilia y Mollia), *Megaceros cre-*

*tensis* (Creto) y *M. cozioti* (Cerdeño) (de A. Azzoroli, según S. Roffi y M. Serpagli, modificado).

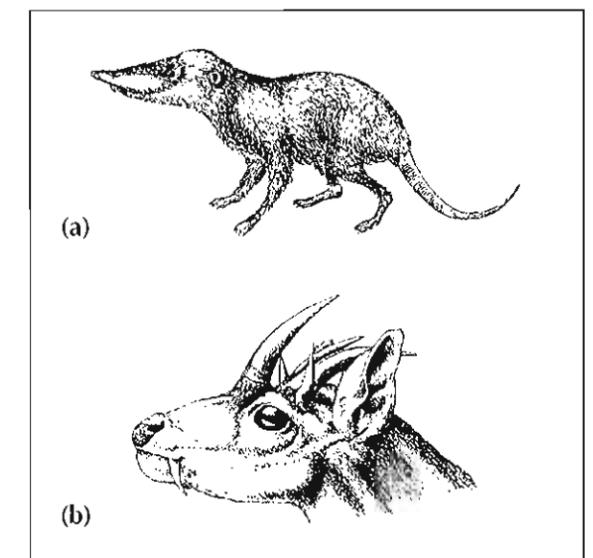
(recuérdese a este propósito que, en promedio, una isla está regada por una cantidad de aguas corrientes menor que la que se da en un área continental equivalente). Además, habría también una ventaja inmediata para los tamaños pequeños, en ocasión de las crisis alimenticias provocadas por sequías, periodos fríos, etc. Efectivamente, mientras que en los continentes los animales pueden migrar y buscar condiciones más favorables, no pasa lo mismo en las islas. Tómese en cuenta, en segundo lugar, que lo que favoreció la evolución hacia una talla cada vez mayor de muchos herbívoros, como caballos, cebras, ñus, bisontes, elefantes, ha sido la ventaja que ello representa ante los depredadores: cuanto más grande el herbívoro, tanto más difícil su captura. En las islas donde los depredadores son pocos, o faltan por completo, no hay ventaja selectiva para el aumento del tamaño en los herbívoros. Los dos motivos que aducimos pueden explicar por qué a partir del gran elefante continental europeo, *Elephas antiquus*, el elefante enano —alto tan sólo unos 90-100 cm— puede haberse originado en Sicilia durante el Pleistoceno (fig. 5.57). Otros ejemplos de enanismo son los hipopótamos y los cérvidos extintos de las islas del Mediterráneo y, actualmente, la población enana del jabalí de Cerdeña, el venado de Córcega, los pequeños tigres y los rinocerontes enanos de las islas del archipiélago de la Sonda.

- **Gigantismo de los pequeños mamíferos.** Los roedores e insectívoros desarrollaron con frecuencia formas insulares más grandes que la media del respectivo grupo. En las faunas actuales estos casos son muy difíciles de observar, puesto que el hombre, al introducir el perro y otros animales domésticos, acabó con la mayoría de las formas insulares

más características; sin embargo, se conocen muchos hallazgos fósiles que atestiguan este fenómeno. En el área mediterránea podemos reseñar la rata gigante y el litón gigante, ambos pleistocénicos, exclusivo de Sicilia el primero, compartido con Malta el segundo, y un insectívoro gigante del Plioceno (fig. 5.58a), de la península del Gargano, que en aquella época estuvo separada de la costa adriática de Italia.

- **Gigantismo de las aves rapaces.** Con frecuencia las islas están pobladas por aves carnívoras nume-

**5.58** Fauna pliacénica de la "isla fósil" del Gargano (sur de Italia): (a) insectívora gigante (*Deinogalerix longilud*: 55 cm, más la cola); (b) ciervo enano de cinco cuernos (*Hapliotomeryx*) (varios autores, según S. Roffi y E. Serpagli).



rosas y de gran tamaño. Posiblemente este fenómeno esté relacionado con la presencia de roedores e insectívoros de tamaño también grande y la ausencia de mamíferos depredadores.

- **Gigantismo de los reptiles.** Algunos reptiles insulares, posiblemente por los mismos motivos que aducimos para las aves rapaces, pueden alcanzar enormes dimensiones. Un ejemplo es el dragón de Komodo, en el archipiélago de la Sonda (*Varanus komodoensis*) y las tortugas terrestres, o galápagos, de las islas homónimas.

- **Apterismo.** En la ausencia de mamíferos depredadores, el vuelo no es necesario como comportamiento de huida para las aves; la desaparición de alas aptas para el vuelo implica un ahorro energético importante en las especies insulares. En la actualidad, el ave áptera más conocida es el kiwi de Nueva Zelanda, isla donde no hay mamíferos nativos. Muchos autores sostienen que también los insectos de las faunas insulares tienden a ser ápteros o, más en general, a sufrir un proceso de reducción de las alas (meiopterismo), e interpretan el fenómeno considerando que la pérdida de la facultad de volar en tales organismos reduciría las posibilidades de que el viento los arrastrara. Efectivamente, en las islas pequeñas los vientos son muy frecuentes y sabemos que gran parte de los insectos tiene una resistencia muy baja al agua de mar. En faunas de las islas de Madeira, Santa Elena, en las Kerguelen, en las Hawai y algunas otras más se han encontrado porcentajes elevados de insectos meiópteros; sin embargo, no ocurre lo mismo en las islas del norte del Atlántico, ni tampoco en el Mediterráneo o en los mares tropicales. De hecho, el meiopterismo insular no parece ser una regla general sino un fenómeno que afectaría especialmente aquellas faunas, sobre todo las de las islas oceánicas antárticas donde la flora es muy pobre y la mayoría de los insectos está asociada a los depósitos costeros de algas marinas (insectos talasófilos).<sup>[302]</sup>

- **Melanismo.** La tendencia hacia una coloración oscura o francamente negra es un fenómeno frecuente en los reptiles de las pequeñas islas. Los casos de las tortugas de las Galápagos y de las Seychelles han sido especialmente estudiados, así como las iguanas del Caribe, los escándidos del sureste de Asia y las lagartijas del Mediterráneo. Según una interpretación, el melanismo de los reptiles insulares se debería al hecho de que una coloración oscura ofrece una mejor protección contra los rayos del sol en un medio ambiente poco sombreado. Según otros, sería la consecuencia de un régimen

alimenticio pobre en lípidos, que favorecería los fenotipos que presentan un número bajo de ciertas células cutáneas (lipóforos) a las que están asociados los pigmentos de tipo carotenoide; consecuentemente, aumentarían los melanóforos y los tonos oscuros de la coloración. Finalmente, una tercera interpretación hace hincapié en el hecho de que las islas pequeñas suelen ser muy húmedas: se trataría, pues, de un caso particular de una “regla” ecológica, la regla de Gloger, que asocia el color oscuro de los animales a una elevada tasa de humedad del medio ambiente.

- **Morfología particular.** A un nivel intraespecífico, la deriva génica en las biotas insulares puede crear poblaciones aisladas con caracteres incluso muy diferentes de los que son dominantes en el continente. A veces se encuentran formas “exageradas” (*Excessivformen*). A nivel específico, podemos recordar la morfología muy especial del ciervo enano que durante el Plioceno ocupó la entonces isla del Gargano que ya mencionamos, cuyos cinco cuernos puntiagudos (fig. 5.58b) posiblemente representaban una defensa contra las aves rapaces.

- **Endemismo.** El aislamiento genético de las poblaciones insulares, así como la desarmonía de las biotas que integran, aceleran los procesos de especiación. Recordemos entre otros, el ejemplo de las drosófilas de las Hawai al que aludimos en este mismo capítulo. Sin embargo, cabe resaltar que el endemismo de los elementos insulares puede resultar también de fenómenos totalmente diferentes: baste pensar en el tuatara (*Sphenodon*), una reliquia de un grupo de reptiles que estuvo bien representado en el hemisferio austral y que está limitado hoy a 13 islotes de Nueva Zelanda.

- **Escasa especialización trófica.** Con gran frecuencia los animales que ocupan islas muy pequeñas presentan un amplio espectro trófico. En un ambiente limitado en cuanto al espacio y a los recursos alimenticios, la ventaja de los oportunistas omnívoros es evidente.

- **Vulnerabilidad.** Las faunas insulares están adaptadas a un medio ambiente “cerrado” y muy particular y, por ende, son muy sensibles a toda perturbación biológica, como la llegada de un depredador autóctono, del hombre, de la rata, del perro y de los demás animales que el hombre suele llevar consigo. Con mucha frecuencia los mamíferos, aves y reptiles de las islas, en ausencia de depredadores, no evolucionaron los comportamientos de alarma y de fuga, y fácilmente son exterminados por los invasores. Esta condición provocó la desaparición de muchas especies: baste recordar al dodo y el so-

litario, dos grandes aves no voladoras, endémicas de la isla Mauricio la primera, y de Rodríguez la segunda. El mismo tipo de factores hizo que se extinguieran todos los herbívoros enanos e insectívoros o roedores gigantes de las islas del Mediterráneo. Agreguemos que en las Hawai, 14 de las 36 especies de aves endémicas han desaparecido debido a una enfermedad provocada por protozoarios que llegó con aves enfermas introducidas por el hombre. Para finalizar el tema recordaremos que 90 por ciento de las extinciones de especies de aves, a partir del siglo XVII, afectó endemismos insulares.

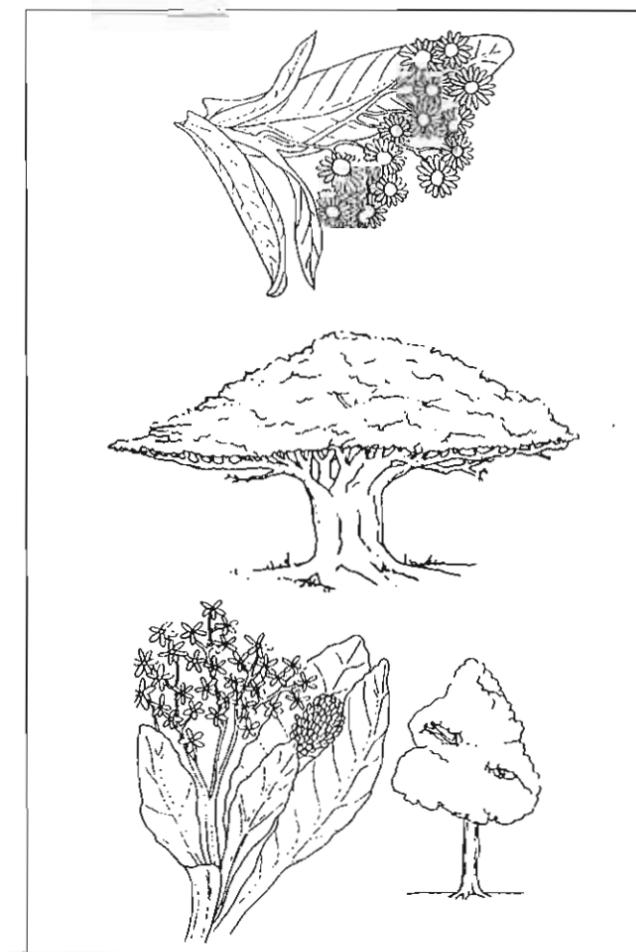
- **Ausencia de árboles.** Como ya mencionamos, muchas islas oceánicas están desprovistas de árboles debido al bajo poder de dispersión de sus semillas. Por otra parte, en algunas de estas islas algunas plantas típicamente herbáceas han sufrido un proceso de evolución que terminó por transformarlas en formas arbóreas. En la isla de Santa Elena, por ejemplo, algunas compuestas —una familia, cuyos representantes “normales” muy raras veces rebasan el tamaño de un girasol— son árboles que rebasan los 7 m (fig. 5.59).

- **Estrategia K.** Los mejores colonizadores de islas, son estrategias r, es decir, especies generalistas, con tasa de reproducción alta y poder de dispersión elevado. Sin embargo, las especies mejor adaptadas a la vida insular son, paradójicamente, estrategias K, o sea especialistas tróficas, de hábitat restringido, con tasa de reproducción baja y poco móviles. Todo ello indica claramente que después de colonizar una isla, las especies tienden, en el curso del tiempo, a pasar de una estrategia r a otra, cada vez más netamente K.

Como conclusión de este apartado, cabe recordar que los cambios evolutivos que sufren las especies, en respuesta a las condiciones insulares, son muchos y a veces drásticos, y se enmarcan en lo que comúnmente se indica como “síndrome de insularidad”<sup>[123], [26], [33], [92], [302], [575]</sup>

### El caso de las Hawai

La biogeografía insular es un tema inmenso. Nos limitaremos a incluir algunas informaciones acerca de un grupo de islas especialmente bien estudiadas, y muy retiradas del resto de las tierras firmes: el archipiélago de las Hawai. Estas islas volcánicas, ordenadas a lo largo de una línea de casi 2000 km, emergieron en etapas distintas entre 15 (las del extremo NO) y 0.7 millones de años atrás (las del extremo SE). Su cobertura vegetal se debe en gran parte a una mirtácea, el género *Metrosideros*,



5.59 Algunas compuestas arbóreas de la isla de Santa Elena (de S. Carlquist, redibujado).

cuyo nombre que significa “médula de hierro” alude a la extraordinaria dureza de su madera. Sus semillas muy pequeñas pueden ser transportadas a grandes distancias por el viento y pueden desarrollarse hasta en el poquísimo suelo que se acumula en las grietas de los derrames de lava. Esta mirtácea, ampliamente difundida en muchas islas del Pacífico, es muy variable y tiene gran poder de adaptación, pudiendo desarrollarse desde un pequeño arbusto hasta un árbol relativamente grande. Los análisis de ADN han revelado que los metrosideros de las islas Hawai provienen de Nueva Zelanda (vía islas Marquesas).<sup>[592]</sup>

Las Hawai están pobladas por 1729 especies de plantas superiores, entre las cuales 20 por ciento son endémicas, en su mayoría de origen indo-malayo (40 por ciento) o americano (18 por ciento). Además, se encuentran muchas especies de hele-

chos, casi todos de distribución geográfica muy amplia. Las zonas de montaña, que alcanzan una altura de 4 200 m, están pobladas por plantas de tipo alpino, muy aisladas desde dos puntos de vista por tratarse de elementos alpinos, o sea de clima templado-frío en un entorno tropical, y por vivir en islas oceánicas. Lo anterior justifica que el porcentaje de endemismo de esta flora sea de ¡91 por ciento! Otra peculiaridad más de las plantas de este archipiélago es la frecuencia de flores de gran tamaño, que pueden ser polinizadas por los pájaros: este hecho se relaciona con la escasez de los grandes insectos que más comúnmente desempeñan el mismo papel. Finalmente, es notable que muy contadas especies de orquídeas se hallen en las Hawai; su lugar lo ocupan 150 especies de lobeliáceas, familia tropical similar a las campanuláceas.

Por su posición extremadamente aislada, el archipiélago nunca fue alcanzado por peces de agua dulce, ni tampoco por anfibios, reptiles o mamíferos, con excepción de una especie de murciélago. Entre los insectos, faltan 21 órdenes. Sin embargo, todo lo que señalamos se refiere al período anterior a la llegada del hombre. Por ejemplo, las Hawai estuvieron totalmente desprovistas de hormigas, mientras que hoy están pobladas por 36 especies, todas ellas de introducción paratrópica involuntaria.

Las pocas especies de insectos que en forma autónoma y hace mucho tiempo lograron colonizar las islas dieron lugar a una notable radiación: se calcula que de no más de unos 400 inmigrantes se formaron las actuales 4 000 especies endémicas. La radiación evolutiva produjo especies de costumbres muy especiales: la entomofauna de las Hawai cuenta con un grillo casi marino, que vive en la franja de la orilla del mar que se seca rítmicamente por el efecto del movimiento de las olas [batiente]; una larva de libélula se ha adaptado a vivir en el suelo húmedo, orugas de mariposas nocturnas carnívoras y muchas especies más de costumbres insólitas. Importantes fenómenos de radiación comprenden los grillos, los carábidos y algunos grupos de dípteros. Estos últimos, de los géneros *Drosophila* y *Scaptomyza*, cuentan con 1 200 espe-

cies a nivel mundial, de las que una tercera parte son endémicas de las Hawai. La extraordinaria especiación de estos grupos se debería a la formación de poblaciones boscosas alopátricas, separadas entre sí por grandes derrames de lava, y a repetidas invasiones de isla a isla. Además, las larvas de las drosófilas se desarrollan en nichos diferentes, pues en lugar de explotar la fruta en descomposición —como ocurre usualmente— se han adaptado a la savia fermentada de diferentes plantas endémicas.

Los únicos vertebrados terrestres que existen en el archipiélago, las aves, derivan de tan sólo 15 colonizaciones. Se trata de un conjunto altamente desarmónico, pues 18 de las 40 especies endémicas son drepanínidos (fingílidos). Esta pequeña tribu, exclusiva de las Hawai, se ha diferenciado en un pequeño abanico de formas: algunos parecen pinzones, otros loros y otros, finalmente, picafloros.<sup>[116]. [1550]</sup>

#### Islas fósiles

Con motivo de la variación del nivel del mar, o debido a fenómenos volcánicos, las islas representan episodios más o menos temporales en el panorama geográfico y geológico. Efectivamente, se conocen territorios que hoy forman parte de los continentes, y que antes fueron islas. Desde el punto de vista biogeográfico, ello se deduce de los hallazgos de formas fósiles claramente insulares. Nos referimos ya al ejemplo del Gargano: algunos fósiles pliocénicos —el insectívoro gigante, el ciervo de cinco cuernos y los restos de grandes aves rapaces indican la antigua condición insular de lo que hoy es un promontorio en la costa del sureste de Italia—.<sup>[205]</sup> Otro ejemplo es el territorio al sur de la ciudad de Catanzaro en Calabria (en el extremo sur de la Península Italiana): se trataría de una isla pleistocénica, pues su paleofauna estaba integrada por un ciervo enano y una forma de *Elephas antiquus* de tamaño reducido.<sup>[60]</sup> Por deducciones análogas, fundamentadas en fósiles de mamíferos, se considera que también otras zonas de los Apeninos hayan sido en el pasado otras tantas islas mediterráneas.

## EL PANORAMA BIOGEOGRÁFICO

Ya en el año de 1964, C.B. Williams había descrito con muchos pormenores la riqueza de las formas vivientes de nuestro planeta, al escribir: “El número total de los seres vivos que están presentes en cada momento es casi inimaginable y seguramente incalculable. En cada gramo de suelo se encuentran 1 000 millones de bacterias; un litro de agua de mar contiene 100 000 diatomeas; casi 1 000 millones de insectos y más de un millón y medio de millones de ácaros se hallan en el suelo de una hectárea de bosque, sin contar los que viven en los árboles. Hemos calculado que en un momento dado hay en el mundo entre  $10^{18}$  y  $10^{19}$  insectos, es decir, entre un millón y 10 millones de billones”.<sup>[573]</sup>

En el presente capítulo examinaremos, someramente al menos, las características biogeográficas

generales de algunos grupos taxonómicos, entre ellos el caso del ser humano, que son de interés general. Debido a la peculiaridad del medio ambiente que colonizan, dedicaremos una sección especial a los organismos de agua dulce.

Sin embargo, por falta de espacio en este libro y por el hecho de que para muchos taxones faltan en la literatura trabajos de síntesis destinados al lector no especialista, nos fue omitir muchos grupos importantes.

A pesar de ello y sin respetar el orden sistemático, empezaremos por los poríferos, para seguir con los protozoarios, los rotíferos y los nematodos, habida cuenta de que presentan problemas biogeográficos similares ya que todos ellos exhiben el fenómeno de la criptobiosis.

### 6.1 Algunos grupos sistemáticos

#### Poríferos

Las esponjas marinas actuales, de las que se conocen unas 5 000 especies, se encuentran en todas las latitudes y profundidades.<sup>[470]</sup> La mayor riqueza específica se da en las aguas costeras tropicales, sobre todo en los arrecifes. Al contrario, desde el punto de vista de la biomasa, son especialmente importantes en la Antártida donde, por otra parte, su variedad taxonómica es bastante limitada (menos de 300 especies, de las que más de la mitad son endémicas). En las aguas poco profundas, donde es muy sensible el efecto de abrasión por el hielo flotante, son escasas; sin embargo, entre los 30 y los 600 metros de profundidad pueden representar hasta los tres cuartos de la biomasa total. En ciertos fondos las espículas de las esponjas, sobre todo hexactinélidas, pero también demosponjas,

forman un estrato de medio metro o más de espesor. La gran abundancia de esponjas en los mares antárticos, con frecuencia de gran tamaño, se debe a condiciones tróficas favorables y a la estabilidad del medio ambiente, así como a la abundancia de rocas que los glaciares depositan en el fondo del mar. De hecho, la disponibilidad de un sustrato rocoso es importante para que estos organismos puedan fijarse y desarrollarse.

En el Océano Ártico el número de las especies es menor —casi 200—, hay pocos endemismos y los individuos son también menos abundantes debido a cierta inestabilidad de las condiciones físicas de estos mares. Cabe subrayar que desde el punto de vista sistemático los mares árticos y antárticos están poblados en conjunto por unos 150 géneros de poríferos; de ellos, 40 por ciento son co-



munes a las dos áreas (distribución bipolar); sin embargo, muy contadas especies parecen ser compartidas por ambas regiones.

Algunas esponjas típicas de los mares circumpolares viven también en las aguas profundas y frías de otros océanos. El medio ambiente de los fondos marinos profundos es típicamente oligorrófico, puesto que la sedimentación es lenta y el aporte de materiales orgánicos es escaso. Esta situación resulta favorable para los organismos filtradores, como las esponjas, que en los mares profundos forman parte importante de la biomasa total. Dos géneros, *Asbestopluma* y *Chondrocladia*, se han encontrado en profundidades que rebasan los 8000 m. En los mares menos profundos, eutróficos, la sedimentación es más rápida: esta situación favorece más a los filtradores que a aquellos organismos como holoturias, poliquetos, algunos moluscos, etc., que se alimentan con detritus sedimentado (*deposit feeders*).

De todas formas, en los mares templados, y aún más en los tropicales, es donde se encuentra la mayor parte de las especies de esponjas (tan sólo en el Mediterráneo hay casi 600). Los mares del sur-este asiático, y particularmente los ubicados entre el Océano Índico y el Pacífico occidental, son especialmente ricos; al contrario, el Pacífico central es relativamente pobre, quizá debido a los violentos tifones que impiden el desarrollo de muchas especies costeras de poríferos. Finalmente, cabe resaltar las afinidades que se dan entre los poríferos de la costa pacífica de California y América Central, y los de las Antillas; ellas se deben al hecho de que durante el Mioceno la abertura del Istmo de Tehuantepec provocó la comunicación entre ambos mares y sus respectivas biotas.

Algunas esponjas colonizan las aguas salobres, asentándose en zonas diferentes de acuerdo con la diferente salinidad. Solamente 2 por ciento de las esponjas —esencialmente, la familia Spongillidae— vive en agua dulce. Con mucha frecuencia colonizan fondos de escasa profundidad; sin embargo, en el lago Tanganyika (donde se encuentran algunas especies endémicas del género *Nudospongilla*) se han hallado poríferos a una profundidad de hasta 650 m. Finalmente, recordemos que hay especies que logran colonizar inclusive los arroyos de las altas montañas. En términos geográficos, no es redundante señalar que mientras algunos géneros y especies de esponjas de agua dulce son prácticamente cosmopolitas, otros están limitados a ciertas áreas o franjas climáticas, como el género *Metania*, exclusivo de los trópicos, o *Uruguayia*, cuya área

de distribución está limitada a la cuenca del río Uruguay.

### Protozoarios

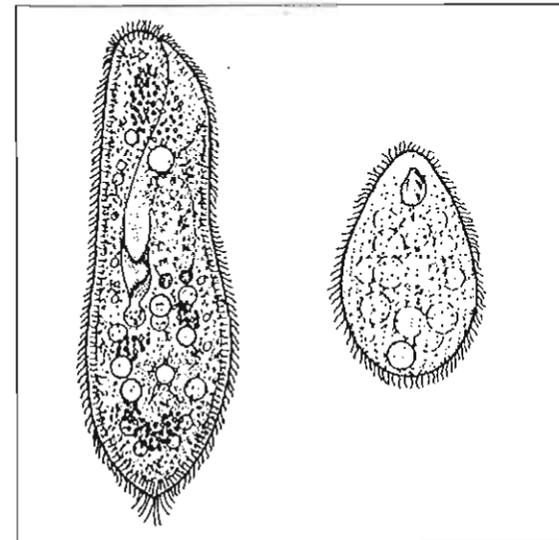
Tanto los protozoarios como los rotíferos, nematodos (grupos de vida libre), tardígrados y algunos otros elementos de la microfauna, muy diferentes en cuanto a su posición sistemática, pueden examinarse en conjunto, pues se trata de organismos de tamaño muy reducido que dependen de la presencia de agua también cuando viven en el suelo (hidrobiontes) y que son capaces de entrar en criptobiosis —manifestar formas de vida latente, como esporas u otras—, lo cual les permite superar condiciones ambientales incluso drásticamente desfavorables, como sequía, temperaturas extremas, escasez de oxígeno, etc. Por ello, estos organismos tienen un poder de dispersión excepcional, así como una gran capacidad de indigenación y de colonización de hábitats nuevos y alejados entre sí. En consecuencia, muchas especies se distribuyen sobre vastas áreas geográficas e incluso rienden a ser realmente cosmopolitas. Una clasificación que tiene registro de los datos moleculares subdivide por completo el mundo viviente entre tres dominios (divididos en reinos y subreinos): Archaeobacteria (Woese, 1977), Eubacteria (Woese y Fox, 1977) y Eucaryota (Chatton, 1925), de acuerdo con la nomenclatura de Kusakin y Drozdov.<sup>[298]</sup>

Los protozoarios son organismos eucariotes unicelulares, móviles y esencialmente fagotróficos, que hasta hace pocos años se consideraban parte del reino animal. Subsecuentemente, han sido incluidos en el reino Protista<sup>[112]</sup> o Protoctista,<sup>[330]</sup> integrado por 45 *phyla*, de los cuales 20 comprenden formas “protozoológicas”, los demás están integrados por “algas unicelulares”, “hongos inferiores” y otros organismos más de atribución incierta. Estudios más recientes, basados en datos moleculares y ultraestructurales, han puesto de manifiesto la naturaleza artificial de tal agrupamiento, de ahí la propuesta de Corliss<sup>[113]</sup> de un nuevo esquema en el que los protozoarios ocupan el nivel de reino. Los eucariotas, por lo tanto, se clasificarían en seis reinos: Archaeozoa (Haeckel, 1894), Protozoa (Goldfuss, 1818), Chromista (Cavalier-Smith, 1981), Plantae (Linneo, 1753), Fungi (Linneo, 1753) y Animalia (Linneo, 1753).

Independientemente de cómo podemos clasificarlos, los protozoarios representan una porción importante de la biomasa existente y tienen un papel relevante en la dinámica de la biosfera. Resulta algo sorprendente el hecho de que un grupo de

origen tan antiguo (unos 2000 millones de años), y tan ampliamente difundido, hoy cuente con poco más de 40 000 especies vivientes, es decir, aproximadamente la misma cantidad que la familia Curculionidae (coleópteros). El grupo más abundante lo conforman los Sarcodina, con 16 000 especies; siguen los Flagellata (9 000) y los Ciliata (7 700). Una posible explicación de la relativa pobreza en especies de los protozoarios es que con frecuencia no hay coincidencia entre **morfoespecie**\* y especie biológica; en otras palabras, formas prácticamente idénticas pueden corresponder a entidades caracterizadas por diferencias moleculares, que indicarían una condición de incompatibilidad genética, o sea una separación de nivel específico. Efectivamente, en los protozoarios la especiación con frecuencia no implica una diferenciación morfológica. Por ejemplo, el bien conocido y estudiado *Paramecium aurelia* es en realidad un conjunto de al menos 15 “especies hermanas”, que se diferencian según sus patrones electroforéticos, citoplasmáticos y mitocondriales (fig. 6.1). Otro ciliado bien conocido por su distribución “cosmopolita” es *Tetrahymena pyriformis*; los análisis de laboratorio y particularmente el estudio comparado de las moléculas “cronométricas”, como el ARN 5S y 5.8S, indican que se trata realmente de un conjunto de al menos 16 especies, cuya radiación remontaría a

6.1 Protozoarios ciliados: *Paramecium aurelia* (longitud: ca. 150  $\mu\text{m}$ ) y, a lo derecho, *Tetrahymena pyriformis* (longitud: ca. 40  $\mu\text{m}$ ). Ambos organismos son frecuentes en los aguas dulces ricas en detritus vegetal en descomposición (de H. Streble y D. Karuter).



unos 40 millones de años atrás (recuérdese que la duración media de vida de una especie suele ser de unos pocos millones de años). Durante este lapso, las especies del conjunto *T. pyriformis* han alcanzado un nivel de diferenciación molecular enorme, correspondiendo al que en los metazoos se registra entre géneros, órdenes e incluso clases.<sup>[378], [574]</sup> Es lógico suponer que las estructuras orgánicas de los protozoarios representen otros tantos máximos adaptativos, en cuyo marco la morfología permanece “bloqueada”, mientras lo que se diferencia, y muy sensiblemente, son los ácidos nucleicos, las enzimas e incluso las proteínas estructurales. De hecho, tales diferencias moleculares no implican una variación en el arreglo general que caracteriza la morfología del organismo. Se trata, pues, de un patrón evolutivo en cierta manera opuesto al que ocurre, por ejemplo, en los mamíferos; en un lapso relativamente corto, estos organismos sufrieron una radiación evolutiva enorme, que afectó esencialmente su morfología, sin involucrar cambios moleculares muy importantes.<sup>[377]</sup>

Lo que acabamos de reseñar tiene una gran importancia biogeográfica, pues arroja una luz totalmente nueva sobre la visión tradicional de las áreas de distribución de los protozoarios y su condición supuestamente cosmopolita. En realidad, los grupos supraespecíficos que corresponden a las viejas morfoespecies son cosmopolitas, pero no siempre ocurre lo mismo con las especies; hay que recordar que en el marco del grupo *Paramecium aurelia* sí se encuentran algunas poblaciones sexualmente complementarias (*mating types*), que por ello representan verdaderas especies cuya distribución puede considerarse realmente cosmopolita al abarcar todos los continentes. Lo anterior plantea un problema biogeográfico interesante: ¿cómo es posible que en *Paramecium*, un grupo cuyos representantes al parecer no desarrollan esporas u otras formas de resistencia, se encuentren especies realmente cosmopolitas y puedan colonizar también los charcos más aislados en distintos continentes? La interpretación más corriente es que estos organismos puedan ser acarreados sobre distancias cortas por caracoles terrestres y/o plumaje y pelo mojado de aves y mamíferos. Se trataría de eventos muy poco frecuentes, pero no improbables a largo plazo. Para explicar la dispersión de uno a otro continente se formula la hipótesis de las confluencias entre ríos, debida a la retracción de los mares durante los paroxismos de las glaciaciones (véase cap. 7).<sup>[565]</sup>

Además de lo que ya mencionamos acerca de algunas especies hermanas, cabe recordar que algu-

nas morfoespecies, como *Paramecium africanum*, frecuente en África Central, ocupan áreas relativamente restringidas, y otras especies son típicas de los trópicos o de un solo hemisferio.<sup>[172]</sup> En lo que se refiere a las tecamebas, se ha percibido una correlación significativa entre el inverso del tamaño corporal de las especies y la amplitud de su distribución; de hecho, las distribuciones de las especies cuyo diámetro mide menos de 100-150  $\mu\text{m}$  son mucho más cosmopolitas que las de mayor tamaño (200  $\mu\text{m}$  o más). Consideraciones de orden físico (ley de Stokes) inducen a pensar que el viento transporta a las especies pequeñas por grandes distancias con mucha mayor frecuencia que a las especies grandes.<sup>[572]</sup>

Es distinta la situación de los protozoarios parásitos, que claramente depende de la distribución de sus respectivos huéspedes; por ejemplo, los opalíndos del género *Zelleriella* colonizan el intestino de los Leptodactylidae (los "sapos" del Sur, un grupo integrado por unas 600 especies). Al igual que sus huéspedes, estos protozoarios se hallan solamente en Australia y América del Sur, y atestiguan las antiguas conexiones entre ambos continentes.<sup>[389]</sup> En otros casos, como en los *Plasmodium* que provocan el paludismo, los huéspedes son dos: el hombre y el mosquito *Anopheles*; por ende, la presencia del parásito está limitada por la presencia simultánea de ambos. En términos generales, la interacción huésped/parásito es un fenómeno dinámico que tiende hacia una relación cada vez más especializada hasta llegar a la condición en la que cierta forma parásita se restringe paulatinamente hasta coincidir con una línea genealógica única. En los protozoarios parásitos, aún más que en los de vida libre, la distribución geográfica que se señala en la literatura clásica se refiere a menudo a las morfoespecies de la sistemática tradicional; las especies biológicas, al contrario, con frecuencia ocupan áreas más restringidas, colonizando a veces una senda población de la especie huésped.

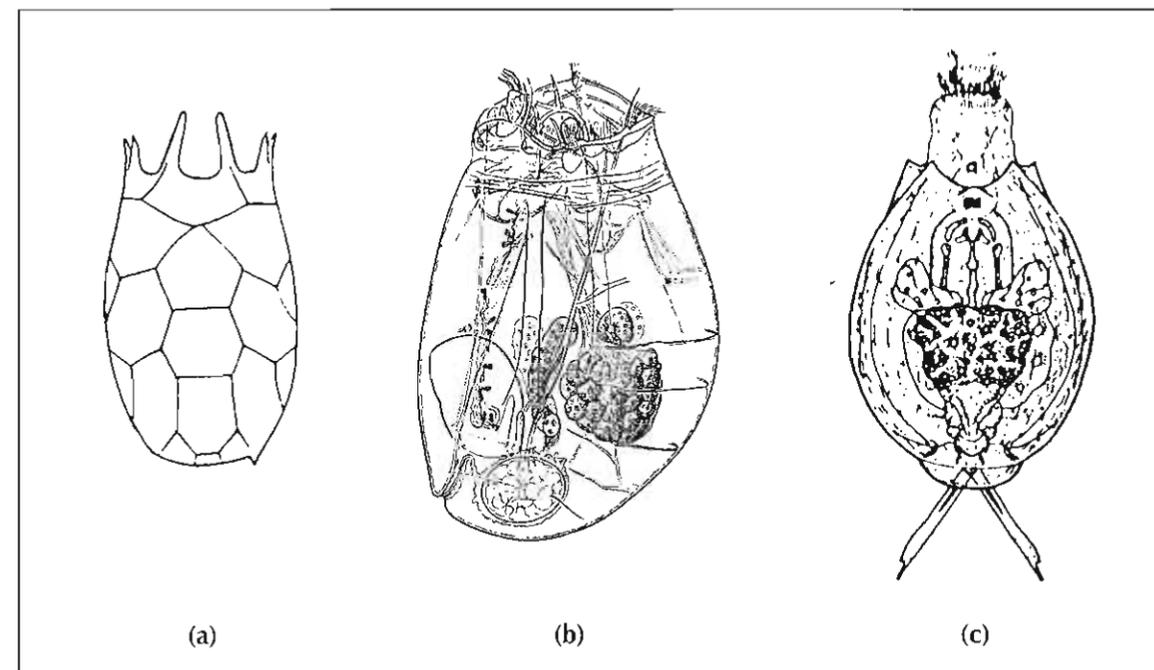
### Rotíferos

Este phylum también está integrado por especies de distribución muy amplia que a menudo abarca varios continentes. Más que a una lógica geográfica, su distribución parece ajustarse a patrones ecológicos: hay especies marinas, otras lacustres, otras que prefieren los pequeños charcos o los manantiales, otras que colonizan el suelo o los musgos.<sup>[154]</sup> Sin embargo, las distribuciones geográficas de algunas de ellas no son obvias. En los trópicos, por ejemplo, el género *Brachionus* es especialmente

abundante, mientras en los climas templados y fríos es frecuente *Notholca*. Otros géneros y especies se distribuyen en el mundo en forma irregular, aparentemente al azar y sin estar sometidas a vínculos geográficos ni ecológicos. Es el caso del género *Trochosphaera*, que está representado en América del Norte, Asia, África y Australia, pero que nunca se ha encontrado en Europa Occidental. En África hay un número limitado de especies, además poco características, mientras en Madagascar y también en Nueva Zelanda se encuentran endemismos muy peculiares. Es también interesante señalar que algunas áreas del mundo son extraordinariamente ricas en rotíferos, como es el retículo hidrográfico posglacial de América del Norte. Finalmente, no es infrecuente el fenómeno de invasiones masivas —de corta duración— de especies exóticas en áreas donde normalmente no se encuentran. Por ejemplo, *Keratella tropica* (fig. 6.2), una especie típica de las regiones ecuatoriales, apareció repentinamente durante un verano muy caluroso en el oeste de Europa, desde España hasta Holanda. Otro caso curioso es la colonización por rotíferos tropicales de las aguas de enfriamiento de algunas plantas nucleares del valle del río Loira en Francia.<sup>[306]</sup>

La dificultad principal que limita el estudio biogeográfico de los rotíferos es una vez más de orden taxonómico; en muchos casos, una "especie" dada se considera cosmopolita, o por lo menos se le atribuye un área de distribución muy extensa, pero en realidad se trata de un conjunto de especies extremadamente similares, a tal punto que resulta harto difícil separarlas. Las menudas diferencias morfológicas que afectan el aparato ciliar y el mastax, pueden evidenciarse solamente por medio del microscopio electrónico. Hoy en día, es cada vez más frecuente el uso de técnicas electroforéticas en la sistemática de los rotíferos; por ejemplo, este tipo de análisis ha revelado que la estructura genética de lo que se consideraba una sola población de *Asplanchna girodi* (fig. 6.2) puede cambiar por completo en el plazo de una semana, debido a la sustitución entre líneas ("clones") distintas.<sup>[289]</sup> Las implicaciones biogeográficas y evolutivas de este fenómeno son evidentes.

Otro motivo que hizo que se considerara a los rotíferos como un grupo de escaso interés en biogeografía se debe al hecho bien conocido de que los huevos que ellos producen después de un ciclo de reproducción bisexual (huevos de invierno), como forma de resistencia, tienen un gran poder de dispersión pasiva. De hecho, hasta lo que hoy sahe-



6.2 Rotíferos: (a) lórico de *Keratella tropica*; (b) *Asplanchna girodi*; (c) *Lecane* spp.: nótese lo lórico que cubre la mayor parte del cuerpo (de P.P. Grossé).

mos, este fenómeno se presenta tan sólo en el uno por ciento de los rotíferos; además, en muchos grupos y especies, como por ejemplo en *Lecane* (fig. 6.2) y en *Lecadella*, no hay ninguna forma de resistencia; no es irrelevante que en estos mismos grupos las áreas de distribución con frecuencia sean restringidas.<sup>[174]</sup> Finalmente, los *Bdelloidea* —una clase de rotíferos en donde los machos faltan y las especies son muy difíciles tanto de definir como de reconocer— son muy poco informativos desde el punto de vista biogeográfico.<sup>[451]</sup>

### Nematodos

Los nematodos viven en los estratos más superficiales del sedimento marino (incluso a grandes profundidades), lacustre y fluvial. Son especialmente abundantes en la capa superior del suelo (algunos centímetros); en terreno fértil se halla un promedio de dos millones de individuos por metro cuadrado. Muchas especies son parásitas y colonizan los tejidos vegetales o animales. Actualmente han sido descritas cerca de 27 000 especies de nematodos: 4 100 marinos, 6 700 terrestres y de agua dulce, 4 100 parásitos de plantas, 3 500 parásitos de invertebrados y 8 400 parásitos de vertebrados. Sin embargo, estimamos que en total podría existir cerca de un millón de especies de nematodos.<sup>[9], [267]</sup>

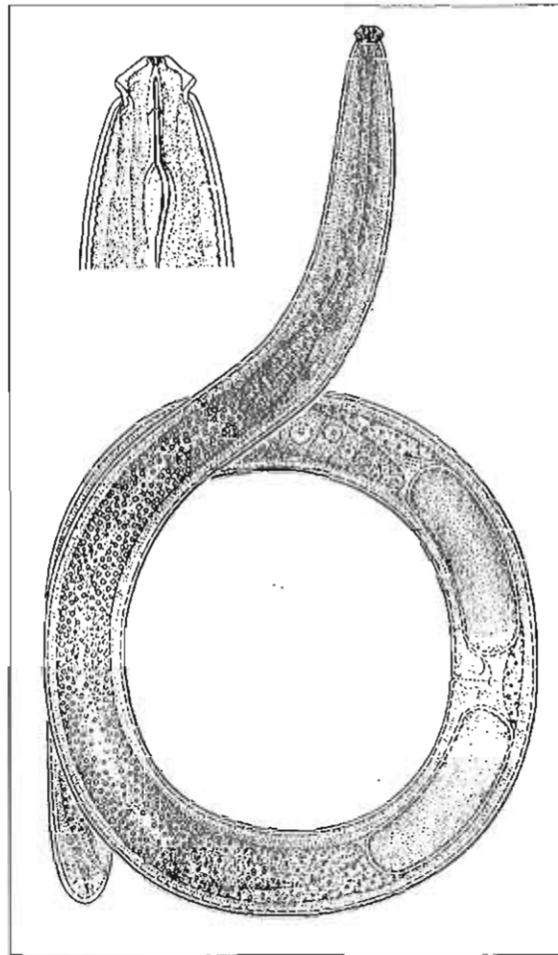
Por su tamaño medio (un milímetro) y su capacidad de dispersión, los nematodos terrestres se acercan más a la microfauna que a los demás invertebrados; esto explicaría la pretendida tendencia de muchas especies a ser cosmopolitas. Ya en la década de 1970 resultó evidente que esa tendencia al cosmopolitismo es mucho menos frecuente en los nematodos de lo que se creía. Por ejemplo, de Holanda se conocían 426 especies entre terrestres y de agua dulce, y 177 de Venezuela (ambas áreas habían sido estudiadas razonablemente bien); sin embargo, las dos faunas compartían tan sólo 32 especies.<sup>[143]</sup>

Al contrario de lo que ocurre con los otros taxones de nivel comparable, la riqueza sistemática y la biodiversidad de los nematodos aumenta a partir de las regiones ecuatoriales hacia las altas latitudes. Una serie de muestreos de suelo realizados con la misma técnica indicaron un promedio de 18 especies en los terrenos tropicales, 56 en los templados y 81 en la tundra ártica. Según la teoría de Procter,<sup>[430]</sup> el bajo valor de la biodiversidad que se observa en el trópico se debería al hecho de que los nematodos se adaptarían mejor que la mayoría de los otros invertebrados a condiciones de escasez alimenticia y baja temperatura. En condiciones de medio ambiente estable y sin estrés físico, como

son las del trópico, otros organismos del suelo, como los colémbolos, ácaros, etc., serían mejores competidores y limitarían así la importancia de los nematodos. Todos aquellos grupos que son típicos aerobiontes resistirían mejor la sequía que el frío, al contrario de lo que ocurre con los nematodos que son esencialmente hidrobiontes.<sup>[431]</sup> Sin embargo, otros investigadores pretenden refutar esta interpretación, fundamentados en datos diferentes que indicarían valores de diversidad mucho más altos también en los trópicos.<sup>[595]</sup> Asimismo hay que considerar que, aun cuando en los suelos fríos se encuentran muchas especies, el que realmente prevalece es el género *Plectus*, que reúne formas bacteriofágicas que colonizan también los musgos y líquenes. Los nematodos de las zonas templadas y frías con frecuencia son relativamente abundantes: frente a los cerca de 10 000 individuos por metro cuadrado de suelo que pueden registrarse en una selva tropical, no es infrecuente hallar hasta 30 millones por metro en un encinar templado. Por lo tanto, no sorprende que incluso en las altas montañas —en Nepal, a 6 100 m— es relativamente fácil encontrar nematodos.<sup>[599]</sup>

Algunas especies acuáticas o terrestres están desprovistas de formas de resistencia, así que sus posibilidades de transporte pasivo son irrelevantes y, por tanto, su distribución puede analizarse en términos biogeográficos. Un ejemplo de tal situación es el grupo de los Leptonchidae (fig. 6.3), esencialmente gondwánico, que ha sido estudiado de acuerdo con una metodología cladista. Su distribución geográfica sugiere que se trata de uno de los pocos grupos animales que sobrevivieron en India durante su desplazamiento hacia el Asia.<sup>[192], [194]</sup> Otros nematodos del suelo que exhiben patrones de distribución geográfica bien marcados son los Longidoridae, especie con escaso poder de dispersión pasiva, debido a su tamaño relativamente grande (1-4 mm).<sup>[379], [380]</sup>

Algunos autores, fundamentados en la enorme extensión de las áreas de distribución de muchos nematodos, han descrito hipotéticos fenómenos de dispersión pasiva causada por el viento o por la actividad del hombre, o bien la persistencia de especies antiguas (con ritmos evolutivos extremadamente lentos) de decenas o centenares de millones de años, en distintos restos de los paleocontinentes. Realmente se trata una vez más de hipótesis basadas en equivocaciones sistemáticas, sin distinguir entre morfoespecies y especies biológicas. De hecho, una "especie cosmopolita" resulta ser muy a



6.3 Nematodos. El género *Leptonchus* (longitud: ca. 1 mm) pertenece a un fámulo (leptónquidos) con distribución esencialmente gondwánico (de G. Thorne).

menudo un grupo de criptoformas casi indistinguibles morfológicamente, integrado en realidad por líneas filéticas distintas, aunque estrictamente afines entre sí.<sup>[193]</sup> Por ejemplo, se ha descubierto que dos especies prácticamente idénticas de *Caenorhabditis* difieren entre sí por al menos 20 por ciento de las secuencias de ADN; en otros grupos de animales este nivel de divergencia correspondería a una separación que se remontaría a unas decenas de millones de años.<sup>1</sup> Podemos afirmar, pues,

<sup>1</sup> Los *Caenorhabditis*, de poco más de un milímetro de largo, están entre los animales más estudiados en el mundo y que mejor se conocen desde el punto de vista genético, embriológico, fisiológico y etológico. En cuanto a la divergencia a la que aludimos, tóñese en cuenta que, por ejemplo, el hombre se separa de la especie viviente más cercana, el chimpancé, por lo menos en 2 por ciento de las secuencias de ADN.

que los nematodos son un ejemplo muy llamativo de un principio general, a saber, que la biogeografía de un grupo puede estudiarse tan sólo si previamente su estructura sistemática ha sido aclarada de manera satisfactoria.

### Platelmintos

Nos limitaremos a reseñar algunos datos sobre las planarias (*Turbellaria*, *Tricladés*), pues entre los platelmintos no parásitos forman el grupo que mejor se ha estudiado desde el punto de vista biogeográfico. Las planarias son organismos aplanados, usualmente de unos dos centímetros de largo, que prefieren la oscuridad, o mejor dicho, una baja intensidad luminosa, que es la condición esencial que define su microhábitat. De hecho, se encuentran en los fondos marinos y lacustres, en donde se desplazan al abrigo de las piedras, a cuya cara inferior suelen adherirse, en las napas freáticas, los pozos, las aguas de cueva y, con menor frecuencia, los suelos muy húmedos. Las planarias de mar son animales bentónicos incapaces de nadar libremente y, por lo tanto, de cruzar extensos brazos de mar. Sin embargo, puesto que se han hallado especies compartidas por ambos lados del norte del Océano Atlántico (distribución anfiatlántica), se ha formulado la hipótesis de un transporte pasivo por parte del hombre. Efectivamente, los tráficos marítimos, especialmente entre Inglaterra y Tetranova, son muy intensos desde hace tres siglos, con todo y el intercambio de grava y arena de lastre que ello implica; estos materiales son adecuados para la sobrevivencia de pequeños animales costeros en las bodegas de los barcos durante la travesía. Esta explicación ha sido rechazada al considerar, entre otros datos, el hecho de que tales especies no prefieren las zonas más cercanas a los puertos sino que se encuentran también en tramos de costa aislados e inaccesibles para los barcos. La distribución anfiatlántica de estas planarias se explicaría mejor con argumentos de orden geológico.<sup>[503]</sup> Conclusiones análogas se desprenden también del estudio de la distribución de las planarias de las aguas salobres; muchas especies están compartidas por las costas europeas y americanas —atlánticas y pacíficas— y su distribución circumpolar se debe a antiguas conexiones que se establecieron en épocas glaciales.<sup>[21]</sup>

Igual de interesante es la distribución de las especies del grupo *lobata* y del grupo *littoralis* del género *Procerodes*. El primer grupo de especies se ha encontrado, hasta hoy, solamente en algunas zonas costeras del Mediterráneo, del Océano Índico y de

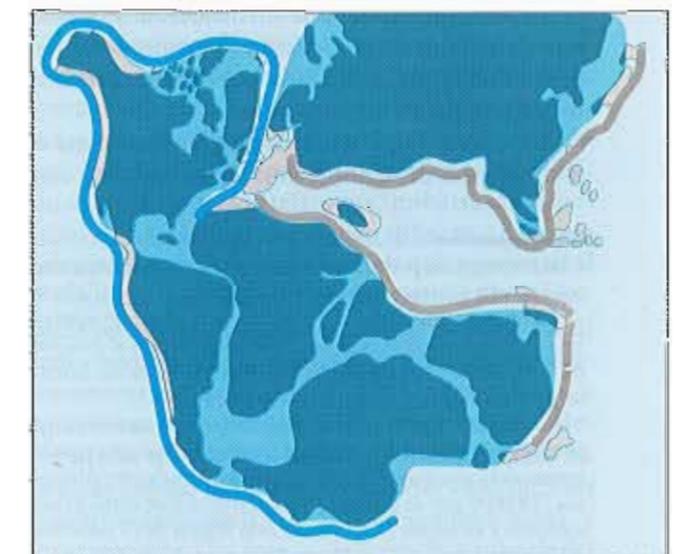
Nueva Zelanda, que pertenecieron al antiguo mar de Tethys, mientras que las especies del grupo *littoralis* ocupan las costas que corresponden a las márgenes occidentales del paleocontinente Pangea (fig. 6.4).

En las aguas dulces viven los turbelarios paludícolas, que prefieren temperaturas relativamente bajas. Siendo su cuerpo blando y frágil, no toleran la deshidratación ni el transporte pasivo. Por ello, resultan animales sedentarios, desprovistos de la capacidad de dispersión y del consecuente cosmopolitismo de otros organismos de tamaño pequeño. Su difusión exige una contigüidad entre los cuerpos hídricos de agua dulce.<sup>[28]</sup>

Después de la última glaciación, ninguna planaria ha sido capaz de recolonizar Groenlandia; al contrario, Alaska, que fue un *nunatak*\*, está poblada todavía hoy por un conjunto de especies muy diferentes de las que se encuentran en el resto de América del Norte. En términos generales, el continente norteamericano está poblado por un gran número de especies de planarias de agua dulce, de las cuales algunas alcanzan también América del Sur, pero ninguna de ellas es estrictamente afín a las especies europeas.

En Europa son abundantes sobre todo las especies que habitan las aguas subterráneas. Muchas de ellas son ciegas y desprovistas de pigmentación,

6.4 Platelmintos: todavía hoy las especies del grupo *littoralis* (género *Procerodes*; línea gris) viven en las costas de lo que fue el Mar de Tethys, mientras las del grupo *lobata* (línea en color) colonizan las costas del antiguo océano "externo" (de R. Sluys).



característica que entre las especies de aguas superficiales es francamente rara (un ejemplo es *Dendrocoelum lacteum*, cuyo nombre específico se refiere precisamente a su falta de pigmentación, que le confiere el color blanco lácteo). Es frecuente que haya buena correspondencia entre los datos paleogeográficos y las distribuciones actuales de las especies. Por ejemplo, el área del Mediterráneo occidental fue implicada en una serie de desplazamientos de microplacas, incluyendo la separación del sistema Cerdeña-Córcega de la costa actual del sur de Francia (véase cap. 7). Las disyunciones de las áreas de distribución de muchas especies son la consecuencia directa de tales fenómenos. Por ejemplo, *Dugesia (schmidtea) mediterranea* ocupa hoy parte de Cataluña, Mallorca, Córcega, Cerdeña y Sicilia, o sea áreas que formaron parte de la antigua microplaca Protoligut. Estas poblaciones, después de quedarse aisladas, no dieron origen a nuevas especies debido a la baja velocidad de evolución que parece ser característica del subgénero *schmidtea*.

El nivel del Mediterráneo oriental sufrió fuertes variaciones durante el periodo en que se cerró la Tethys occidental. Las islas del mar Egeo representan los remanentes de un antiguo sistema montañoso hoy en gran parte sumergido. La fragmentación de esa área ha provocado el aislamiento de las poblaciones de *Dugesia* del subgénero nominotípico, mismas que en condición de alopatria han dado origen a especies distintas. Las islas del Mediterráneo oriental están pobladas por planarias endémicas, que resultarían de un proceso de aislamiento simultáneo y múltiple, aparentemente difícil de reconducir a una serie de eventos binarios de especiación (especiación politómica).<sup>2</sup> Solamente la disyunción del área de distribución de pocas especies, como *Dugesia (dugesia) cretica*, de Creta, pero también de las Cícladas, se debería quizás al transporte pasivo en los barcos.<sup>3</sup>

Un caso análogo al del Mediterráneo oriental es el de las islas del Caribe, donde casi cada isla está

<sup>2</sup> Sin embargo, no podemos descartar *a priori* que el fenómeno sea tan sólo aparente, tomando también en cuenta el efecto de la diferente profundidad de los brazos de mar que separan las sendas islas, y que podrían haber distribuido el proceso de aislamiento a lo largo de un periodo relativamente extenso y de acuerdo con un patrón más articulado.

<sup>3</sup> Un transporte pasivo debido al intercambio comercial de peces y plantas acuáticas involucra *Dugesia tigrina*, una especie norteamericana que se introdujo accidentalmente en Alemania (1938) y que se difundió posteriormente en otros países europeos y en Japón. Más reciente es la llegada de *D. polychroa* de Europa a América del Norte.<sup>[28]</sup>

ocupada por especies endémicas que se habrían formado por un proceso politómico.<sup>[156]</sup>

Asia es el continente más rico en especies, géneros y familias. La fauna del Lago Baikal en particular está integrada por un centenar de especies, todas endémicas, entre las cuales algunas alcanzan tamaños excepcionales, como *Policotylus*, de unos 30 cm de largo.<sup>[153]</sup>

### Anélidos

**Poliquetos.** Estos animales marinos pasan por una etapa planctónica (larva trocófora) antes de alcanzar el estado adulto bentónico. Las corrientes marinas pueden hacer que la larva recorra grandes distancias, lo que justifica el cosmopolitismo casi perfecto de muchas especies. Sin embargo, algunas especies son muy sensibles a las condiciones térmicas, y solamente pueden colonizar las aguas con cierta temperatura. Por ello, existe una fauna circumpolar ártica y otra antártica, relativamente bien definidas y características. Algunas de las especies que integran estas faunas no rebasan el círculo polar, mientras otras llegan hasta las latitudes tropicales, pero sólo a grandes profundidades, en las que el agua siempre se mantiene muy fría. Al otro extremo, se encuentran las especies que colonizan tan sólo las aguas superficiales, siempre relativamente calientes, de los mares tropicales. De cualquier manera, los poliquetos son más abundantes entre 0 y 50 m de profundidad. En los niveles inferiores disminuyen rápidamente, y por debajo de los 4 000 m son francamente escasos. Muy pocas especies pueden definirse realmente como abisales, mientras son varias las que colonizan indiferentemente tanto las aguas superficiales como las más profundas. Es el caso de una especie que se ha colectado a 5 000 m y que vive también en las fracciones de la costa que quedan a descubierto durante la marea baja.<sup>[189]</sup>

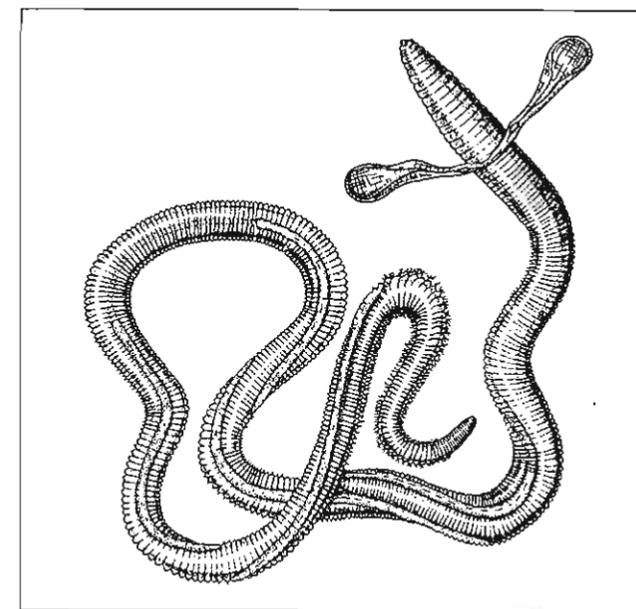
**Oligoquetos.** Haremos caso omiso de los oligoquetos marinos, pues se sabe muy poco acerca de ellos y, al parecer, con frecuencia son especies de amplísima distribución geográfica. Al contrario, en los grupos de agua dulce y en los terrestres se encuentran muchos casos de gran interés biogeográfico.

Los Lumbriculidae son una familia de agua dulce, exclusiva de la Región Holártica, incluyendo las partes más septentrionales, como Groenlandia y el norte de Siberia; su distribución coincide bastante bien con la de los anfibios urodelos. La distribución de los Phreodrilidae es prácticamente especular; se encuentran solamente en los distritos

circunantárticos: extremidades meridionales de América del Sur y África, casi todas las islas antárticas, como las Malvinas, Nueva Geotgia, etc., Tasmania, Nueva Zelanda y, muy significativamente, Sri Lanka. Un género de esta familia ha sido llamado *Gondwanaedrilus*, aludiendo su nombre a este tipo de distribución y a sus implicaciones paleogeográficas. El género *Alma* (fig. 6.5) es exclusivamente africano, mientras el área de distribución de *Gordiodrilus* comprende Guinea, pero también una parte de América Central.

La historia evolutiva de los oligoquetos terrestres está estrictamente relacionada con la aparición de los diferentes tipos de suelos: desde el sapropel del Devónico a los suelos forestales del Carbonífero, a los de las estepas de Jurásico-Cretácico. Estos mismos hábitats condicionaron también la evolución de otros organismos terrestres, como algunos grupos de insectos entognatos. Los oligoquetos del suelo son de gran interés en biogeografía, pues con pocas excepciones ocupan áreas relativamente restringidas y bien definidas. Los Lumbricidae, por ejemplo, con cerca de 400 especies, se distribuyen solamente en un cinturón de tierras alrededor del paralelo 40° N (de algunas especies cosmopolitas hablaremos más adelante). Los límites sur de esta distribución están marcados por mares, zonas desérticas, condiciones climáticas, pero sobre todo por el tipo de suelo. Al norte, tales límites corresponden con la línea de máxima expansión de los glaciares cuaternarios. Después de la última retracción de los glaciares, las tierras que quedaron libres del hielo no fueron recolonizadas por lombrices sino por otros grupos de oligoquetos procedentes del sur, que resultaron mejores competidores. La distribución actual de las lombrices es un buen ejemplo de interacción entre factores históricos, los que prevalecen al norte, y ecológicos, al sur, para condicionar las distribuciones geográficas de los seres vivos.<sup>[19]</sup>

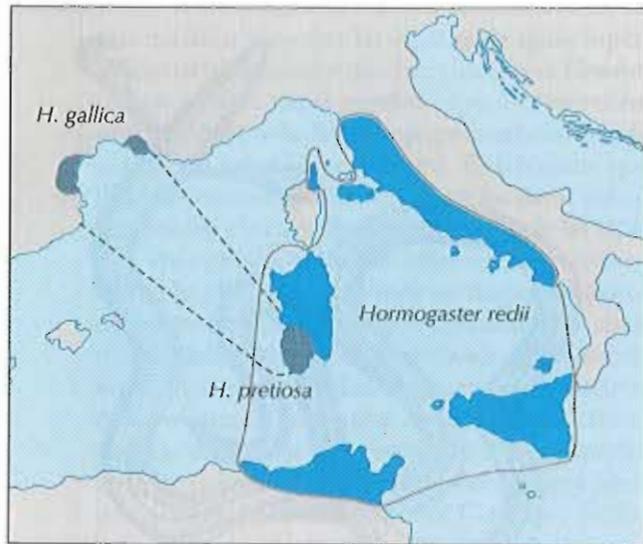
La estabilidad de sus áreas de distribución convierte a los oligoquetos en excelentes testimonios del pasado geográfico y geológico. Antes que la teoría de la movilidad de las placas continentales volviera a afirmarse y fuera demostrada por los geólogos, en la década de 1960, la biogeografía de los oligoquetos respaldaba enteramente tal teoría. Ya en los años veinte se había resaltado la fuerte afinidad entre especies que ocupan ambas orillas del Océano Atlántico; por este motivo un género distribuido en las tierras del Golfo de Guinea, en África y en América, entre Venezuela y el norte de Brasil, fue denominado *Wegeneriella*, en honor de Alfred



6.5 Oligoquetos: el género *Alma* es típicamente africano (de W. Michaelsen).

Wegener. Añádase el hecho de que los oligoquetos de Sudáfrica están más estrictamente relacionados con los de Tierra del Fuego que con los de Guinea, y que estos últimos, a su vez, son más afines a los de las Guayanas que a los de Kenia o de otras partes de África.<sup>[394]</sup>

También la distribución de los *Hormogaster*, grandes oligoquetos que pueden alcanzar los 100 gm de peso, es muy interesante. Por ejemplo, la de *H. redii* (fig. 6.6) refleja la existencia de antiguas conexiones entre las tierras que rodean el Mar Tirreno, así como la de dos especies muy afines entre sí, *H. pretiosa* y *H. gallica*, atestiguan la antigua conexión entre la microplaca sardo-corsa y Provenza (véase cap. 7).<sup>[101], [463]</sup> Cabe resaltar, a este propósito, que en Cerdeña y Córcega hay faunas y hallazgos fósiles homogéneos en cuanto a los vertebrados, insectos e isópodos terrestres, mientras la situación de los oligoquetos es algo diferente. Córcega comparte con Provenza especies que remontan al Oligoceno, pero durante el Cuaternario fue colonizada por elementos procedentes de Toscana. Todos estos aportes no alcanzaron Cerdeña, que posiblemente estuvo separada por una barrera marina, o quizás tan sólo por aguas salobres o condiciones de aridez que detuvieron a las lombrices pero no a otras formas terrestres. Lo anterior explicaría las peculiaridades de la fauna de oligoquetos sarda, y corresponde a lo que se desprende también del



**6.6** Oligoquetos: *Hormogaster redii* es una especie típicamente tirénica. *H. gallica* y *H. pretiosa* son dos especies afines, derivados de un ancestro común que colonizaba la antigua microploca sardo-corso provenzal (de M. Cobolli Sbordoni *et al.*, modificado).

análisis de la fauna de otro grupo, incapaz de salvar barreras marinas, de aguas salobres o de aridez: los batracios.

Como hemos visto, existen también oligoquetos terrestres cosmopolitas, un centenar de especies (aproximadamente 3 por ciento del total). Más de 20 de ellas pertenecen a la familia Lumbricidae; *Allolobophora caliginosa*, *A. rosea*, *Eiseniella tetraedra*, *Eisenia foetida* y *Lumbricus rubellus* son las más conocidas. No hay región del mundo, aparte de los desiertos y las tierras cubiertas por los glaciares, que estén desprovistas de estas lombrices. Además, hay algunas especies cosmopolitas de otras familias, por ejemplo los Megascolecidae, cuya área de máxima riqueza taxonómica se encuentra en América del Sur, y que colonizan las regiones cálidas de todo el mundo.

A este centenar de oligoquetos cosmopolitas se les conoce como “especies peregrinas”; además de estar presentes en todos los continentes, son prácticamente las únicas lombrices de tierra de las islas oceánicas y su distribución plantea un interesante problema biogeográfico. Efectivamente, sabemos que las lombrices no pueden ser transportadas por los vientos ni por las aves migratorias, y tampoco pueden ser acarreadas por los troncos flotantes en la mar. La única hipótesis que puede explicar la presencia de estos animales en todos los continentes

es el transporte por parte del hombre. Durante cinco siglos el hombre ha transportado por todo el mundo madera y plantas vivas y, con ello, tierra, humus y también lombrices. Algunas especies han invadido suelos ajenos, en donde llegan a reemplazar a las especies autóctonas. Así, los suelos de las zonas lindantes con los grandes puertos, como los de Valparaíso y Ciudad del Cabo, están invadidos por lombrices de origen europeo. El éxito biológico y ecológico, y de ahí, biogeográfico, de las llamadas especies peregrinas, se debe al hecho de que son muy tolerantes con respecto a las variaciones de temperatura, humedad, oxigenación, pH y otros factores que limitan el desarrollo de las demás especies de oligoquetos. Entre tales especies, son particularmente interesantes las que hoy presentan distribuciones pantropicales (géneros *Dichogaster* y *Amyntas*), muchas de las cuales se han dispersado siguiendo la difusión del cultivo del arroz.<sup>[309]</sup>

Para concluir, podemos afirmar que una gran tolerancia ecológica a un extenso abanico de condiciones ambientales puede convertirse en la *causa ecológica* de la expansión del área de distribución más allá de sus límites previos, e incluso de la colonización de una gran parte del planeta, cuando algún vector —como, por ejemplo, el hombre— favorece su dispersión, actuando así como *causa biogeográfica*.

**Hirudíneos.** Muy escasos en el medio ambiente marino y en el terrestre, donde se encuentran sobre todo en las pluvisilvas, las sanguijuelas colonizan principalmente las aguas dulces. El grupo está distribuido en todo el mundo, faltando tan sólo en algunas islas del Pacífico. Tres familias —herpobdélidos, hirudínidos y glososofónidos— presentan una amplia distribución mundial; sin embargo, todas las demás tienen distribuciones más restringidas. Europa y Asia comparten muchos grupos de nivel género, y algunas especies endémicas han sido descritas del lago Biwa (Japón), de Tanganyika y del lago Baikal. Las especies marinas prefieren las aguas frías; entre ellas cabe señalar la distribución bipolar del género *Platybdella*, integrado por cinco especies boreales y tres australes.<sup>[359]</sup>

#### Moluscos

**Gasterópodos.** Se trata de animales primitivamente marinos que ocupan gran número de nichos ecológicos en todos los hábitats oceánicos entre los fondos más profundos (10 000 m); los pozos de escollera de la zona de mareas pueden incluso for-

mar parte del plancton (heterópodos y pterópodos). Hay especies de vida simbiótica y otras parásitas. Hace poco se ha observado que algunas formas de aguas salobres, sobre todo de las lagunas costeras o de las desembocaduras de los ríos, se han difundido también en aguas francamente dulces. Un ejemplo de estas especies euréricas es el prosobranquio *Potamopyrgus antipodarum*, autóctono en Nueva Zelanda, introducido accidentalmente en Australia y después en Europa. Se hizo común en las aguas salobres de Inglaterra y, a partir de 1893, se observó también en aguas dulces. Sucesivamente invadió muchos ríos de Europa continental, adonde posiblemente fue transportado por algunas especies de aves y peces que pueden ingerir los moluscos y defecarlos aún con vida. El primer registro de *P. antipodarum* en Suecia se remonta a 1947 y en Italia se ha señalado por primera vez en 1963.

Los gasterópodos de agua dulce son principalmente prosobranquios y pulmonados. Los prosobranquios continentales, a pesar de estar perfectamente adaptados al agua dulce, prefieren un medio con cierto contenido de sales, hasta 0.2 por ciento o más, y a menudo resisten una salinidad de 1.5 por ciento, como la del Mar Báltico. El contenido de calcio es también importante para estos organismos, elemento indispensable para robustecer y hacer crecer su concha. Tanto los prosobranquios como los pulmonados han dado origen a importantes fenómenos de radiación evolutiva en los lagos más antiguos (Baikal, Tanganyika, Titicaca y otros más) donde se encuentran muchos géneros y especies endémicas.<sup>[203]</sup>

Los gasterópodos terrestres son de gran interés biogeográfico tanto por sus distribuciones, a menudo muy especiales, como por el gran número de datos con que se cuenta sobre ellos; las 35 000 especies conocidas representan una parte muy considerable de los moluscos. Algunos de ellos son prosobranquios de antiguo origen marino, pero la gran mayoría está representada por pulmonados. Cabe recordar que los prosobranquios, a diferencia de los pulmonados, están provistos de un opérculo que les permite sellar herméticamente la abertura de la concha; al pasar del ambiente acuático al subaéreo, a la primitiva función de protección de esta estructura se añade la de contrastar la pérdida de agua de los tejidos. En todos los gasterópodos terrestres, tanto la concha como la capa de mucílago, y la actividad esencialmente nocturna o limitada a los periodos de lluvia o de gran humedad, impiden la deshidratación del cuerpo.

La distribución geográfica de estos animales se ajusta a patrones muy diferentes; conocemos especies con distribución muy amplia, de tipo paleártico y hasta holártico, sin embargo, hay muchas otras cuyas áreas podemos calificar de puntiformes. Su diversidad tampoco se distribuye de manera regular, si bien está concentrada en algunos “puntos calientes” (*hot spots*) del planeta. En América del Norte, así como en la mayor parte del mundo, un muestreo en una cuadrícula de 100 m<sup>2</sup> permite detectar la presencia de un promedio de cinco especies de gasterópodos terrestres. La condición de 10 a 12 especies simpátricas ya es poco frecuente. Zonas de diversidad muy elevada, donde coexisten entre 30 y 40 especies, han sido localizadas en las Antillas Mayores y en algunas selvas templadas y subtropicales de Australia.

Otro rasgo biogeográfico muy interesante de los gasterópodos terrestres es la gran abundancia de especies en las islas. Al contrario de lo que indica la teoría de MacArthur y Wilson, no hay una relación de proporcionalidad entre el número de las especies y el tamaño de la isla. Por ejemplo, la isla de Lord Howe, al este de Sidney, Australia, mide tan sólo 13 km<sup>2</sup>, sin embargo, su malacofauna terrestre está integrada por más de 50 especies endémicas, mientras en Islandia, que rebasa los 100 000 km<sup>2</sup>, hay solamente 24 especies, de las cuales muchas son de amplia distribución y otras de introducción antrópica. Existen, pues, islas con diversidad alta y otras con baja. Entre las islas o archipiélagos con alta diversidad (indicamos entre paréntesis el número de especies) mencionaremos Nueva Zelanda (cerca de 1 000), Japón (492), Oahu (395), Madagascar (378), Madeira (261), Cerdeña (110), Rapa (100) y Tahití (80). Haciendo caso omiso de Cerdeña y Madeira, en los demás casos se calcula que la tasa de endemismo varía entre 95 y 99 por ciento. Por ende, Nueva Zelanda, y en particular la Isla del Norte, es el área más rica en especies de gasterópodos terrestres. Desde el punto de vista ecológico, ello se debe a su régimen de lluvias abundantes y regulares, sin periodos de sequías ni de precipitaciones excesivas, capaces de arrastrar la capa superficial del suelo. Un estrato de hojarasca y de humus muy profundo y constantemente húmedo se forma y se mantiene en un medio ambiente forestal, lo cual determina la presencia de microhábitats extremadamente favorables para los moluscos terrestres. Añádase el hecho de que, por lo menos en el fondo de los profundos y abruptos valles de la isla, las condiciones climáticas actuales se han mantenido prácticamente inal-

teradas desde el Mioceno inferior, promoviendo así un intenso proceso de especiación.

Otras áreas ricas en gasterópodos son las montañas. El relieve orográfico forma un mosaico de ambientes, separados por factores topográficos y por otros climáticos, debidos a condiciones diferentes de insolación y de humedad, así como de distintos tipos de cobertura vegetal. Todo ello desencadena condiciones de aislamiento de poblaciones inicialmente homogéneas que favorecen la especiación alopátrica. Considérese también que el posible avance de los glaciares no implica forzadamente la desaparición de los gasterópodos, pues estos animales pueden encontrar abrigo y condiciones favorables en una cantidad de microambientes, al pie de los acantilados, en las fisuras de las rocas, etc. En consecuencia, muchas áreas montañosas, desde los Andes a los macizos de Asia Central, de California a Sudáfrica, están pobladas por un gran número de especies de gasterópodos; baste con mencionar que la cordillera de los montes Usambara, en Tanzania, está poblada por 115 especies de caracoles terrestres, a pesar de tener una longitud que no rebasa los 100 kilómetros.

De lo que acabamos de mencionar se desprende que estos animales, con mucha frecuencia, ocupan áreas francamente reducidas, y que incluso un aislamiento espacial muy modesto puede ser suficiente para desencadenar y mantener un proceso de especiación alopátrica. Por ejemplo, en el noroeste de Australia se encuentra una zona relativamente pequeña, ocupada por numerosas especies endémicas, cuyas áreas de distribución, en promedio, tienen menos de dos kilómetros de largo, y presentan zonas de sobreposición muy escasas y reducidas. En otras partes del mundo se han señalado especies de caracoles terrestres exclusivas de áreas extremadamente reducidas, que miden pocos centímetros y a veces hasta pocas decenas de metros, y que corresponden a cierto afloramiento geológico o a cierto pequeño grupo de árboles o arbustos. Si conociéramos el área de distribución media de los gasterópodos terrestres, en términos de su eje mayor, muy posiblemente obtendríamos un valor inferior a los 100, y quizás a los 50 kilómetros.<sup>[51]</sup>

**Bivalvos.** Para los bivalvos marinos, es muy difícil establecer límites biogeográficos, principalmente para las especies de aguas profundas. La distribución de las especies costeras, por otra parte, está fuertemente relacionada con la temperatura. Las faunas ártica y antártica están integradas por unas 100 especies cada una. Las formas de los mares

fríos son generalmente de tamaño modesto, de concha delgada y colores poco llamativos. Muchas de ellas son ovovivíparas y dejan de incubar la cría solamente cuando los moluscos jóvenes ya están provistos de una concha con cierto grado de resistencia. En los mares templados se encuentra un mayor número de especies —la fauna del Mediterráneo cuenta con unas 400— y una mayor variedad de tamaños, de morfologías y de hábitats ocupados. Lo anterior ocurre, con evidencia todavía mayor, en los mares tropicales, donde formas, colores y tamaños alcanzan su máxima diversificación. Recordemos que *Tridacna gigas*, que puede alcanzar el respetable peso de 250 kilos, es de las aguas cálidas del Pacífico. El origen de la fauna actual del Mediterráneo remonta al Mioceno inferior, hace unos 20 millones de años. Después de la crisis de salinidad del Messiniense, a comienzos del Plioceno, en la misma fauna se integraron muchos inmigrantes de origen atlántico; sin embargo, una gran parte de ellos se extinguió en el transcurso del propio Plioceno debido a la disminución de la temperatura. Finalmente, durante el Pleistoceno, el Mediterráneo sufrió una serie de extinciones asociadas con etapas de inmigración.<sup>[437]</sup>

Algunos bivalvos han colonizado las aguas dulces. Con frecuencia pertenecen a géneros de distribución muy amplia, como *Pisidium*; la familia Unionidae está representada en todo el mundo; sin embargo, la distribución de sus cuatro subfamilias refleja bastante bien las grandes regiones biogeográficas.<sup>[202]</sup>

**Cefalópodos.** Son moluscos estenoalinos y, por ello, estrictamente marinos. Incluso el Mar Negro, por su baja salinidad,<sup>4</sup> es un área desfavorable para estos animales. Sin embargo, contradas especies colonizan las desembocaduras de los ríos, donde la salinidad baja hasta 1.7 por ciento. Los cefalópodos, tanto los pelágicos como los bentónicos, están presentes a todas las profundidades. Algunas especies, como *Vampyroteuthis infernalis*, son francamente abisales.

En cuanto a su distribución geográfica, 53 por ciento de las especies son indopacíficas, 29 por ciento son exclusivas del Océano Atlántico, luego siguen las circuntropicales (8 por ciento), sudafricanas y antárticas.<sup>[325]</sup> En el Mediterráneo viven 60 especies (en su mayoría de distribución atlántica,<sup>[43]</sup>

<sup>4</sup> Las aguas superficiales del Mar Negro no rebasan un 2 por ciento de concentración salina.

además de las nueve endémicas), o sea cerca de 10 por ciento de las conocidas, siendo la fracción oeste del mismo mar la que presenta la mayor riqueza en especies e individuos.

### Crustáceos

Para este gran taxón nos limitaremos a unos pocos datos acerca de los dos grupos, cuya distribución involucra, además del ambiente marino, también las tierras firmes.

**Anfípodos.** Este orden de crustáceos incluye unas 5 000 especies marinas, más un millar de agua dulce, de los suelos húmedos, sobre todo tropicales, y de la franja costera. La fauna del Mediterráneo —una de las más estudiadas— está integrada por cerca de 530 especies marinas, de las que 450 son bentónicas (Gammaridea, Caprellidea y una sola especie de Ingolfiellidae, del mesopsammon), y unas 80 son planctónicas (Iperiidea). La tasa de endemismo es muy alta, tanto al nivel de especies (casi 40 por ciento), como de taxones superiores: 11 géneros y una familia. Lo anterior puede explicarse basándose en la baja vagilidad de los anfípodos bentónicos, que a diferencia de otros grupos de crustáceos no pasan por una etapa larvaria pelágica. Al contrario, no hay endemismos mediterráneos entre los grupos planctónicos.

El Mediterráneo comparte una importante fracción de su fauna de anfípodos con el Atlántico Oriental, sobre todo con las aguas costeras entre Francia y Senegal; sin embargo, no faltan elementos noratlánticos. El origen de tal fauna es esencialmente atlántica y posterior al Messiniense; la llamada componente boreomediterránea procedería posiblemente de una penetración que hubiera ocurrido durante las etapas catatómicas del Cuaternario. Por otra parte, cabe subrayar la presencia de especies con afinidades indopacíficas, que representarían el resultado actual de aquellos remanentes, que sobrevivieron a la crisis de salinidad del Messiniense. Finalmente, los aportes más recientes pertenecen a la fauna, denominada “lessepsiana”, que ha podido entrar al Mediterráneo procedente del Mar Rojo, después de que se abrió el canal de Suez.<sup>[171], [464], [465]</sup>

La fauna europea está integrada por 350 anfípodos de agua dulce; la mayor riqueza específica se encuentra en las penínsulas Balcánica (más de 140 especies) e Italiana (90 especies). En cambio, las demás regiones europeas están ocupadas por faunas mucho más pobres; por ejemplo, Gran Bretaña cuenta con un total de 17 especies. Limi-

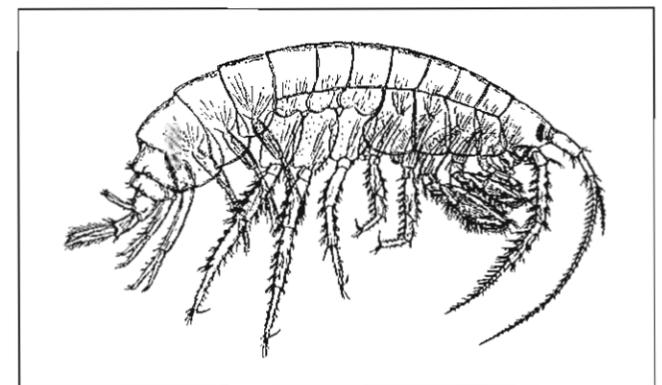
tándonos al Paleártico, cabe resaltar que en el Lago Baikal se ha detectado la presencia de cerca de 300 especies, casi todas endémicas.

Las relaciones de las especies de anfípodos de las aguas dulces europeas son bastante complejas. En parte (*Gammarus*, *Synurella*) proceden de especies que podrían haber colonizado las aguas dulces del Paleártico, posiblemente a partir de la primera mitad del Cenozoico, y que en la Europa mediterránea han evolucionado en varios géneros anoftalmos en los cuerpos hídricos subterráneos. Otras especies, que también suelen colonizar las aguas subterráneas, tanto intersticiales como de cuevas, tendrían un origen marino más reciente, remontándose posiblemente al Mioceno-Plioceno. Su distribución con frecuencia es de tipo rethydeo (género *Hadzia*). Un caso muy especial es el de los géneros *Niphargus* y *Niphargopsis*, supuestamente derivados de un tronco ancestral que ocupaba las cuencas de la Paratethys durante el Terciario, desde donde habría colonizado las aguas dulces superficiales, y de ahí las subterráneas.

Otro caso muy particular es el género *Orchestia*, que suele colonizar los montones de detritos orgánicos en los arenales costeros marinos, pero que comprende también una especie, *O. cavimana*, muy abundante en las orillas de los ríos y lagos de toda Europa, hasta los más apartados del mar.

Finalmente, señalamos un género muy evolucionado, *Metaingolfiella*, único representante de una familia endémica de las aguas subterráneas del extremo sureste de la Península Italiana, que representa una auténtica reliquia en el marco de la fauna europea, cuyas afinidades filogenéticas más estrictas se dan con un grupo, también de aguas subterráneas, de África Central.<sup>[280], [464]</sup>

6.7 Anfípodos: *Gammarus* spp. (longitud: hasta 2 cm) [de G.O. Sars].



**Isópodos.** Los isópodos son crustáceos que han sufrido una radiación evolutiva excepcional, dado que habitan en el mar (de los ambientes intersticiales a los costeros y a los abisales), en las aguas dulces (superficiales y subterráneas), en la tierra (desde las selvas a los desiertos) y en las cuevas. Algunos de ellos son parásitos de otros crustáceos o de peces. Para la biogeografía resultan de interés debido a su bajísimo poder de dispersión, que a su vez está relacionado con su desarrollo directo (carecen de estadio larvario y los jóvenes se desarrollan en un “marsupio”). Un ejemplo muy llamativo es el de los géneros *Catalaunicus* y *Scotoniscus*, que con su distribución en los Pirineos y Cerdeña atestiguan el proceso de separación y rotación hacia el este de aquella microplaca que ocupa hoy el centro del Mediterráneo.

Los isópodos terrestres tienen una distribución prácticamente mundial; sin embargo, son especialmente abundantes en el área mediterránea y sobre todo en Italia (cerca de 350 especies), la Península Ibérica y Marruecos.

Las especies cosmopolitas son muy pocas y pertenecen especialmente a los Armadillidae —los que pueden tomar el aspecto de una bolita, como actitud de defensa o descanso— y los Porcellionidae, que no tienen esta facultad. Su difusión se debe más que nada al transporte de plantas y humus por el hombre. Un grupo de isópodos de agua dulce, los freatoicídeos, presenta una distribución discontinua de tipo gondwánico relictual: efectivamente, el grupo está representado en Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica e India. Otros grupos, como los asélidos, son muy frecuentes y abundan especialmente en la Región Holártica. Finalmente, algunos grupos cavernícolas están muy localizados geográficamente, como por ejemplo los *Bulgaroniscus* y *Balkanoniscus* de la Península Balcánica, los *Cantabroniscus* del norte de España y los *Mexistenasellus* del sur de México.

### Arácnidos

**Escorpiones.** La importancia de los alacranes en la biogeografía procede del hecho de que se trata de uno de los primeros grupos de animales que colonizaron las tierras firmes. Además, su poder de dispersión suele ser muy limitado, por lo que prácticamente no hay especies ubicuas y muy pocas ocupan áreas de distribución realmente amplias. Los alacranes son un grupo termófilo, cuya repartición geográfica no rebasa en ambos hemisferios el paralelo 50°. Muchos géneros, e incluso familias, son exclusivos de uno u otro continente; por ejem-

plo, *Parabuthus* es africano, *Grosphus* es malgache, los Euscorpioninae son mediterráneos y los Bothriurinae son principalmente neotropicales.<sup>[358]</sup> Todas las regiones cálidas de la Tierra están pobladas por un número más o menos constante de especies de alacranes, entre una y tres decenas; una excepción notable es el África austral, cuya fauna de escorpiones está integrada por unas 160 especies. Cabe subrayar a este propósito que lo mismo ocurre con muchos otros grupos de seres vivos;<sup>[233]</sup> entre las plantas, el género *Erica* ocupa el primer lugar.

**Arañas.** Al igual que los alacranes, también las arañas muestran cierto grado de estabilidad territorial. Por ejemplo, *Meta menardi* es una especie abundante en casi todo el Holártico; sin embargo, no ha penetrado en el hemisferio austral, ni tampoco en las áreas tropicales del hemisferio norte. Conocemos solamente un par de decenas de especies realmente cosmopolitas, cuya difusión por otra parte se debe a los tráficos marítimos del hombre.

Las arañas son especialmente abundantes en las zonas de clima cálido; sin embargo, el grupo también tiene una buena representación en la franja templada del hemisferio austral;<sup>[357]</sup> la fauna de Estados Unidos y Canadá está integrada por unas 3 600 especies. Casi el mismo número de especies se encuentra en Nueva Zelanda, y Australia cuenta con cerca de 9 300 especies. Una gran riqueza faunística caracteriza también a los países del Cono Sur —Chile y Argentina—.<sup>[424]</sup> En Europa, los Alpes están poblados por alrededor de un millar de especies; casi 900 forman parte de la fauna pirenaica, 500 de la de Dinamarca y solamente 90 se encuentran en Islandia.

A pesar de ser ápteras, las arañas pueden cubrir distancias de muchos kilómetros por dispersión pasiva, sobre todo en sus etapas juveniles. En días de viento algunas especies segregan un largo hilo de seda, soltándose luego de su soporte y dejándose llevar por el viento (*ballooning*). Este fenómeno justifica los hallazgos de estos animales en el aeroplancton, a más de 1 000 metros sobre el nivel del mar y a cientos de kilómetros de distancia de las costas más próximas. En los linífidos, un grupo de arañas de pequeño tamaño, característicos de los climas fríos, también los adultos recurren al mecanismo del *ballooning*; por este motivo, las cinco especies de arañas que alcanzaron el recién emergido islote de Surtsey, eran linífidos, cuatro de ellas procedentes de Islandia y una de las Islas Británicas.<sup>[292]</sup>

**Cuadro 6.1** PORCENTAJE DE SALTICÍDOS Y LINÍFIDOS RESPECTO AL TOTAL DE LOS ARÁCNIDOS EN CUATRO PAÍSES

	Brasil	Grecia	Francia	Groenlandia
Salticidos	24	19	10	2
Linífidos	1	4	29	54

En el marco del orden Araneidae se evidencian tendencias ecológicas y biogeográficas diferentes, de acuerdo con las distintas familias, y hasta especies. En el cuadro 6.1 señalamos el ejemplo de la distribución porcentual de dos familias, los Salticidae (un grupo de especies erráticas, que saltan y no construyen telarañas) y los Linifidae, con respecto al total de la fauna de arañas de cuatro países ecológica y biogeográficamente no homogéneos.

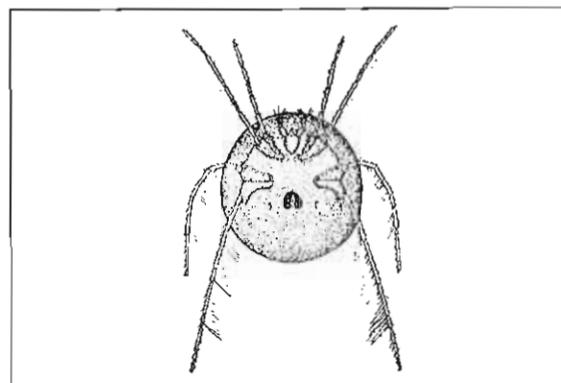
Por último, cabe mencionar que existen familias integradas por especies de distribución limitada o hasta muy restringida (Disderidae, Zodaridae), y al contrario otras, como los Araneidae y los Tomisidae, cuyas especies, en su mayoría, son de distribución muy amplia.

**Ácaros.** Se trata de un grupo de gran peso numérico, integrado por unas 30 000 especies conocidas, de tamaño muy pequeño (algunas no rebasan 0.1 mm). Una especie fósil, *Protacarus crani*, se remonta al Devónico. Globalmente, se trata de un grupo que ha ocupado un amplio abanico de hábitats, con modalidades de vida muy diferenciadas. Algunos son ecto o endoparásitos de animales o plantas, otros son de vida libre, pues colonizan musgos y líquenes, el suelo, los árboles, las aguas dulces y las marinas. Entre las especies de vida libre, la mayoría vive en el suelo, en donde su densidad puede rebasar los 100 000 individuos por metro cuadrado. Generalmente son oribáteos (cerca de 8 000 especies conocidas) los principales consumidores de las células de los hongos del humus. Los ácaros han sido de los primeros animales que lograron colonizar las tierras firmes, y su radiación evolutiva está relacionada precisamente con la presencia del humus. Hace tiempo se les consideraba prácticamente cosmopolitas; sin embargo, hoy en día esta idea ha cambiado mucho debido a los avances del conocimiento sistemático. Por ejemplo, la distribución de *Carabodes minusculus* se había tenido por holártica, hasta que se descubrió que en realidad se trataba de un conjunto de por lo menos seis espe-

cies distintas, cada una con una distribución más restringida. De hecho, el poder de dispersión activa de los Oribáteos es muy limitado. Gracias al marcaje radioactivo se ha demostrado que estos animales pueden desplazarse unos 4 cm diarios, con un máximo registrado de 20 cm. Además, son extremadamente escasos en el plancton aéreo y su tolerancia a la dispersión hidrócora es igualmente baja (por otra parte, ha sido comprobado el arribo por mar de tres especies a la isla de Surtsey). Lo que parece más frecuente es el transporte por animales y por el hombre, sobre todo con el comercio internacional de plantas, bulbos, flores y otros productos vegetales; sin embargo, aunque estos animales pueden ser acarreados de esta forma a grandes distancias; muy contadas veces logran colonizar suelos diferentes de los de su procedencia. Todas estas características los convierten en un grupo interesante para la investigación biogeográfica; por ejemplo, la distribución de los ácaros en ciertas islas del Mediterráneo puede explicarse muy bien mediante el conocimiento de la migración de microplacas durante el Oligoceno y la crisis de desecación miocénica de ese mar.<sup>[48], [49]</sup>

Se considera que los Halacaridae marinos han evolucionado a partir de ancestros terrestres. Estos animales no nadan, caminan sobre el fondo marino; se encuentran con frecuencia sobre algas, esponjas, briozoarios, corales, etc. Los que colonizan los fondos marinos a baja profundidad se alimentan sobre todo de algas verdes; por debajo de los 15 m viven especies que consumen materiales de origen animal, vivo o muerto. Algunas especies se han adaptado a vivir en las aguas dulces, así que su camino evolutivo consistiría en una secuencia algo inusual: medio ambiente terrestre → mar → aguas dulces.

En lagos y estanques viven los hidrácnidos, o hidractinelas, unos ácaros de abolengo terrestre, adaptados al medio ambiente acuático (fig. 6.8). Con pocas excepciones, pasan por un estado de larva, que es parásito de insectos acuáticos adultos (alados). Lo anterior les brinda la oportunidad de colonizar rápidamente embalses, aljibes y lagos y estanques de formación reciente. Sin embargo, según parece, su poder de dispersión no les permite franquear anchos brazos de mar, ni otras importantes barreras geográficas, lo que explicaría, por ejemplo, la existencia de una fauna austral de posible origen gondwánico, bien definida con respecto a la fauna boreal. Las pocas especies del hemisferio norte, que se hallan también en Australia y Nueva Zelanda, resultan de sendos eventos de dis-



6.8 Ácaros: *Hydrodroma* spp., una hidroclínela frecuente en los lagos y estanques (longitud: 2 mm).

persión. Algunas especies más están compartidas a lo largo de América. En cada tierra del hemisferio austral hay especies o grupos endémicos.<sup>[107]</sup> En los torrentes fríos y en el fondo de los lagos se encuentran las especies estenotérmicas, activas también durante la temporada invernal y con una distribución geográfica generalmente limitada. Al contrario, las aguas más superficiales de los lagos y los estanques están pobladas por especies euritérmicas, activas solamente durante la temporada más favorable y muy frecuentemente más o menos cosmopolitas.<sup>[10]</sup>

### Insectos

El grupo de mayor éxito en el medio ambiente terrestre, por lo menos desde el Carbonífero en adelante, son sin duda los insectos. El número realmente abrumador de sus especies, las poblaciones a menudo excepcionalmente abundantes que las representan, la variedad extrema de sus hábitats y de las estrategias ecológicas y de comportamiento que han desarrollado, y el hecho de que prácticamente todos los órdenes están representados en todas las tierras firmes, hace que el análisis biogeográfico de los insectos sea una tarea que solamente un equipo de varias decenas de científicos que dispusieran de años y años y de recursos ilimitados podría intentar. Por otra parte, vale mencionar que muchos problemas biogeográficos han sido enfocados con éxito al trabajar con las entomofaunas. Una reseña bibliográfica del tema ocuparía quizás un capítulo entero. Como único ejemplo, elegido al azar, recordaremos sólo la *Zoogeography of Caribbean Insects*, una obra colectiva ya clásica editada en 1988 por J.K. Liebherr, que no falta en la biblioteca de ningún biogeógrafo.

Por los motivos que acabamos de referir, nos limitaremos a reseñar un número mínimo de ejemplos que consideramos de cierto interés para el biogeógrafo, tomados de los insectos superiores (Pterygota). Efectivamente, la mayoría de los órdenes actuales son prácticamente cosmopolitas, a pesar de su mayor o menor antigüedad. Sin embargo, entre los taxones de nivel inmediatamente inferior hay muchos grupos cuyas distribuciones vale la pena recordar; asimismo, los fenómenos biogeográficos que han afectado ciertas especies durante los últimos 150 años merecen una particular atención.

Entre los odonatos cabe mencionar por ejemplo que el suborden más primitivo, los Anisozygoptera, cuyos orígenes se remontan al Triásico y cuya distribución fue mucho más amplia que la actual, sobrevive hoy en el sudeste asiático con un par de especies solamente.

El orden Grylloblattaria está integrado por unas seis especies repartidas entre Canadá, la antigua Asia soviética y Japón. Desde el punto de vista filogenético y biogeográfico, se les considera los remanentes de la línea ancestral que dio origen a los Orthopteroidea actuales, y representan auténticas reliquias de la primitiva fauna de Laurasia.

Los Dermaptera —las “tijerillas”— y los Arixenoidea (dos especies conocidas) son exclusivos del sureste de la Región Oriental, en donde según parece están estrictamente asociados con los murciélagos. Los Diploglossata son todos parásitos de roedores subterráneos de África Occidental. Consideramos oportuno subrayar que, al contrario de lo que sucede con Anisozygoptera y Grylloblattaria, tanto la asociación con mamíferos como el hecho de que los más antiguos fósiles conocidos de tijerillas se remontan solamente al Mioceno inferior, parecen apuntar hacia una condición de neoendemismo bastante reciente de los dos grupos de Dermaptera a los que nos referimos.

Las termitas, también conocidas como comejenes (Isoptera), al contrario, nos enseñan dos ejemplos de grupos con distribución claramente relictual. *Mastotermes darwinensis*, el único representante actual de la familia Mastotermitidae, antiguamente paracosmopolita, está limitada al noreste tropical de Australia; la única especie de la familia Serritermitidae, *Serritermes serrifer*, es exclusiva de la fracción central del Neotrópico.

Entre los Homoptera cabe recordar un ejemplo de dispersión aleatoria, cuyo vector ha sido muy posiblemente el hombre que, a lo largo de la historia, ha producido un cambio notable en la biología de

la especie integrada en la fracción secundaria de su área de distribución, hecho que a su vez ha tenido repercusiones de cierto alcance sobre el proceso de emigración de poblaciones humanas del Viejo hacia el Nuevo Mundo. Nos referimos a *Viteus vitifolii*, una filoxera americana cuyo ciclo vital se desarrolla a expensas de la vid. Las hembras que oviponen en las raíces jóvenes de la vid, provocan la formación de agallas en las que se desarrollan hembras y que desencadenan un proceso de degeneración del aparato radical. Las hembras sexíparas recién eclosionadas abandonan el suelo y alcanzan las hojas y los pimpollos de la vid, en donde dan origen a una generación anfigónica, seguida por una serie de generaciones de hembras partenogénicas, las que igualmente provocan la formación de agallas y la degeneración de las hojas. Sin embargo, en la vid europea el ciclo se desarrolla casi exclusivamente a nivel del aparato radical, que la presencia del homóptero perjudica mucho más drásticamente de lo que ocurre con la vid americana. Hoy en día, la casi totalidad de los viñedos europeos están sembrados mediante cepas autóctonas, injertadas sobre pies americanos, una técnica que prácticamente ha eliminado el problema. Sin embargo, cuando en la segunda mitad del siglo XIX *Viteus vitifolii* invadió Europa (la especie fue señalada por primera vez en Inglaterra en 1863, en Francia y Alemania en 1874), su difusión rápida y masiva resultó fatal para la ya precaria economía de muchas comarcas en donde los viñedos no sólo representaban el mayor sino el único recurso económico de los campesinos. El resultado fue la emigración masiva de poblaciones rurales de Europa, sobre todo hacia el continente americano, en donde hasta en la actualidad pueblos enteros están habitados por los descendientes de aquellos antiguos emigrantes. Es paradigmático a este propósito el caso de algunas provincias del centro de Argentina, donde se dan pueblos de varios miles de habitantes que hablan fluidamente el dialecto piamontés (NO de Italia), mientras a unos cuantos kilómetros, en otro pueblo similar, el idioma que suele escucharse en la calle es el “furlán”, o sea, el dialecto del extremo noreste de Italia.

Los coleópteros representan el orden de mayor éxito entre los insectos, y muy probablemente entre todos los animales. Todos los subórdenes de coleópteros están representados a escala mundial, y ocupan un sinnúmero de hábitats y un abanico realmente abrumador de nichos ecológicos.<sup>[31], [39]</sup> Sin embargo, entre los taxones de nivel familia e inferiores, la cantidad de grupos de interés biogeográfico es inmenso. Aunque en este contexto sería inoportuno insistir demasiado en ello, no podemos pasar por alto las contribuciones que un gran número de coleopterólogos ha aportado a la biogeografía, y en particular a la biogeografía histórica, a partir del análisis de los grupos de su especialidad. Entre ellos, recordaremos al menos dos autores ya clásicos, René Jeannel y Gonzalo Halffter (véase cap. 1). Fundamentado en sus monumentales monografías sobre pseláfidos, catópidos y algunos grupos de carábidos, Jeannel contrastó en los años alrededor de 1950 las ideas holarcticistas que dominaban entonces la biogeografía, en un enfoque wegeneriano de las relaciones entre las masas continentales y sus respectivas biotas, cuya modernidad sigue siendo sorprendente. Halffter, a su vez, estudiando diferentes grupos de Scarabaeoidea elaboró a partir de los años de 1960 sus ideas pioneras sobre las relaciones biogeográficas de América del Sur, y de ahí sus conceptos originales de “patrón de distribución” y de Zona de Transición.

Pata seguir reseñando solamente los grupos que con mayor evidencia siguieron demostrando en las últimas décadas la importancia general del estudio biogeográfico de los coleópteros, tendríamos que extendernos demasiado; por motivos de espacio nos limitaremos una vez más a unos pocos ejemplos. Entre ellos, la familia Geotrupidae, integrada por al menos cinco subfamilias de las cuales la más primitiva, Taurocerastinae, está representada por tres especies y es de distribución chileno-patagónica; los Bolbocerinae (*sensu lato*) son esencialmente pantropicales —con unas pocas excepciones— y de abolengo gondwánico; los Lethrinae, de supuesto origen angárico, ocupan Asia Central extendiéndose secundariamente, con unas pocas especies, hasta la Península Balcánica; los Geotrupinae son de distribución holártica, con un núcleo secundario no homogéneo en la Zona de Transición Mexicana; finalmente, los Odonataeinae, representados por unas pocas especies posiblemente relictas, cuya distribución en el marco de la Región Holártica podemos calificar de anfiatlántica.

En la misma familia, en el marco de los Geotrupinae, entre los muchos casos de interés biogeográfico podemos recordar el género *Ceratophyus*, filogenéticamente bastante aislado, con una serie de especies cuyas áreas de distribución siguen bastante bien las orillas norte del antiguo mar de Tethys —haciendo caso omiso de la única especie americana endémica de un área prácticamente puntiforme de California—.



La familia Trogidae está integrada por los representantes de dos líneas filéticas claramente definidas, cuyas distribuciones geográficas son respectivamente de tipo holártico y pantropical-austral. La mayor área de solapamiento entre ambas líneas corresponde a la Zona de Transición Mexicana, un hecho que habla en favor de la separación muy antigua entre la fracción laurasiática y la gondwánica del tronco filético que dio origen a los Trogidae. Entre las especies de abolengo neotropical cabe señalar *Omorgus suberosus*, cuyo poder de dispersión es excepcional con respecto a lo que es la modesta vagilidad de los demás representantes de la familia. En las últimas décadas *O. suberosus* ha colonizado las islas Galápagos, en donde una importante población ha podido asentarse gracias a un cambio drástico en su régimen alimenticio. Efectivamente, de la queratinofagia habitual y común a todos los representantes de la familia, *O. suberosus* se ha convertido a la depredación de los huevos de las tortugas gigantes y de la iguana marina, de las que hoy representa una temible plaga. En lo que se refiere a este mismo organismo, no está desprovisto de interés mencionar que en la primera mitad del siglo xx en el extremo sur de España se encontró una especie de trógido supuestamente inédita, misma que se describió bajo el nombre de *Omorgus torressalai*. Algunos hallazgos más recientes indujeron a los entomólogos a reconsiderar el taxón en cuestión, que resultó ser en realidad *O. suberosus*. Introducido accidentalmente por el hombre, según todas las pruebas, este trógido americano se ha integrado hoy a la fauna ibérica.

La introducción accidental, por dispersión pantropical, de coleópteros exóticos, y su éxito en la colonización de nuevas áreas, ha provocado a veces un impacto drástico hasta en las poblaciones humanas, causando importantes cambios socioeconómicos. El arribo a Europa, entre finales del siglo xix y las primeras décadas del xx, del crisomélido *Leptinotarsa decemlineata*, original de América, perjudicó de tal forma el cultivo de la papa (uno de los principales recursos alimenticios y económicos de muchas poblaciones rurales), que impulsó a muchos campesinos a trasladarse a las ciudades en proceso de industrialización, convirtiéndose en proletarios urbanos.

Pasando a los lepidópteros, recordaremos algunas familias endémicas del Neotrópico, como los Morphidae, Heliconiidae, Ithomidae. El danaido *Danaus plexippus* —la llamada mariposa monarca— es un bonito ejemplo de lepidóptero migrador. Sus áreas de reproducción se extienden alre-

dedor de la frontera entre Canadá y Estados Unidos, tanto en la vertiente hacia el Atlántico como al oeste de las Rocallosas. Sin embargo, en otoño los adultos se reúnen en grandes enjambres y alcanzan los lugares en donde pasarán el invierno, el sur de América del Norte, desde Florida hasta el Istmo de Tehuantepec. En la primavera, siguiendo las mismas rutas, vuelven a sus áreas de reproducción. Cabe resaltar que al menos tres décadas atrás una población de *D. plexippus*, de evidente procedencia trasatlántica, ha colonizado en forma estable las Islas Canarias, y que en los últimos años los hallazgos de esta especie en el centro mismo del Mediterráneo (Sicilia) se han vuelto cada vez más frecuentes. Lo anterior parece señalar de manera bastante clara la importancia que puede asumir la dispersión de una especie con buena vagilidad en la dinámica de su área de distribución, siempre y cuando las condiciones ecológicas de los nuevos territorios alcanzados permitan su indigenación.

Un ejemplo en cierto aspecto opuesto es el de varias especies de esfíngidos afro-mediterráneos —como la muy conocida *Acherontia atropos*, inconfundible por el dibujo en forma de calavera que caracteriza su tórax, y algunas más—, cuyos adultos se hallan con cierta frecuencia en la Europa continental, en donde de sus puestas pueden desarrollarse orugas que llegan a dar adultos. Sin embargo, esos últimos resultan estériles, así que podemos considerar que Europa Central actúa como *sink area* (véase cap. 3) para tales especies, cuya *source area* terminaría hacia el norte en el Mediterráneo.

En cuanto a los dípteros, mencionaremos solamente los Tendipedidae (antiguos Chironomidae), por el estudio llevado a cabo por Lars Brundin en 1966 (véase cap. 8), obra que representa una contribución monumental a la biogeografía cladística, y una piedra angular en el estudio de las relaciones biogeográficas, *via* Antártida, entre el Cono Sur, la Región Australiana y el continente africano.

Por último, al hablar de himenópteros, si bien los taxones de nivel elevado tienden a ser cosmopolitas, por lo menos dentro del rango de tolerancia ecológica de cada uno de ellos, hay grupos exclusivos de una u otra región biogeográfica; baste con recordar, por ejemplo, las hormigas del género *Atta* (y taxones relacionados), muy conocidas por su costumbre de recortar hojas y acarrearlas hasta sus imponentes nidos sociales, con objeto de utilizarlas como sustrato para el cultivo de los hongos de los que se alimentan. El grupo es neotropical, y muy contadas especies franquean secundariamente, hacia el norte, la Zona de Transición Mexicana.

## Vertebrados

**Peces marinos.** Su distribución geográfica está muy relacionada con la temperatura. Por ejemplo, la familia Clupeidae, ampliamente representada en todo el mundo, está integrada por especies de aguas templadas boreales, como el arenque (*Clupeus harengus*), templadas más meridionales (*Sardina*), tropicales (*Sardinella*) y templadas australes (*Sardinops*). Más en detalle, el género *Sardina* ocupa las aguas cuya temperatura varía entre los 12 y los 20°C; por ello, está muy bien representada en los mares europeos, mientras falta cerca de la costa atlántica de América del Norte, pues los mares con estas características térmicas son muy escasos debido, al norte, a la corriente fría de Labrador y, al sur, a las aguas demasiado calientes de la Corriente del Golfo. Siempre al factor temperatura se debe el hecho de que muchos géneros y especies de peces ocupen franjas simétricas situadas en ambos hemisferios (peces anfiecuatoriales). Según la franja climática que ocupan, se habla de peces bitropicales, bitemperados, anfipolares. La distribución anfipolar es muy escasa al nivel especie (entre los posibles ejemplos mencionaremos *Ceratiias holboelli*, cuya área de distribución, enormemente desasociada, incluye los mares de Groenlandia y los de la Antártida), siendo más frecuente al nivel de género y familia. En general, se trata de vicarianzas ecológicas, y no filogenéticas. Al contrario, los peces anádromos del género *Alosa* de las costas europeas, tanto atlánticas como mediterráneas (cinco especies), son vicariantes filogenéticos —y biogeográficos— de las seis especies del mismo género que ocupan el Atlántico norteamericano.<sup>[441]</sup>

Más de la mitad de las especies de peces marinos se hallan en las aguas que cubren la plataforma continental hasta los 200 m de profundidad. Por ello, su distribución está relacionada con el desarrollo de las costas y de los archipiélagos. Una segunda clase incluye las formas pelágicas de los mares abiertos, como el atún (*Thunnus*), el pez espada (*Xiphias*), el género *Coryphaena*, la mayoría de los tiburones, como *Rhincodon*, y otros más. Son excelentes nadadores, de amplia distribución; sin embargo, muchas especies han sido detenidas por la barrera que se extiende entre Polinesia y América (la Gran Barrera Pacífica Oriental, véase cap. 5) y hoy su distribución a través de los océanos es incompleta. Finalmente, los peces abisales, que ocupan las profundidades de los mares por debajo de los 200 m y que incluyen tanto formas relacionadas con el sustrato (peces bentónicos profundos)

como otras francamente pelágicas (peces batipelágicos). En ambos casos, colonizan un medio ambiente caracterizado, entre otros factores, por una gran escasez de recursos alimenticios, y aparentemente también la fauna de peces es escasa y poco variada. Por otra parte, se considera que las aguas profundas mantienen una fauna de tipo arcaico, lo cual justificaría su interés para el evolucionista y para el biogeógrafo.

Desde el punto de vista de la biogeografía regional, podemos reseñar las principales ictiofaunas del mundo en la forma siguiente:

- **Fauna Indopacífica.** Ocupa una parte del antiguo mar de Tethys y zonas colindantes, extendiéndose desde el Mar Rojo y el Océano Índico hasta el sudeste asiático, Australia, Polinesia e Islas Hawai. Es la región con mayor riqueza faunística, en donde se encuentran representadas casi todas las familias de peces marinos. Un sinnúmero de archipiélagos, arrecifes, profundos abismos, forma un abanico de situaciones que favorecen la diversificación ecológica y sistemática. Es de resaltar que 30 por ciento de las especies (pero solamente tres géneros) de la ictiofauna de las Hawai son endémicas.
- **Fauna Afro-occidental.** Incluye un número bastante reducido de peces tropicales; es una fauna relativamente modesta, parecida a la del Mediterráneo.
- **Fauna Caribe.** Ocupa los mares que se extienden entre Florida y las costas de Brasil, hasta la desembocadura del Río Amazonas —o poco más al sur—. El área en cuestión está partida en dos por la Corriente del Golfo, que actúa como una barrera —más o menos efectiva— que separa la fauna del Golfo de México al norte, de la caribe propiamente dicha (Mar de las Antillas y aguas limítrofes hacia el sur). En estos mares viven muchas especies de peces, de las cuales algunas son particularmente interesantes; como ejemplo, mencionaremos solamente algunas formas del Golfo de México, que representan auténticas reliquias glaciales, originalmente de aguas frías, que quedaron acorraladas en esas aguas —y se adaptaron a sus temperaturas actuales— después de instaurarse condiciones tropicales.
- **Fauna Pacífico-americana.** Su área de distribución se extiende entre el Golfo de California y Perú. Esta fauna, como ya se ha mencionado, está limitada hacia el oeste por la gran Barrera Pacífica Oriental. Sus afinidades con los elementos caribes son muchas debido a la compleja historia de las conexiones —y separaciones— terrestres interamericanas, y sobre todo al hecho de que el actual Istmo de Panamá es relativamente reciente.<sup>[50]. [305]</sup>

Algunos autores proponen una clasificación biogeográfica de los océanos, basada en criterios exclusivamente ecológicos, principalmente en las características climáticas. Tendríamos así las regiones ártica, subártica, templada septentrional, subtropical septentrional, tropical, subtropical meridional, templada meridional, subantártica y antártica (fig. 6.9).<sup>[27]</sup>

**Reptiles.** Los reptiles son especialmente abundantes en las regiones cálidas intertropicales, disminuyendo rápidamente su número hacia las latitudes más altas. Por ejemplo, la fauna de Italia está integrada por 17 géneros; en Alemania se encuentran 7, y tan sólo 5 en las Islas Británicas. Faltan por completo en Islandia, Groenlandia y en la Antártida. El factor ecológico limitrofe es la cantidad de calor necesaria para la incubación de los huevos y de ahí la duración de la propia incubación. En las áreas más frías, algunas especies y grupos pueden solucionar en parte el problema térmico recurriendo a la reproducción ovovivípara. Es bien sabido que *Vipera aspis* (nótese que el nombre genérico procede de la palabra *vivípara*) y *Lacerta vivipara* pueden colonizar los Alpes hasta unas alturas de 3000 y 3300 m, respectivamente. En el género de colúbridos *Coronella*, la especie ovovivípara *C. austriaca* coloniza áreas de clima mucho más frío de las que ocupa la especie ovípara *C. girondica*. Por otra parte, debemos recordar que según las ideas de unos pocos autores, siendo la reproducción por

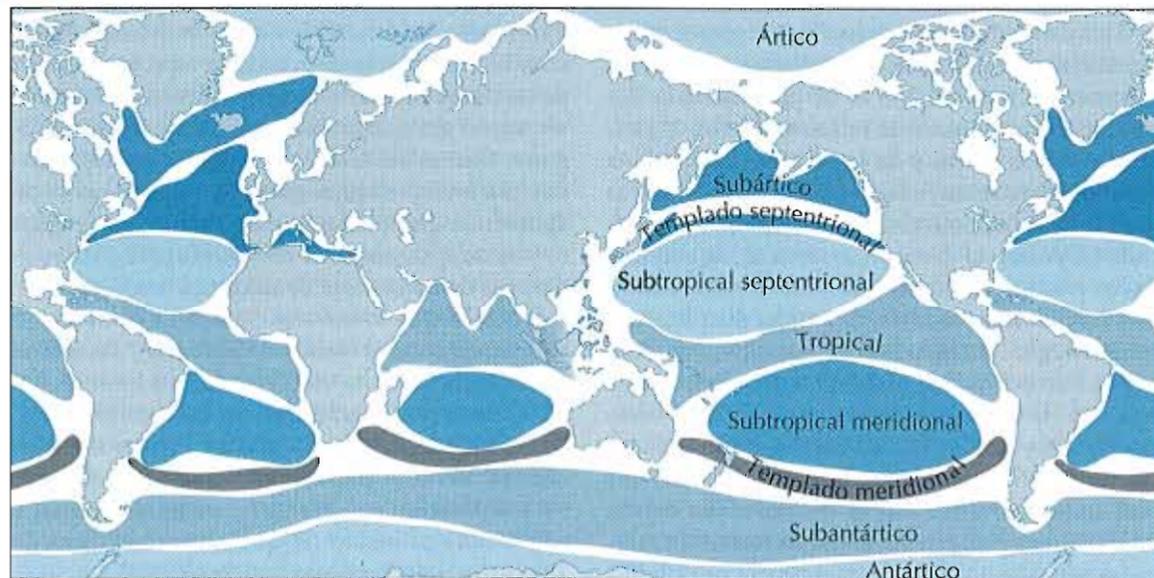
ovoviviparidad mucho más frecuente en las serpientes venenosas, los factores climáticos no serían relevantes en la determinación de tal fenómeno.<sup>[484]</sup>

Entre los Testudinata, los pleurodiros, o sea las tortugas que ocultan la cabeza en su caparazón doblando el cuello por un lado, incluyen unas 50 especies, todas con distribución austral, mientras los criptodiros —las que retiran la cabeza doblando el cuello en el plano sagital— están representados en el mundo entero, pero la mayoría de sus 170 especies pertenece a la fauna boreal.

Una distribución antiguamente muy amplia, pero que hoy está reducida a un área prácticamente puntiforme, es la del orden rincocéfalos, que sobrevive con la única especie *Sphenodon punctatus* —el tuatara— en algunos islotes de Nueva Zelanda. Sin embargo, hace pocos años algunos autores han reconocido que la población que ocupa cierto islote del estrecho de Cook es una especie distinta, *S. guntheri*, que se separa de la anterior por algunos detalles morfológicos, pero sobre todo por un patrón enzimático diferente.<sup>[150]</sup>

Entre los saurios, tanto los Geconidae como los Scincidae son de distribución prácticamente cosmopolita, faltando tan sólo en los climas fríos y en unas pocas zonas templadas; sin embargo, el área de muchas especies es muy restringida. Las familias Agamidae y Varanidae tienen una distribución muy parecida; los Agamidae especialmente, desde el punto de vista geográfico, son complementarios a los Iguanidae. De hecho, se encuentran en toda

6.9 Ambiente pelágico: distritos biogeográficos definidos con base en criterios ecológicos (de R.H. Bockus).



África (no en Madagascar), en el Cercano Oriente, Asia tropical y Australia. Al contrario, los Iguanidae están representados en América (especialmente en los territorios occidentales) y en Madagascar. La única área de solapamiento entre ambas familias son las Islas Fidji. Entre agámidos e iguánidos se dan fenómenos de convergencia realmente impresionantes; por ejemplo, la gran iguana americana *Iguana iguana* corresponde muy bien, tanto ecológica como morfológicamente, a un gran agámido asiático, *Hydrosaurus amboinensis*. Igualmente impresionante es la convergencia entre los representantes del género *Phrynosoma*, un iguánido de los desiertos americanos, y el agámido australiano *Moloch*. Los lacértidos están limitados a las áreas calurosas y templadas del Viejo Mundo, y la frontera SE de su distribución coincide con la Línea de Wallace (fig. 4.3). Los camaleontidos viven en África, en las costas orientales del Mediterráneo y en el sur de India.

Los Amphisbenidae, de costumbres evadoras, se encuentran en África (excepto en Madagascar), parte del Mediterráneo y América.

Los boidos y los pitónidos, son dos familias algo primitivas de serpientes; en conjunto incluyen cerca de un centenar de especies, y su distribución geográfica es claramente complementaria: los primeros, por ejemplo, los géneros *Boa*, *Eunectes* —la anaconda o tragavenado— se encuentran en América y en Madagascar; los otros ocupan África continental, Asia y Australia, como el género indio-africano *Python* y el australiano *Liasis*. En términos generales, los colúbridos son cosmopolitas; sin embargo, en el estado actual el grupo en sí no tiene importancia para el biogeógrafo, tratándose de un taxón polifilético. Los elápidos, todos venenosos, entre los cuales está la cobra (*Naja*) y la mamba africana (*Dendroaspis*), son una familia representada en todos los continentes —menos Europa—. A tal familia pertenecen las dos terceras partes de los ofidios de Australia, siendo ésta la única región en donde predominan las formas venenosas entre las serpientes. En América, los elápidos están representados por los coralillos (género *Micrurus* y relacionados). Los vipéridos, que faltan solamente en la Región Australiana, incluyen la subfamilia *Viperinae*, paleártica y africana, y *Crotalinae*, presente en América y del Mar Caspio hasta Asia Oriental. Finalmente, es de mencionar que no hay serpientes venenosas en Madagascar.

Los lagartos (Loricata), a pesar de comprender solamente 21 especies, están representados en todas las regiones cálidas del mundo. La familia Croco-

dilidae es circuntropical, incluyendo su área de distribución en América, desde Florida hasta el norte de América del Sur, África, Madagascar, el sureste asiático, Nueva Guinea y el norte de Australia. Los Alligatoridae ocupan un área fuertemente disyunta, la América tropical y parte de China. Finalmente, la única especie de Gavialidae está repartida en India y áreas limítrofes.<sup>[237]</sup>

**Aves.** Podríamos pensar que las aves, que son casi todas animales voladores, muy móviles, no suministran información biogeográfica relevante. En realidad, muy a menudo nos encontramos con que hay nexos bastante estrictos entre avifauna y espacio físico. Por ejemplo, de las 75 especies que integran la familia Troglodytidae, solamente *Troglodytes troglodytes* es eurasiática, mientras las demás son todas americanas. Una imagen general de la distribución de las aves a escala mundial se desprende del número de familias y de especies nidificadoras por cada región biogeográfica (cuadro 6.2).

La Región Neotropical es la más rica en aves debido a su larga historia evolutiva, la que ha ocasionado —también en tiempos relativamente recientes, como el Pleistoceno— la presencia de muchas áreas de endemismo separadas entre sí. Algunas familias endémicas están representadas por un gran número de especies, lo que posiblemente esté relacionado con el efecto de radiaciones evolutivas (por ejemplo, las familias Formicariidae y Furnaridae, con más de 200 especies). Otras, al contrario, están integradas por muy contadas especies, a veces tan sólo una. Los ñandúes (familia Rheidae), por ejemplo, son solamente dos, *Rhea americana* y *R. darwini*. Muchas formas de América Central y del Sur, como los colibríes o picaflores, están compartidas con la fauna neártica, debido también a fenómenos migratorios. Otras

Cuadro 6.2 LAS AVES DEL MUNDO

Región	Familia endémica	Especie nidificante
Neotropical	31	3000
Australiana	16	1600
Afrotropical	13	1500
Oriental	1	1000
Paleártica	1	1000
Neártica	0	750

familias, en fin, son pantropicales, como los Psittacidae (loros, guacamayas, etc.). Sin embargo, en el Neotrópico hay una tasa de endemismos al nivel de género muy notable.<sup>[52]</sup>

La *Región Australiana*, debido también a su larguísimo periodo de aislamiento, está poblada por una avifauna muy rica, y son numerosas las formas endémicas. Los grupos dominantes, que según se piensa actualmente son también de origen australiano, a pesar de su distribución hoy mucho más amplia, son los Columbidae, Psittacidae, Alcedinidae y Meliphagidae.

La *Región Afrotropical*, por su tamaño y su posición geográfica, es muy parecida a América del Sur; sin embargo, su avifauna es notablemente más pobre, debido posiblemente al modesto desarrollo de su orografía y a la menor extensión de las selvas tropicales. En el continente africano se encuentran solamente ocho familias endémicas; otras cinco más son inalgachas. En todo caso se trata de familias integradas por muy pocas especies (una sola, el avestruz, representa a la familia Struthionidae). De acuerdo con su avifauna, África puede dividirse en dos fracciones. Vale subrayar que éstas se ajustan muy bien a la parte ecuatorial del centro y oeste, la de las selvas húmedas, y al resto del continente, cuyo paisaje son las sabanas y otros biomas más o menos áridos. Entre los elementos más característicos, además de los avestruces, hay que mencionar los Ciconiidae, Oritidae, Pterodidae. Los grupos de paseriformes son especialmente numerosos; vale recordar a los Nectarinidae, por su sorprendente convergencia con sus equivalentes ecológicos, los picaflores americanos. En cuanto a Madagascar, su fauna de aves es relativamente pobre. En términos generales, es parecida a la de África continental, pero comparte algunos rasgos con la fauna indo-oceánica; faltan, por ejemplo, los trogoniformes y los pisciformes, dos órdenes bien representados en las otras áreas tropicales. Por otra parte, hay varias familias endémicas, entre las cuales los gigantes Aepyornitidae (extintos).

En la *Región Oriental* encontramos solamente una familia endémica, los Iteuidae; en cambio tal región está bien caracterizada por la gran radiación evolutiva que ahí sufrieron los Fasianidae. La Región Oriental comparte muchos grupos con las regiones limítrofes (Afrotropical, Paleártica, Australiana). Como siempre, sus fronteras con respecto a la Región Australiana son muy inciertas; sin embargo, son muchas las especies que no rebasan el estrecho (¡35 km!) que separa las islas de Bali y Lombok; recordemos que este estrecho forma

parte de la Línea de Wallace y de prácticamente todas sus variantes.

En la *Región Holártica*, a pesar de su gran extensión geográfica, encontramos un conjunto relativamente modesto de especies de aves. Los grupos exclusivos que la definen son muy pocos; entre ellos recordaremos los Podicipedidae y los Tetraonidae. Otros taxones característicos se encuentran en las familias Laridae (gaviotas y similares), Alcidae, Picidae y algunos paseriformes, como el género *Corvus*. Muchísimas especies son migratorias, pues pasan una parte del año en la Región Neotropical, Afrotropical u Oriental. Más de la mitad de las especies holárticas son paseriformes.<sup>[17], [67]</sup> Si tomamos como ejemplo la fauna de Italia, ésta está integrada con un total de 472 especies repartidas en 20 órdenes, pero de ellas solamente 248 son nidificadoras en el país, las demás son todas migratorias o visitantes. Al finalizar las glaciaciones muchas especies de aves de bosque reconquistaron los territorios de Europa Central; sin embargo, algunas de ellas dejaron reliquias poblacionales en áreas aisladas del Mediterráneo como, por ejemplo, algunos carpinteros (*Picoides medius*, *P. leucotus*), *Parus montanus*, *Regulus regulus* y otras más.

Los paseriformes cruzan el Mediterráneo a lo largo de un frente muy amplio, mientras las rapaces y las cigüeñas migran siguiendo rutas mucho más estrechas, escogiendo las vías más cortas entre una y otra tierra firme.<sup>[30], [338]</sup>

**Mamíferos.** Tradicionalmente, la distribución geográfica de los mamíferos siempre ocupó un lugar preeminente en los estudios biogeográficos. Siendo que, en general, son animales de tamaño medio o grande (> 3 cm), su presencia no pasa inadvertida; por otra parte, su impacto ecológico, y a menudo también económico, es muy relevante. Por estos motivos la zoogeografía desde sus comienzos ha sido esencialmente la zoogeografía de los mamíferos. En el marco de los vertebrados, los mamíferos son la clase cuyo arreglo biogeográfico resulta de los acontecimientos evolutivos más recientes (Cenozoico).

Incluso si pasamos por alto las especies marinas, como los cetáceos y los pinnípedos o, de cualquier manera, relacionadas con el medio acuático (Sirenidae), en la actualidad los mamíferos están representados en el mundo entero. Los elementos autóctonos faltan solamente en Nueva Zelanda, la Antártida y en unas pocas islas oceánicas; los únicos mamíferos presentes en esas tierras (murciélagos, ratas, especies domésticas) son de impor-

tación reciente. A este propósito, es interesante mencionar el caso de una de las dos especies de aves del género *Apteryx*: los bien conocidos kiwi; en ausencia de mamíferos autóctonos estas aves ápteras ocupan nichos ecológicos que en otras partes del mundo son típicos de los mamíferos: son terrestres, cavan madrigueras, su régimen trófico corresponde al de los topos, localizan su alimento por medio del olfato y sus plumas filiformes son muy parecidas a pelos.<sup>[88]</sup>

En otras partes de este libro se habla de radiaciones evolutivas que han ocurrido en áreas bastante reducidas (los ciclidos del Lago Victoria, las drosófilas de las Hawaii, los pinzones de las Galápagos). En los mamíferos no hay ejemplos parecidos. Posiblemente, haya que buscar el motivo en el hecho de que los mamíferos suelen ser animales demasiado grandes y activos como para poder desarrollar una radiación evolutiva de cierto alcance en un espacio limitado. Para la radiación de los mamíferos es necesario el escenario de un continente entero. De hecho, estos animales han sufrido tres radiaciones principales, en otras tantas áreas continentales, a saber: (1) *Australia*. Es una región caracterizada por una fauna rica y variada de marsupiales, derivados en tiempos relativamente recientes de un núcleo limitado de especies inmigrantes, de afinidad sudamericana. Algunos estudios recientes han demostrado que, a pesar de las evidentes diferencias morfológicas que los separan (y que

con cierta frecuencia simulan, por el efecto de una evolución convergente, formas que en otras partes del mundo corresponden a Placentarios), los marsupiales australianos tienen más afinidad entre sí que con cualquier marsupial americano actual. (2) *África, Eurasia y América del Norte*. Estas regiones están pobladas por la mayoría de los mamíferos actuales, y han conformado el mayor escenario evolutivo del grupo. (3) *América del Sur*. Este continente, que durante un largo lapso quedó aislado de las otras masas continentales, soportó una gran evolución *in situ* de muchos grupos de animales, incluso los mamíferos. Al igual que sucedió con Australia, se dio un gran paralelismo con las formas que iban evolucionando independientemente en otras partes del mundo. La mayoría de las formas sudamericanas empezaron a extinguirse hace unos tres millones de años, al entrar en contacto, y en competencia, con las especies equivalentes evolucionadas en América del Norte.

En el cuadro 6.3<sup>[86]</sup> resumimos algunos aspectos de la distribución de los mamíferos que discutiremos someramente, empezando por las regiones biogeográficas más ricas.

La *Región Neotropical* se aparta de todas las demás por el número de sus mamíferos (además de las aves que ya comentamos). En particular, está poblada por muchos toedores (algunos de ellos de gran tamaño, como el capibara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, que puede pasar de los 50 kilos), quiróp-

**Cuadro 6.3** DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS EN EL MUNDO\*

Región	Especie	Orden	Orden dominante (%)		
Neotropical	1 030	12	Rod. (47)	Quir. (27)	Mars. (8)
Afrotropical	769	15	Rod. (32)	Quir. (24)	Ins. (14)
Oriental	752	13	Rod. (34)	Quir. (33)	Carn. (9)
Australiana	536	8	Quir. (34)	Mars. (32)	Rod. (30)
Paleártica	473	10	Rod. (47)	Ins. (15)	Quir. (14)
Neártica	447	9	Rod. (58)	Quir. (16)	Ins. (11)
Malgache	102	6	Ins. (29)	Prim. (27)	Quir. (26)
Tierra	4 000	20	Rod. (40)	Quir. (24)	Ins. (9)

\* Para los órdenes más representativos se señala el porcentaje de las especies sobre el total de los mamíferos terrestres de cada región. Carn. = Carnívoros, Quir. = Quirópteros, Ins. = Insectívoros, Mars. = Marsupiales, Prim. = Primates, Rod. = Roedores. N.B. Según Wil-

son y Reeder,<sup>[579]</sup> los mamíferos vivos cuentan 4 629 especies comprendidas en 26 órdenes. Tales valuaciones varían mucho de un autor a otro<sup>[11]</sup> y de una edición a otra de la misma obra.

teros (entre los cuales los Desmodontidae, o sea los vampiros) y marsupiales (didelfitos, como el tlacuache o rabopelado y celonéstidos). Entre los primates, hay que mencionar los monos platirrinios y la ausencia de simios antropomorfos. También característica es la ausencia de bóvidos (por lo menos, excluyendo la Zona de Transición Mexicana).<sup>[466]</sup>

La *Región Afrotropical* (con excepción de Madagascar) se caracteriza por una gran presencia de ungulados, especialmente bóvidos, que ocupan sobre todo el ambiente de sabana. Cabe resaltar que, en el pasado, un nivel análogo de presencia de grandes mamíferos existió en todos los continentes (no en Australia); sin embargo, los acontecimientos relacionados con la competencia en América del Sur y con las glaciaciones en el hemisferio boreal eliminaron las especies de mayor tamaño en todo el mundo, menos en África. Actualmente, en esta región se encuentra también un orden endémico, los tubulidentados, representado por la única especie *Oryzoteopus afer*; dos órdenes más son casi exclusivos de África, los Macroscelidea (las llamadas “musarañas elefantes”) y los Iracoidea. Entre las familias endémicas las más conocidas son las jirafas y los hipopótamos.

Madagascar, que algunos autores separan como *Región Malgache* y otros la incluyen en la *Región Afrotropical*, difiere mucho de esta última en cuanto a su fauna de mamíferos (y de reptiles). La teriofauna malgache es, efectivamente, muy desequilibrada (véase cap. 5). Está integrada por seis órdenes solamente, de los más abundantes a los más escasos: insectívoros (solamente la familia Tenrecidae), primates (únicamente Lemuridae), quirópteros (seis familias), roedores (Cricetidae), carnívoros (solamente Viverridae primitivos) y artiodáctilos (dos especies de Suidae).<sup>[86], [531]</sup>

La fauna de la *Región Oriental* incluye dos órdenes endémicos, los Scandentia (*Tupaya* y relacionados) y los Dermoptera. Entre los taxones de nivel familia, los monos Hylobatidae. Sin ser exclusivos, algunos grupos indoafrikanos son también característicos (elefantes, rinocerontes y simios antropomorfos), y otros compartidos con el Neotrópico (Platanistidae y Tapiridae).

En la *Región Australiana* sólo hay un orden realmente endémico, los Monotremata, pues los marsupiales —por lo menos de acuerdo con la clasificación tradicional— son también americanos; sin embargo, todas las familias australianas de este orden son endémicas. La subregión Austromalaya (Sulawesi, Timor, el archipiélago de la Sonda y las

Molucas), mejor indicada como Wallacea, realmente es una Zona de Transición cuya fauna de mamíferos presenta fuertes rasgos orientales, que incluye tanto quirópteros, roedores, etc., como dos familias de marsupiales. La subregión Papuana (Nueva Guinea, Islas Salomón, Bismarck) está poblada por una mastofauna más netamente australiana, integrada esencialmente por una familia de Monotremata y cuatro de marsupiales; los únicos placentarios son algunos múridos. En cuanto a la subregión Neozelandesa, su fauna de mamíferos es sumamente escasa: dos especies endémicas de quirópteros más el único mamífero terrestre, *Rattus exulans*, cuya presencia por otra parte se debe a la importación por poblaciones indígenas. Durante los últimos siglos, debido a los tráficos marítimos y a los intereses económicos de los colonizadores blancos, otras especies de mamíferos arribaron o fueron llevadas a Nueva Zelanda: marsupiales australianos, más varias especies europeas, desde un mus-télido hasta la gamuza, el venado, el conejo, la ardilla y, obviamente, los ganados ovino, bovino y caballar.

En la *Región Holártica* los que dominan claramente por el número de especies son los roedores. No hay órdenes endémicos, y muy pocas familias (por ejemplo, Talpidae, Antilocapridae) son exclusivas de esta región. Sin embargo, hay familias de abolengo holártico (Ursidae, Cervidae), que han colonizado secundariamente una u otra región del hemisferio sur. Vale resaltar que Eurasia y América del Norte comparten muchas formas, tanto pares de especies hermanas (*Castor fiber* en el Paleártico, *C. canadensis* en el Neártico) como especies politípicas (*Ursus arctos*, representado en América del Norte por el oso grizzly, *U. a. horribilis* y por otras subespecies distintas en Eurasia).

De acuerdo con numerosos estudios del ADN, los mamíferos placentarios se separarían en tres grupos, a saber: Afrotheria (elefantes, sirénidos, *Orycteropus*, macroscélidos, tenrecidos), Xenarthra (armadillos, perezosos y osos hormigueros) y Boreoeutheria (todos los demás). De acuerdo con el reloj molecular, alrededor de 101-108 millones de años atrás (en correspondencia con la separación entre América del Sur y África, hace 100-120 millones de años) habría ocurrido una primera bifurcación, que habría separado a los placentarios en dos ramas vicariantes: los afroterios (en África) y los xenartros + boreoeuterios (en América del Sur). Una bifurcación posterior, hace unos 88-100 millones de años, habría separado a los xenartros de los boreoeuterios. Los xenartros se quedaron en América

del Sur, mientras los boreoeuterios habrían alcanzado Laurasia en el Cretácico tardío.<sup>[369], [370]</sup>

A veces el análisis profundo de una forma, previamente considerada como una especie única, permite evidenciar la presencia de un grupo de especies en proceso de formación, o incluso ya separadas. Es el caso del ratón doméstico, *Mus musculus*, cuyas “subespecies” deberían considerarse verdaderas especies biológicas (fig. 6.10). Su aislamiento y caracterización como entidades separadas son bastante recientes, puesto que están relacionadas con las actividades agrícolas del hombre (cuyos comienzos son posteriores a la última glaciación). Dos formas, *M. musculus*, en sentido estricto, y *M. domesticus*, están estrictamente relacionadas con el hombre (comensales), y se reconocen entre otros detalles por su rabo relativamente largo. Al contrario, la forma *M. spretus*, del occidente europeo y del Magreb, y las formas de Europa Oriental *M. macedonicus* y *M. spicilegus* (las tres con el rabo más corto) son silvestres. El cariotipo de todas las formas que hemos señalado es igual ( $2n = 40$  cromosomas acrocéntricos); sin embargo, *M. domesticus*, sea especie o subespecie, se separa de todos los demás por la extraordinaria variabilidad de su cariotipo que, debido a fusiones céntricas robertsonianas, puede reducirse hasta  $2n = 22$ . Los híbridos con las de-

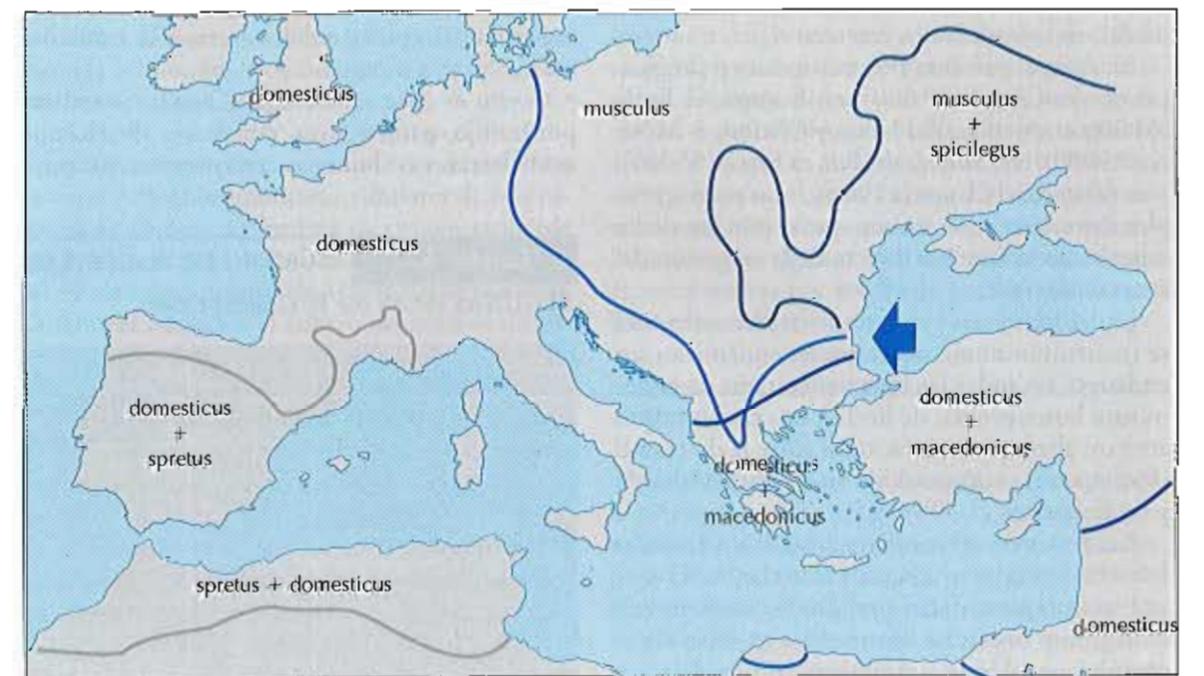
más formas suelen ser estériles.<sup>[91]</sup> Lo anterior apoya una vez más la idea de las estrictas conexiones que se dan entre los conocimientos sistemáticos y los biogeográficos

**Vegetales**

**Briofitas.** Incluyen unas 8 000 especies de musgos y cerca de 6 000 de hepáticas. Las condiciones ecológicas más adecuadas para estas plantas son las del clima netamente oceánico, o sea, constantemente húmedas y sin variaciones extremas de la temperatura. Tales condiciones suelen encontrarse en áreas no muy alejadas del mar, o a ciertas altitudes. Desde el punto de vista geográfico, las briofitas presentan su mayor riqueza específica en Nueva Guinea, Sulawesi, Borneo, Tasmania, Nueva Zelanda y América del Sur.

**Helechos y equisetos.** Son plantas vasculares de tipo primitivo, representadas actualmente por unas 12 000 especies. Los helechos (Pteridophyta) son sumamente abundantes en el trópico húmedo, sobre todo en Nueva Guinea y en India. También en el Neotrópico hay una gran variedad de helechos, algunos de ellos epífitos, otros terrestres, a veces arborescentes y de gran tamaño. Algunas especies, como *Previdium aquilinum*, son práctica-

**6.10** Mamíferos: distribución de las cinco especies del género *Mus* alrededor del Mediterráneo. Lo flecho indica el área en donde *M. musculus*, *M. domesticus* y *M. spicilegus* se hallan en condiciones de simpatria [E. Capanna].



mente cosmopolitas, otras son de distribución más restringida. Los equisetos (Sphenophyta) comprenden el único género *Equisetum*, con unas 15 especies de distribución prácticamente mundial. Son especialmente abundantes cerca de los pantanos y estanques del hemisferio boreal.

**Gimnospermas.** Las coníferas, con más de 550 especies, son el grupo más abundante. Los géneros *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Sequoia* son básicamente boreales; sin embargo, cabe resaltar que en la Zona de Transición Mexicana hay una gran variedad de coníferas, sobre todo en las partes altas de las montañas, y el género *Pinus* está representado por un número de especies —entre las cuales muchas son endémicas— que rebasa 30 por ciento del total mundial. Los géneros *Podocarpus* y *Agathis*, al contrario, son típicos del hemisferio sur.

Las cícadáceas, con un centenar de especies, son de distribución predominantemente meridional.

**Angiospermas.** Son las plantas superiores, representadas en la actualidad por cerca de 400 familias, 17 000 géneros y 250 000 especies. Su máxima diversidad se halla en el Neotrópico, de donde tenemos un registro de 85 000 especies. El continente más pobre es Europa, poblado por 12 500 especies, cuya corología es muy bien conocida.<sup>[354]</sup><sup>[418]</sup> Algunas áreas del planeta son especialmente ricas en especies endémicas (en 1998 Myers *et al.* reconocieron 18 áreas); entre ellas, la pluvisilva tropical de Madagascar, la selva tropical de montaña del suroeste de India, etcétera.

En Asia, el país más rico en especies de angiospermas es China (30 000); en Europa, es Italia (6 000); en América del Norte y Central, es México (25 000); en América del Sur, es Brasil (55 000), y en África, es el Congo (11 000). Estos pocos ejemplos demuestran claramente que el número de las especies no es función directa de la extensión del área considerada.

En las islas (como se resume en el cuadro 6.4) se encuentran numerosas especies endémicas; sin embargo, no todas las islas tienen tasas de endemismo homogéneas; de hecho, nos encontramos ante un abanico de situaciones entre la de Hawai (850 especies endémicas), de Sicilia (40), Malta (5) y las Kerguelen (1).<sup>[233]</sup>

Las zonas de mayor diversidad están situadas hacia las latitudes más bajas. De hecho, 125 familias están representadas preponderantemente en las regiones tropicales. Entre ellas, 12 están compartidas por África y América, 16 por África y

Australasia y ocho por Australasia y América. Todos estos datos toman especial relevancia a la luz de la teoría de la deriva continental.<sup>[22]</sup> Un examen razonablemente extenso de la biogeografía de las angiospermas ocuparía un libro entero; por ello, decidimos reseñar solamente unos pocos ejemplos de áreas de distribución bien documentadas, puesto que se deben a las actividades del hombre y que tienen una gran relevancia histórica y económica.

Las plantas cultivadas, además de su interés económico, son casos interesantes y relativamente fáciles de estudiar de especies que en el plazo de pocos siglos o milenios ampliaron, o de otra forma, variaron su área de distribución, adaptándose a climas distintos y dando origen a formas nuevas (las llamadas “cultiespecies”: véase la siguiente sección de este mismo capítulo) al evolucionar nuevos caracteres. El proceso de domesticación de las plantas ocurrió en las áreas de origen y en los centros de diferenciación (ambas áreas no forzosamente coinciden), a su vez, distinguibles entre los primarios y los secundarios. Sin pretender profundizar en este tema, realmente complejo, reseñaremos solamente los centros de las principales plantas cultivadas:

- *Centro de Asia sudoccidental* (Anatolia, Armenia, Mesopotamia, Persia, Turkestán, parte de India): berenjena, pepino, trigo, mariguana, pimienta, comino, sándalo, índigo, cilantro, cebolla, ajo, espinaca, almendro, cebada, altramuz, alfalfa, albahaca, amapola del opio, perejil, cerezo, vid y muchas más.
- *Centro de Asia sudoriental* (China, Corea, Japón): mijo, panizo, soya, rabarbaro, albaricoque o chabacano o damasco, crisantemo, naranjo,

**Cuadro 6.4** NÚMERO DE PLANTAS EN ALGUNAS ISLAS (de B. Groombridge)

Isla	Especie	Endemitas
Madagascar	10 000	8 000
Cuba	6 500	3 200
Japón	5 400	2 000
Nueva Caledonia	3 100	2 500
Nueva Zelanda	2 400	1 950
Socotra	790	270
Santa Elena	90	75

mandarino, limón, cedro, té, caqui, morera, alcanfor, etcétera.

- *Centro europeo-atlántico* (Europa centro-septentrional) domesticación de la colza, mostaza, col, lúpulo, amapola del opio, trébol, avena, etcétera.
- *Centro montano-mediterráneo* (costas del Mediterráneo, Apeninos, Egipto): peral, alholva, olivo, algarrobo, alcachofa, espárrago, apio, hinojo, lavanda, menta, lenteja, haba, guisante o chícharo o arveja, zanahoria, etcétera.
- *Centro etiope-yemenita* (Etiopía y Yemen): dura, café, ricino, melón, etcétera.
- *Centro méxico-andino* (desde México hasta Perú): maíz, frijol, papa, camote, algodón, nopal, tomate, tabaco, chile, cacao, coca, quina, etc.; el girasol y el aguaturma proceden de un pequeño centro cercano, ubicado en el suroeste de Estados Unidos.
- *Centro indo-malayo* (India peninsular, extremo del sureste asiático, Indonesia): coco, caña de azúcar, clavo, nuez moscada, etcétera.
- *Centro guineo-congolés y de África Central* (franja ecuatorial africana) (centro escasamente estudiado): palma de aceite, algunas dioscoreáceas, etcétera.
- *Centro orinoco-amazónico* (esencialmente Brasil y Paraguay): mandioca, cacahuate o maní, nuez de Brasil, árbol de la goma, piña, etcétera.

Algunas plantas, como las que acabamos de mencionar, se cultivan y se transportan intencionalmente por el hombre de una a otra región biogeográfica. Otras siguen el mismo destino de las especies cultivadas al estar asociadas (plantas adventicias según la terminología de los agrónomos) y suelen clasificarse en tres categorías:

- *Arqueofitas*: son plantas que infestan los cultivos de trigo y de otras gramíneas similares de importancia agronómica. Su área de origen coincide con la de la especie cultivada, en general las estepas de tipo ural-cáspico de Medio Oriente e Irán. Durante el Neolítico el cultivo del trigo se difun-

dió en el área mediterránea, y de ahí al centro y norte de Eutopa. Al mismo tiempo se difundieron también especies adventicias, como *Centaurea cyanus*, *Papaver rhoeas*, *Lolium temulentum*, *Agrostemma githago*, *Consolida regalis*, *Adonis* spp., *Anagallis arvensis*, *Veronica* spp. Hasta el descubrimiento de América, estas especies fueron prácticamente las únicas que siguieron el patrón de expansión del área de distribución de los cereales en el Viejo Mundo. Efectivamente, su ciclo biológico es muy semejante, si no igual, al del trigo, dado que se desarrollan a partir del otoño hasta la primavera tardía, tal como ocurría en condiciones naturales en las estepas áridas, sometidas a un régimen de lluvias otoño-invernal, de donde son autóctonas.

- *Neofitas*: suelen ser de origen americano y su llegada al Viejo Mundo está relacionada con la introducción del maíz y de la papa. Actualmente se han adaptado a casi todos los cultivos. Entre las más frecuentes mencionaremos *Galinsoga parviflora*, *Conyza canadensis*, *Amaranthus* spp., que al igual que el maíz se desarrollan entre primavera y otoño.
- *Neotefitas* (del griego *neotes*, joven): son plantas cuya difusión fuera del área de donde son autóctonas es muy reciente, remontándose prácticamente a la última posguerra, como *Prunus serotina* y *Cenchrus* spp.

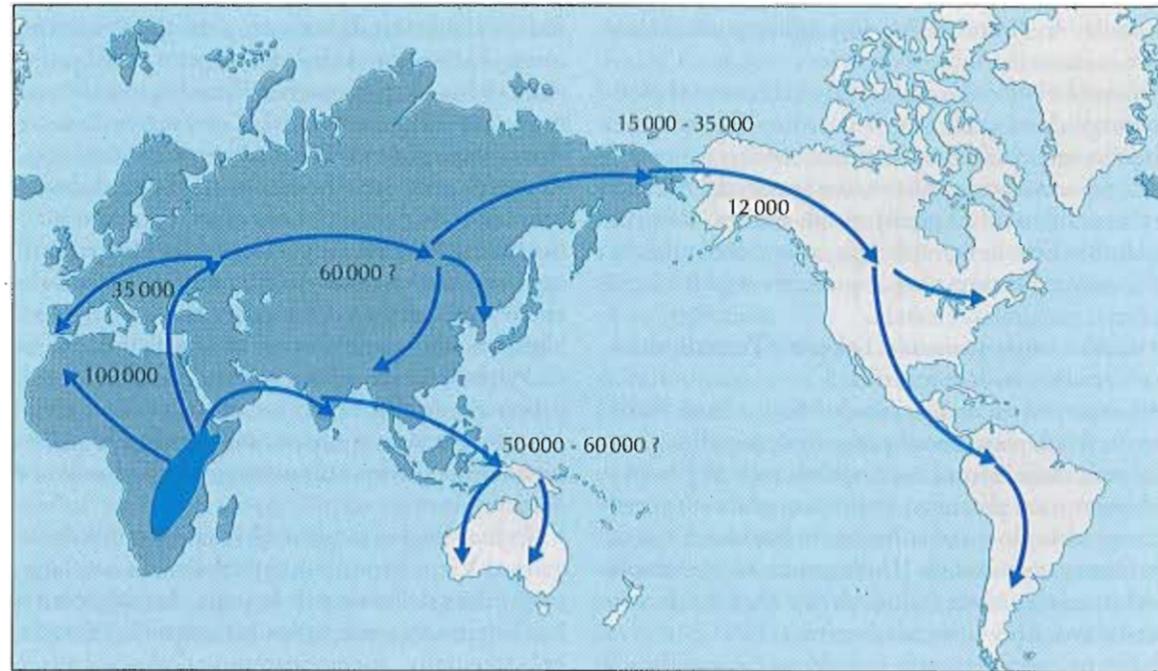
Hay también plantas adventicias en los arrozales, como *Ottelia alismoides*, *Ammania auriculata*, *Heteranthera reniformis*. Se trata de especies de origen tropical, quizás procedentes del sureste asiático y/o de Oceanía. No se sabe mucho de su historia, ya que el conocimiento de la flora de sus supuestas áreas de origen es todavía incompleto. Además, estas plantas se adaptan a un medio ambiente nuevo al modificar tanto su morfología como su fenología y, según algunos autores, también al formar especies nuevas por medio de procesos de cruce y selección subsiguiente.

**6.2** Biogeografía humana

Nos encontramos de nuevo ante un tema para cuyo desarrollo sería necesario disponer del espacio de un libro entero o más. Por ello, nos limitaremos a presentar sólo una síntesis de algunos de sus rasgos esenciales.

Se considera que el género *Homo* tuvo su origen en el este de África entre dos y tres millones de

años atrás. Según los indicios con que contamos, la primera especie del género, *H. habilis*, nunca salió del continente africano. Sin embargo, después de concluir la primera gran glaciación del Cuaternario (Günz), hace más o menos un millón de años, *H. ergaster* alcanzó las tierras que circundan el Mediterráneo, llegando además al sur de



**6.11** *Homo sapiens*: posibles rutas de expansión durante los últimos 100 000 años. En color oscuro se ha marcado el Viejo Continente, y en claro las tierras que des-

pués del 1500 serían ocupadas predominantemente por poblaciones europeas, mismas que los convertirían en las llamadas "Neo-Europas" (de L.L. Cavalli-Sforza *et al.*).

Asia y trasladándose hasta Java.<sup>5</sup> Al hacerse el clima paulatinamente más favorable, el hombre pudo colonizar en épocas subsecuentes parte de las zonas más septentrionales de Eurasia, en donde pudo superar los rigores del posterior periodo glacial (Mindel) hace unos 400 000 años, gracias a una innovación evolutiva cultural de enorme importancia: el uso sistemático del fuego.

Mucho más tarde, nuestra especie, en sentido estricto *H. sapiens*, expandió su área de distribución siguiendo rutas semejantes. Posiblemente hace cerca de 50 000 años ocurrió una pequeña explosión demográfica,<sup>[214]</sup> cuya consecuencia implicó que algunas poblaciones franquearan las fronteras de África y se expandieran a lo largo del sur de Asia, alcanzando Nueva Guinea y Australia unos 40 000 años después. Otras poblaciones

colonizaron Europa, en donde reemplazaron una forma afín ya establecida (*H. neanderthalensis*).<sup>6</sup> Otras llegaron a Asia Central y Japón hace 30 000 años; algunos grupos cruzaron la llamada Beringia, llegando unos 12 000 años atrás a poblar América, que muy pronto fue colonizada hasta la Patagonia. Entretanto, otros núcleos poblacionales desde el sureste de Asia fueron colonizando las islas del Pacífico, terminando así la ocupación del planeta entero por el hombre (fig. 6.11).<sup>[215], [414]</sup>

Con objeto de reconstruir las rutas de dispersión de nuestra especie podemos utilizar, además de los datos de la paleontología, los que se desprenden de los análisis biomoleculares y hasta lingüísticos. Recordemos, en primer lugar, que debido a las mutaciones el genoma de cada ser humano incluye en su ADN entre 10 y 100 pares de bases diferentes con respecto de las que ha heredado de sus padres. Si elegimos dos individuos al azar dentro de una población dada, las diferencias entre sus respectivos genes —y de ahí entre sus proteínas— lindan con las 200 000 unidades. Este orden de magnitud de la diferencia es un poco mayor si los individuos pertenecen a grupos étnicos distintos (para entender el tamaño de las diferencias que intentamos me-

<sup>5</sup> Seguramente no se trató de grandes migraciones, sino del resultado total de pequeños desplazamientos. Hay que tomar en cuenta que un desplazamiento medio de 50 m diarios permite alcanzar China desde Etiopía en un solo milenio.

<sup>6</sup> Por otra parte, no todas las poblaciones europeas actuales proceden de una antigua cepa común autóctona; se trata más bien del resultado de una serie de invasiones ocurridas en épocas tanto prehistóricas como históricas.<sup>[299]</sup>

dir, nótese que entre el hombre y la especie más estrictamente relacionada, el chimpancé, la diferencia es del orden de millones de pares de bases sobre un total que linda con los tres billones).

Puesto que las diferencias tienden a incrementarse para cada generación, en la especie humana hay un gran polimorfismo genético —y de ahí enzimático— que podemos evidenciar por medio del análisis directo del ADN, o del análisis de las proteínas. Actualmente se considera de gran importancia la información que procede del ADN mitocondrial (mtADN). En nuestra especie, el mtADN forma un pequeño anillo, que incluye solamente 37 genes. Si tomamos en cuenta que todas nuestras mitocondrias proceden de las que estaban presentes en el citoplasma de la célula huevo de la que nacimos, está claro que mientras el ADN nuclear es de origen mixto, tanto paterno como materno, el mtADN se transmite únicamente por vía materna. También el mtADN está sometido al proceso de mutación; sin embargo, en la enorme mayoría de los casos se trata de mutaciones que no alteran la funcionalidad de la propia mitocondria. Siendo neutrales, estas mutaciones se acumulan con cierta regularidad (se ha calculado una tasa de 115 mutaciones cada millón de años), que actúan, entonces, como un "reloj molecular". Basándose en el número de las diferencias de este tipo que se dan entre los mtADN de dos individuos, podemos calcular el tiempo que los separa de su antepasado común más reciente. De ahí, algunos autores han propuesto reconstrucciones genealógicas —limitadas a los últimos milenios—, fundamentándose en el estudio del mtADN. Al contrario de lo que ocurre con las investigaciones heráldicas, que buscan el origen de los apellidos siguiendo la línea masculina de las genealogías, el estudio del mtADN tiende a remontar el flujo generacional en la línea femenina. Grandes cantidades de datos relativos a individuos y poblaciones se comparan con la ayuda de programas de computación, con objeto de establecer diferencias y semejanzas. A.C. Wilson, con base en los datos relativos a una muestra de la población del mundo integrada por más de 1 000 individuos, se remontó a una hipotética hembra de *Homo sapiens*, que habría vivido en África entre 100 000 y 200 000 años atrás (hipótesis de la llamada "Eva africana"). Aquella hembra —mejor dicho, el grupo al que pertenecía— sería el ancestro de la especie humana actual. A las mismas conclusiones llegó también L. Cavalli-Sforza, utilizando métodos distintos, entre ellos la comparación de los datos biológicos con los lingüísticos; estos

últimos respaldarían los resultados de los análisis moleculares. Según estos autores, las diferencias étnicas y lingüísticas que encontramos actualmente en la especie humana serían el resultado de un proceso de divergencia relativamente reciente, sufrido por los descendientes de nuestra antepasada africana.<sup>[35], [95], [97], [409], [578]</sup>

Una teoría que se opone a la anterior es la teoría del origen multicéntrico de nuestra especie, de M.H. Wolpoff y A.G. Thorne. Según esta escuela, las características de las "razas" humanas se remontarían a más de 200 000 años atrás, y habrían evolucionado en las regiones donde hoy se encuentran. Por ejemplo, los chinos y las poblaciones afines habrían heredado los pómulos sobresalientes del antiguo *H. ergaster* (de ser así, evidentemente no se trataría de una especie distinta con respecto a *H. sapiens*), mientras que el tamaño grande de la nariz, típico de los europeos, sería una herencia directa del hombre de Neanderthal. La evolución del hombre actual no procedería de un ancestro africano, aunque hubiera tenido lugar simultáneamente en el mundo entero.<sup>[527]</sup>

El aislamiento geográfico de las distintas poblaciones humanas produjo diferencias muy notables; baste con pensar en los casos extremos de los pigmeos y de los esquimales. Los pigmeos africanos representan un excelente ejemplo de adaptación al medio ambiente de selva: tamaño corporal reducido (los varones adultos miden en promedio 1.43 m), brazos muy largos, poderosos músculos maxilares (pueden sujetarse con la boca a una liana sin la menor dificultad). Viven de la caza y de la recolección de productos silvestres, y no han desarrollado la costumbre de acumular alimentos ni otros bienes materiales.<sup>[94], [163]</sup> Una serie de adaptaciones totalmente diferente caracteriza a los *inuit* (nombre con que los esquimales se designan a sí mismos) —que comen carne cruda—. De acuerdo con el tipo de recursos a los que pueden acudir, se han adaptado a una dieta basada casi exclusivamente en proteínas y grasas. Además, ya que durante el largo invierno ártico no pueden cazar, han desarrollado a fondo el comportamiento de acumulación del alimento.<sup>[54]</sup>

#### Biogeografía y evolución cultural

La evolución cultural del hombre está marcada por algunas etapas fundamentales: el Paleolítico (cazadores y recolectores); el Neolítico (pastores y agricultores); las edades de Cobre, Bronce y Hierro, coincidiendo esta última, en el Mediterráneo, con la elaboración de las primeras escrituras, el invento

del papel moneda que reemplaza o acompaña a la moneda (China, dinastía Sung, siglo XI); los grandes descubrimientos geográficos de los europeos, a partir de 1492, y, finalmente, la Revolución Industrial.<sup>[352]</sup> Sin embargo, esta secuencia no tuvo un desarrollo lineal, ni tampoco simultáneo, en que interviniera toda la población mundial al mismo tiempo y de la misma forma. Hoy en día siguen existiendo poblaciones humanas, en África, Nueva Guinea y otros lugares más, cuyo estilo de vida es prácticamente el de la Edad de Piedra. En términos tecnológicos, y pese a los muchos matices que implican un sinnúmero de aspectos culturales, a la llegada de Cristóbal Colón los pueblos americanos se encontraban en la Edad de Piedra labrada. Las poblaciones de aquel continente conocían algunos metales, como el oro y la plata; sin embargo, los utilizaban casi exclusivamente para adorno.<sup>7</sup> Tampoco conocían la rueda, y toda mercancía se cargaba en vilo o se arrastraba con aparatos extremadamente primitivos. El motivo del atraso tecnológico del continente americano se debía que nada a razones de orden biogeográfico, que podemos resumir en los factores siguientes:

- *Gramíneas alimenticias básicas.* En el Viejo Mundo el hombre había seleccionado algunas variedades de trigo, cuya productividad ya desde el principio podía sustentar una alta densidad poblacional. Muy pronto ocurrió lo mismo con el centeno y la cebada. En Asia se seleccionaron variedades de arroz de gran importancia alimenticia. Al contrario, en el Nuevo Mundo, en donde faltaba el trigo y sus posibles equivalentes eran sumamente escasos y localizados, la domesticación del maíz a partir del teosinte (“madre del maíz”) fue más lenta, y la disponibilidad de variedades de maíz que produjeran mazorcas lo suficientemente grandes es un hecho relativamente reciente.<sup>[40], [99]</sup>

- *Ausencia de ganado doméstico.* El Viejo Mundo estaba poblado por una fauna integrada por muchos animales de fácil domesticación: bovinos, burros, caballos, camellos, elefantes, cerdos, cabras, ovejas, conejos, gallinas y otras especies más. En América no había ninguno de éstos; los únicos animales que habían sido domesticados fueron el guajolote (pavo) y el perro —este último realmente nunca fue muy abundante, y se utilizó más que nada como alimento o para arrastrar cargas

pequeñas — y, en los Andes, las llamas. Por consiguiente, las grandes y variadas culturas prehispánicas de México y América Central se desarrollaron en una situación caracterizada por la constante carencia de proteínas animales: carnes, leche y derivados, y la falta de fuerza motriz.

Por otra parte, cabe mencionar que los habitantes de las zonas de selva húmeda por medio de la cacería y de la agricultura, como por ejemplo los mayas, lograban la disponibilidad de una cantidad de calorías y proteínas, netamente superior a la de que disponían los europeos de la Edad Clásica, y sobre todo de la Edad Media.<sup>[546]</sup> Sin embargo, al rebasar cierto nivel de densidad poblacional local, el sistema no funcionaba. Hubo casos en que la población lograba salvarse a través de innovaciones agrícolas o sociales.<sup>[469]</sup> Al contrario, los habitantes del Altiplano Mexicano, relativamente árido, como por ejemplo los mexicas (erróneamente conocidos también como aztecas, quienes en realidad eran sus más o menos míticos antepasados chichimecas procedentes de Aztlán) no disponían de caza suficiente y, por lo tanto, carecían de proteínas animales. La privación de alimento de origen animal implica carencias de ciertos aminoácidos, de hierro orgánico y de vitamina A, una condición peligrosa de desequilibrio alimenticio sobre todo para los niños, mujeres embarazadas y enfermos o traumatizados. Según una interpretación, los mexicas remediaban a la escasez de carne organizando guerras periódicas, cuyo significado real, aunque no declarado y muy probablemente ni siquiera percibido explícitamente, era el de capturar millares de presos que después eran sacrificados a los dioses, sobre todo a Huitzilopochtli. Los sacrificios se celebraban en el marco de grandes ceremonias religiosas, y la carne de los sacrificados se repartía y comía durante grandes banquetes colectivos.<sup>[248]</sup> Por último, consideramos que factores biogeográficos relativamente simples han desempeñado un papel de gran importancia en el desarrollo de la historia, de la cultura y de la religión de los pueblos americanos.

### Biogeografía e historia

Cuando los españoles desembarcaron en el Nuevo Mundo fue realmente sorprendente la facilidad con la que supeditaron a las poblaciones locales y se adueñaron de territorios muchas veces más extensos que su tierra de origen. Ello no se debió a cierta superioridad tecnológica de los conquistadores: realmente, las armas de fuego que llevaban

<sup>7</sup> Había algunas excepciones, como los purépecha del actual estado mexicano de Michoacán que fabricaban armas de cobre.

eran pesadas, de uso lento y poco eficaces. De hecho, el papel más relevante lo desempeñó una ventaja biológica debida a factores biogeográficos.<sup>8</sup> Para entender esta afirmación, es preciso que examinemos, aunque de forma muy somera, ciertos aspectos de la biología del hombre del Viejo Mundo.

África y Eurasia fueron el escenario donde se formó y tuvo su primer gran desarrollo nuestra especie; por ello, podemos considerar que en esas mismas tierras se encontraron también los microorganismos patógenos capaces de infectar a nuestros ancestros y las especies afines. La larga permanencia en el Viejo Mundo produjo también situaciones locales de alta densidad demográfica; en estas situaciones, se hace más fácil la difusión de enfermedades contagiosas y, de hecho, varias enfermedades epidémicas atacaron periódicamente a la humanidad desde los tiempos más antiguos. Todo ello provocó un proceso de selección que favoreció a individuos y poblaciones que desarrollaban un eficiente sistema inmunológico y otras formas de resistencia a las enfermedades.

Al contrario, en el continente americano nunca hubo simios antropomorfos, ni seres humanos (a pesar de lo que escribieron algunos autores, como Ameghino y Montandon) hasta que, posiblemente unos 12 000 años atrás, algunos grupos asiáticos cruzaron Beringia, en condiciones ambientales muy difíciles. Podemos pensar que se trató de individuos en excelentes condiciones de salud, que carecían casi por completo de enfermedades y de parásitos; de todas formas, en el Nuevo Mundo muchas enfermedades faltaban por completo: viruela, sarampión, difteria, tracoma, tos ferina, varicela, peste, fiebres tifoideas, cólera, gripe y algunas más. Todas ellas, y en primer lugar la viruela, aparecieron con el arribo de los invasores europeos, provocando una altísima mortandad; baste con pensar que con mucha frecuencia una simple gripe resultaba fatal para los indígenas americanos.

El intercambio patológico fue muy asimétrico: son muy pocas las enfermedades humanas de reconocido origen americano. Entre ellas —según

parece—: una cepa especialmente peligrosa del agente patógeno de la sífilis. De todas maneras, se trata de enfermedades cuyo efecto demográfico sobre las poblaciones del Viejo Mundo fue prácticamente irrelevante.<sup>[137]</sup>

Lo anterior contribuye a arrojarnos luz sobre un hecho que de otra forma quedaría inexplicable; es decir, que cientos de españoles conquistaron México en pocos años (1519-1548) y el Imperio Inca (1531-1542). Por otra parte, esta interpretación de una de las causas de la relativa facilidad de la conquista de América concuerda bien con otros acontecimientos históricos similares, como el exterminio de los guanches en las Islas Canarias a partir de 1402, y la conquista de Australia y Nueva Zelanda en el siglo XVIII.

Resultados muy diferentes fueron los de las guerras que los europeos llevaron a cabo en contra de otras poblaciones, pero del Viejo Mundo. Dos siglos de expediciones a Tierra Santa —muy cerca de Europa—, las llamadas cruzadas, que se sucedieron entre 1095 y 1291, no lograron conquistar en forma estable aquel pequeño territorio. En este caso las poblaciones de Cercano Oriente, tan inmunes como las europeas ante las mismas enfermedades contagiosas, resultaron más resistentes al paludismo que, por el contrario, fue el motivo principal de muchas de las derrotas de los invasores.

Es casi una regla el hecho de que los inmigrantes llevan consigo algunos elementos de su biota de origen: plantas, semillas, ganado y sus respectivos parásitos. De tal manera, las nuevas tierras terminan teniendo algún parecido con las de la patria que se ha abandonado. En particular, el resultado de la colonización europea fue difundir en todo el mundo al hombre blanco, junto con una parte de la flora y fauna del Viejo Mundo. Por ello, hay varias zonas de la Tierra que hoy podemos calificar de “Neo-Europas”.<sup>[137]</sup> También en este caso el éxito de las “exportaciones” europeas hacia el otro lado del océano rebasa sensiblemente el de las “importaciones”. Para entender este hecho, son necesarias algunas premisas.

El ganado europeo tiene estrictas relaciones de parentesco con los grandes herbívoros silvestres africanos: cebras, burros, ñus, búfalos, antílopes, gacelas. Esto explica por qué tuvieron pocos resultados los intentos de introducir en África, aunque sólo en las zonas templadas, el ganado seleccionado de Europa. En efecto, en el continente africano se encuentra un sinnúmero de parásitos de los ungulados, tanto silvestres como domésticos (bacterias, protozoarios, platelmintos, nematodos, ácaros), y

<sup>8</sup> Es patente que también influyeron otros factores, sobre todo de orden político. Efectivamente, muchas poblaciones mexicanas y mesoamericanas, sometidas o de cualquier manera sujetas a los mexicas, no hicieron frente común contra los invasores; al contrario, con cierta frecuencia se aliaron a ellos. Además, el elemento religioso fue un factor de cierta importancia, como la leyenda del regreso de Quetzalcóatl, que muchos identificaron con la llegada de los españoles.

sus respectivos vectores (dípteros hematófagos, moluscos, etc.). Además, hay que tomar en cuenta la presencia de comperidores (los ungulados que ya mencionamos) y depredadores especializados (leones, leopardos, hienas, licaones). Todo ello integra un formidable aparato de control del desarrollo demográfico del ganado de procedencia extranjera.

En América del Sur, Australia y Nueva Zelanda, al contrario, faltan los grandes herbívoros autóctonos, afines al ganado doméstico europeo, y todo el cortejo de seres que los acompañan y controlan. He aquí por qué, por ejemplo, los pocos caballos que se introdujeron en el siglo XVI en Argentina dieron origen a una población que a finales de ese siglo contaba con millones de cabezas de ganado cimarrón que provocaba serios problemas a la agricultura, a tal punto que se tuvo que contratar personal cuya sola tarea era matar a tiros a los caballos silvestres. Alrededor del año 1700 Argentina ya contaba con cerca de 48 millones de cabezas de bovinos. Explosiones demográficas similares tuvieron lugar en Brasil y, mucho más tarde, en Australia. Un fenómeno parecido, pero a escala mucho menor, ya había ocurrido alrededor de 1420 en las Azores, en donde las ovejas, al no estar sometidas al control de ningún depredador ni parásito, se multiplicaron en exceso, formando enormes rebaños silvestres. En los mismos años en la isla de Puerto Santo, cerca de Madeira, de la introducción de una sola hembra preñada de conejo se formó una población tan exuberante que destruyó todos los cultivos y provocó la emigración de la población humana.

Los episodios de invasión y expansión incontrolada de las poblaciones autóctonas se han repetido en el tiempo y han involucrado también otros grupos animales. Por ejemplo, el hombre blanco ha tenido un papel de gran importancia en la difusión de la abeja europea en diferentes zonas del mundo y, aunque involuntariamente, también en la propagación mundial de ratas y ratones.

Todas estas invasiones, y muchas más, corresponden a una lógica común: el Viejo Mundo, rico en grandes mamíferos bien acostumbrados a los parásitos y a las enfermedades, se diferencia de las demás tierras firmes, sobre todo América y Australia, las que desde el punto de vista biótico llevan todas las de perder al terminarse su aislamiento biogeográfico.

El expansionismo de las especies euroasiáticas hacia otras partes del mundo no está limitado a los animales; al contrario, comprende también muchos vegetales. Ya en 1877 se hallaron en Argentina

153 especies europeas, entre las que cabe mencionar sobre todo el trébol, *Capsella* y *Rumex*. En casi todo el mundo abundan plantas adventicias de origen europeo: gramíneas, *Taraxacum*, cardos, malva, *Atriplex*, ortiga, *Plantago*, ajeno, helecho común. Al igual que vimos con los animales, el equilibrio entre importación y exportación, es bastante desigual; entre las pocas especies exóticas realmente adventicias que se han difundido en Europa hay algunas plantas herbáceas y pocos árboles, como *Robinia pseudoacacia* y algunos *Eucalyptus*.<sup>[137]</sup>

Sobre estos hechos —que ya Darwin había notado— se han formulado hipótesis diferentes; sin embargo, parece ser que en la base de todo existe una relación estricta entre los herbívoros y las “malezas”. Se trataría de un proceso de selección que favorecería a las especies más resistentes al pisoteo, y sobre todo aquellas cuyas semillas están mejor adaptadas a la dispersión pasiva, permaneciendo intactas al recorrer el tubo digestivo de los herbívoros. Muchas gramíneas y otras hierbas forrajeras carecen de frutos, y por ello lo que apetece es su hoja: desde el punto de vista funcional, ésta es el fruto. Opuestamente, las semillas suelen ser pequeñas y duras, por lo que escapan a la acción destructiva de las muelas del herbívoro. Con frecuencia contienen también sustancias que son tóxicas para las hormigas y otros pequeños animales, pero irrelevantes para los grandes mamíferos. Estos últimos parecen ser los destinatarios ideales de las semillas de aquellas plantas, que después de la maduración no se dispersan sino que quedan en la propia planta. Agréguese el hecho de que las semillas se forman justamente cerca de las hojas que están más al alcance del ganado. Puesto que muchos herbívoros se desplazan por largas distancias, durante su recorrido vienen sembrando con sus heces las semillas que ingirieron el día anterior, cuya tasa de germinación varía entre uno y 50 por ciento. Se ha observado que una zona pobre en especies vegetales se enriquece sensiblemente si se introduce ganado procedente de áreas de mayor riqueza específica.<sup>[273], [139]</sup>

Conociendo la historia de la difusión del ganado europeo hacia el otro lado del océano, no resulta sorprendente la presencia de las plantas adventicias de origen europeo en el resto del mundo. En este caso, por los motivos que hemos apenas esbozado, también se trata de un proceso de dispersión que procede en forma preponderantemente unidireccional.

Los efectos de las perturbaciones biogeográficas provocadas por el hombre son especialmente evi-

dentos en las islas Hawai, uno de los archipiélagos oceánicos más aislados del mundo. Actualmente, en estas islas se hallan unas 4 600 plantas de importación antrópica, es decir, tres veces más que las especies autóctonas. Hawai no es una excepción: la actual flora de las Galápagos también está integrada por una mayoría de plantas exóticas.

### Biogeografía, diversidad y recursos

A cada instante la humanidad llega a un nivel demográfico nunca antes alcanzado (ahora la población humana supera los 6 000 millones). Calculamos que hasta hoy cerca de 80 000 millones de seres humanos han poblado la Tierra. De ellos 90 por ciento, es decir, la enorme mayoría, no han conocido ni la agricultura ni la ganadería: sus alimentos procedían de la caza y de la recolección de frutas, tubérculos, raíces y restos de animales muertos. Se ha demostrado que en la sabana africana, en las pocas horas cerca del amanecer, un hombre puede hallar restos de animales matados por carnívoros en cantidad suficiente para una familia entera.<sup>[59]</sup> Los kung, también conocidos como bosquimanos, siguen viviendo de los productos de la recolección (esencialmente tarea femenina) que suministra la mayor parte de las calorías, y de la cacería (reservada a los varones). Cada mujer dedica a la recolección —principalmente, de nueces y tubérculos— menos de 12 horas semanales; sin embargo, logra alimentar a la familia entera. Los cazadores-recolectores están en condición de mantenerse invirtiendo una cantidad de energía mucho menor que la de un trabajador de la sociedad industrial.<sup>[200], [1310]</sup> Su nivel de comodidad es bajo, pero su régimen alimenticio es mucho más variado que el nuestro (estudios que se llevaron a cabo sobre las poblaciones de cazadores-recolectores de América del Norte demuestran que en las zonas húmedas el hombre utiliza hasta 112 especies de plantas comestibles y en las áridas hasta 350 especies).<sup>[594]</sup> En las sociedades industriales avanzadas nos conformamos con cerca de 130 especies de plantas comestibles. Todo ello hizo que la sociedad de los cazadores-recolectores haya sido definida como “opulenta”.

Queda por explicar por qué surgió la agricultura. La respuesta es bastante sencilla: la cacería y la recolección pueden ser suficientes mientras la densidad poblacional es baja. Al elevarse, aunque fuera tan sólo en términos locales, el hombre se ve forzado a dirigir y a programar la producción de alimentos. Hace 12 000 años, antes de la revolución agrícola, la población humana del planeta

no pasaba de los 10 millones de individuos, es decir, 1/600 de la actual. Sin embargo, según parece, el motivo inmediato que desencadenó la invención de la práctica de cultivar no fue la necesidad de disponer de una mayor cantidad de calorías, sino de ciertas plantas raras útiles para fines medicinales y mágicos, o para extraer venenos y tinturas.

Una vez perfeccionadas, las técnicas agrícolas provocaron cambios selectivos en muchas plantas y, a largo plazo, importantes modificaciones (de las que ya hemos hablado) en su área de distribución primitiva. Una población genéticamente homogénea de una especie de interés agronómico se llama variedad cultivada o *cultivar* (del inglés *cultivated variety*). El propio hombre es el factor de selección que actúa sobre tales variedades, de manera que pueda disponer, para una especie dada, de líneas con las características deseadas: adaptadas a un clima cálido o frío, de crecimiento rápido o lento, de hojas anchas o pequeñas, resistentes a cierta enfermedad o a cierto parásito. Por ejemplo, ya en la época precolombina las poblaciones indígenas del México actual habían seleccionado entre 200 y 300 variedades de maíz. Hoy contamos con muchas más.

Entre los efectos principales de la selección artificial cabe mencionar:

- El aumento del tamaño de las partes que se utilizan (semillas, frutas, hoja, raíces, tubérculos, flotes, de acuerdo con lo que interese).
- La producción de semillas incapaces de dispersarse autónomamente (muchas de las variedades del maíz actual, debido también al tamaño de sus semillas, no podrían perpetuarse sin la intervención del hombre).
- La producción de semillas que maduran simultáneamente (un carácter útil para la cosecha, pero no para la especie en su forma silvestre).
- La formación de plantas sin espinas, fibras o sabores desagradables (por ejemplo, la col, el pepino y la berenjena han perdido el sabor amargo que tenían las formas silvestres).
- La tolerancia a climas distintos de los de las áreas de procedencia (por ejemplo, el algodón es una planta de las regiones tropicales con clima cálido y húmedo; sin embargo, hoy, tras 600 años de selección artificial, se cultiva también en zonas de clima árido e incluso donde hay heladas periódicas).

En la actualidad tenemos una idea bastante clara de los nexos que se dan entre agricultura y biogeografía; sin embargo, hasta hace muy poco ambas ciencias recorrieron caminos independientes.



Entre los primeros científicos que intentaron una interpretación de síntesis, tenemos que mencionar a N.I. Vavilov, director del Instituto Soviético de Botánica Aplicada —institución integrada por 20 000 personas—, quien murió en la cárcel en 1943 por oponerse a la escuela neolamarckiana de Lisenko. Vavilov, tras recolectar personalmente muestras de plantas en 64 países, formuló la teoría de que la máxima variación genética de las plantas cultivadas se encuentra en ocho centros de cultura antigua, es decir: China, India e Indonesia, Asia Central, Medio Oriente, Mediterráneo, Etiopía, México y los Andes. Más tarde, Vavilov distinguió entre centros de origen y centros de diversidad: por ejemplo el trigo, aunque en Etiopía se cultiva y hay muchas variedades locales, no puede ser autóctono de aquel país, no hallándose ahí ninguna forma ancestral. Su gran diversidad se debería a la temprana introducción del trigo en aquel territorio y al hecho de que diferentes poblaciones lo cultivaron durante largos periodos. Recientemente, Harlan<sup>[247]</sup> localizó tres centros de origen de las plantas cultivadas: México, Medio Oriente y el norte de China, a los que asoció tres áreas más extensas, los llamados “no centros” (o centros secundarios de diversidad): una parte de América del Sur, África tropical al norte del Ecuador, y el sureste de Asia hasta Nueva Guinea.

Hoy en día, el crecimiento de la población mundial ha llevado a que la cantidad de la producción prime sobre la calidad, lo cual a su vez implica la extensión de los monocultivos. A su vez, ello favorece normalmente la difusión de una o pocas entre las variedades cultivadas. Esta estrategia, en apariencia muy lógica, está a la base de la llamada “revolución verde” de la década de 1960 y contribuyó efectivamente a contrarrestar el hambre en

el mundo, pero no está desprovista de los peligros que pueden surgir de la uniformidad genética de los cultivos. De hecho, en cualquier momento puede aparecer algún insecto parásito, hongo o virus, especialmente eficaz con respecto a la variedad cultivada. Por ejemplo, grandes extensiones de triguales en el Tercer Mundo están ocupadas por una sola variedad (*cultivar* mexicano) y una de arroz (*cultivar* IR8). Toda la producción americana de soya está basada en seis variedades (de origen chino), y en Francia 90 por ciento de las papas pertenece a la variedad Bintje. En Canadá una sola variedad suministra más de la mitad de la producción de trigo. En Estados Unidos se conocían 7 098 variedades de manzanas en 1903, y solamente 977 en 1983. En ese mismo periodo, hablando aún de ese país, las variedades de maíz se han reducido de 789 a 52.<sup>[200]</sup>

Con objeto de preservar la diversidad genética de las plantas cultivadas, se han fundado instituciones nacionales e internacionales cuya tarea es la de coleccionar y preservar para el futuro las semillas de las variedades consideradas más importantes. Según las estimaciones actuales, las variedades de arroz a escala mundial serían unas 120 000. La colección nacional de China está integrada por cerca de 40 000, India ha recogido 25 000 y Estados Unidos 7 000. Lamentablemente, la mayoría de tales variedades todavía no ha sido objeto de estudios científicos profundos.

Por último, cabe mencionar que en las últimas décadas varios países e instituciones internacionales están promoviendo la búsqueda y la conservación de las formas silvestres de las plantas cultivadas, tanto *in situ*, en reservas naturales especialmente dedicadas, como *ex situ*, en jardines botánicos o huertas experimentales.

perar los 250°C, favoreciendo en los alrededores inmediatos el desarrollo de una biota muy especial— representan otras tantas excepciones a las condiciones que acabamos de señalar.

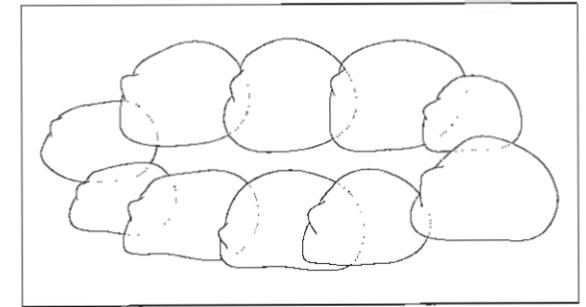
Los zoogeógrafos del pasado consideraban que el ambiente abisal formaba parte de una provincia biótica única, ocupada por especies en su gran mayoría cosmopolitas. Lo anterior se debía también al hecho de que muy a menudo el reconocimiento de las distintas especies resulta difícil (fig. 6.12). Sin embargo, desde finales de la década de 1950 este enfoque ha empezado a cambiar y, de acuerdo

con estimaciones recientes, solamente 4 por ciento de las especies serían comunes a todos los océanos.<sup>[543]</sup> Por ejemplo, antes se consideraba que todo el Atlántico septentrional compartía la presencia del isópodo *Eurycope complanata*; en la actualidad reconocemos que se trata de un conjunto de 12 especies, cada una con distribución geográfica bastante limitada.

Otra idea que se ha abandonado es que el ambiente de los mares profundos tiene una riqueza faunística muy limitada, debido a una supuesta uniformidad ecológica y a las condiciones extremas del medio. La zona abisal se consideraba un ambiente esencialmente conservador, ocupado por organismos arcaicos sometidos a un proceso evolutivo muy lento. Hallazgos como el del molusco primitivo *Neopilina*, que se encontró en 1952 a la profundidad de 3 570 m, parecían respaldar esta idea. Sin embargo, en el transcurso de las últimas décadas se averiguó que las profundidades marinas están ocupadas por una fauna muy rica y variada. Con base en ello, se han formulado dos teorías opuestas para explicar el origen de esta fauna:

- *Teoría de la sumergencia.* En el origen de la fauna abisal estarían especies que viven en las aguas costeras frías de las altas latitudes. Puesto que no hay barreras térmicas entre ambos tipos de ambientes, muchas especies (por ejemplo, algunos isópodos) podrían haber invadido las aguas profundas.
- *Teoría de la emergencia.* El ambiente abisal sería en cierta forma un laboratorio evolutivo en donde se diferenciarían formas nuevas, tal vez capaces de colonizar secundariamente también las aguas costeras de las altas latitudes.

Esta segunda hipótesis coincidiría con la gran biodiversidad de la fauna abisal, y también con la condición más primitiva de los géneros y especies de las profundidades marinas. Además, la teoría de la emergencia está respaldada —por lo menos, en apariencia— por el hecho de que algunas familias incluyen formas caracterizadas por su anoftalmia, tanto en las especies de los abismos, como en las de las aguas costeras de los mares fríos. A este propósito hay que tomar en cuenta que la desaparición en condiciones de oscuridad de estructuras tan complejas como son los ojos es irreversible aun cuando la especie que la sufrió, o sus descendientes, colonicen secundariamente un ambiente iluminado. Sin embargo, es de subrayar que la ceguera de muchas especies costeras está relacionada con su vida en



**6.12** Con frecuencia es casi imposible separar las especies con base en sus caracteres externos. En la figura están representados los perfiles de los conchos de 10 especies ollónicas del género *Dacrydium* (bivalvos) (de J. Allen).

grutas submarinas y puede deberse a fenómenos de convergencia.

En los mares menos profundos nunca se encontró un alto porcentaje de las especies que viven por debajo de los 6 000 m (20 por ciento de los foraminíferos, 37 por ciento de los poliquetos, 64 por ciento de los holoturoideos, 65 por ciento de los bivalvos, 75 por ciento de los isópodos, 85 por ciento de los pogonóforos y 87 por ciento de los gasterópodos).<sup>[586]</sup> Podemos considerar que los abismos marinos representan un medio ambiente muy antiguo, pero sólo aparentemente inmutable, puesto que las especies que integran las biotas que lo ocupan están sujetas a cambios evolutivos relevantes.<sup>[207], [226], [587]</sup>

Nuestros conocimientos acerca de los mares profundos —que, hay que subrayarlo, desde el punto de vista del espacio que ocupan representan la fracción más extensa de la biosfera— siguen siendo bastante limitados. Mucho más conocido es el ambiente de los primeros 200 m de profundidad (litoral o sublitoral si nos referimos al fondo, nerítico si hablamos de las aguas). Lo que reseñamos en una sección anterior, acerca de la biogeografía de los peces marinos, se refiere más que nada a este tipo de ambiente.

Si bien los mares de la plataforma continental ocupan en conjunto una extensión relativamente modesta, comparable con la de África, son de importancia extraordinaria en lo que atañe a los ciclos biogeoquímicos y al proceso de fosilización de la materia orgánica (formación de depósitos de combustibles fósiles). Además, su interés procede también de la importancia de su producción primaria y secundaria, y de ahí, de la pesca y de la economía humana.

### 6.3 El medio ambiente marino

Los mares y los océanos cubren 71 por ciento de la superficie de la Tierra. En su mayoría se trata de aguas profundas, conocidas como zonas abisales, y su profundidad varía entre los 3 000 y los 6 000 m. En estas zonas los fondos marinos y el dominio pelágico correspondiente (*abismo pelágico*) están caracterizados por temperaturas muy bajas, entre  $-1.9^{\circ}\text{C}$  y  $+4^{\circ}\text{C}$ , ausencia de luz y tasa de salinidad estable (34.8 por ciento). Las aguas profundas del Mediterráneo, con sus  $13^{\circ}\text{C}$ , y las del Mar Rojo ( $21.5^{\circ}\text{C}$ ), así como las zonas de actividad hidrotérmica —en donde el agua puede su-

**6.4 Biogeografía de las aguas dulces**

La biogeografía de las especies de agua dulce se fundamenta en los mismos conceptos que se aplican a las especies terrestres (especiación, extinción, vicarianza, dispersión, etc.); sin embargo, algunas de sus peculiaridades hacen que merezca la pena tratarla en una sección aparte.<sup>[254]</sup>

En conjunto, la extensión de los lagos y ríos del mundo es de cerca de cinco millones de kilómetros cuadrados, es decir, como cinco veces la superficie de Egipto. El lago más extenso es el Lago Superior (con excepción del Caspio, siendo éste un antiguo brazo de mar); el que contiene el mayor volumen de agua es el Baikal. En el mundo entero, solamente hay 630 lagos cuya superficie rebasa los 100 km<sup>2</sup> (que corresponden a un círculo de 11 km de diámetro), pero existe un sinnúmero de lagos de menor tamaño. Si con el término "lago" entendemos un cuerpo hídrico de al menos 0.1 km<sup>2</sup> (correspondiente a un círculo de 350 m de diámetro), tan sólo en Canadá nos encontramos con que hay más de un millón. En Italia hay más de 300 lagos que rebasan los 0.2 kilómetros cuadrados.

Casi todos los lagos del mundo tienen una edad menor de 10 000 años, así que desde el punto de vista geológico se les puede considerar estructuras algo efímeras.<sup>[467]</sup> Es preciso subrayar, por otra parte, que algunos cuerpos hídricos que hoy consideramos lagos independientemente de sus posibles orígenes son más antiguos, remontándose a más de un millón de años atrás: el Baikal (ca. 25 millones de años), el Tanganyika (10), el Malawi-Nyasa (6), el Biwa (4), el Titicaca, el Caspio y el Ohrid (3).

**La colonización de las aguas internas**

Los animales de aguas dulces pueden separarse en dos grupos:

- Animales de origen marino (primitivamente acuáticos): protozoarios, metazoarios primitivos, moluscos provistos de branquias (gasterópodos probranquios, bivalvos), crustáceos, ciclóstomos y peces.
- Animales de origen terrestre (secundariamente acuáticos): gasterópodos pulmonados, insectos acuáticos, ácaros y quizás algunos oligoquetos.

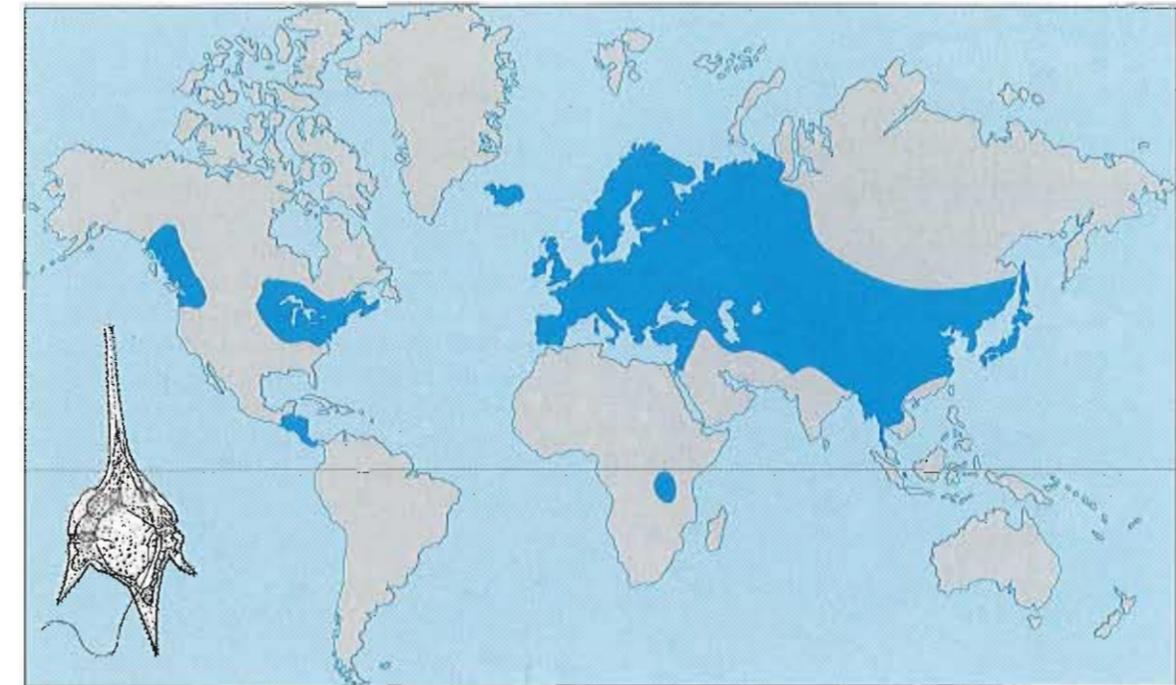
El área de distribución de una especie de agua dulce se presenta fragmentada de acuerdo con un modelo lineal (ríos), de pequeñas superficies (estanques y lagos) o de un retículo más o menos complejo (cuevas y aguas subterráneas). Es frecuen-

te el caso de que, como se da en las angiospermas y en ciertos insectos, las especies de agua dulce ocupen áreas geográficas más extensas de lo que ocurre con las especies terrestres correspondientes. Un caso extremo es el del género *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda). Al contrario de lo que ocurre con los organismos terrestres, en donde raras veces un mismo género está representado en todos los continentes, *Palaemonetes* se halla en las aguas continentales del mundo entero. Mencionamos unas pocas especies, cuyos nombres no precisan de explicación desde el punto de vista geográfico: *P. texanus*, *P. argentinus*, *P. turcorum*, *P. mesopotamicus*, *P. tonchinensis*, *P. sinensis*, *P. australis* (australiana), *P. antennarius* (europea). La distribución geográfica tan extensa de este género está relacionada con el hecho de que se trata de crustáceos de origen marino, cuya adaptación al medio ambiente de las aguas dulces es relativamente reciente. Su distribución es el remanente de una antigua área, que correspondía a las orillas del Tethys (compárese la distribución de *Palaemonetes* con la ubicación de este antiguo mar, figura 6.4).<sup>[294], [327]</sup>

Otros casos semejantes son los de los géneros *Atya* (crustáceos) y *Egeria* (bivalvos), y de una familia de peces (carácidos): se trata siempre de animales de origen atlántico que colonizan actualmente las aguas internas sudamericanas y africanas. Su distribución geográfica, al igual que la de *Palaemonetes*, se ajusta al llamado "modelo de distribución periférica". A este modelo corresponden aquellas especies de origen marino cuyas áreas hacen recordar la de sus ancestros marinos y los lugares en donde se dio la colonización de las aguas dulces.

Otra cosa aparte es el "modelo de distribución continental", al que corresponden los animales cuya evolución ocurrió desde el principio en las aguas dulces, y cuya dispersión está estrictamente relacionada con las vías acuáticas intracontinentales. Igual que con los animales terrestres, nos encontramos con líneas filéticas de abolengo gondwánico, holártico, etcétera.

Entre las formas de origen marino que invadieron las aguas terrestres hay que mencionar las algas dinoflageladas del género *Ceratium*. En los lagos del hemisferio boreal, es frecuente y abundante *C. hirundinella* (fig. 6.13), especie que probablemente deriva de una forma de mares poco salados del norte y que en la actualidad se encuentra, aunque sea ocasionalmente, también en las zonas más meridionales del mundo (existen registros de



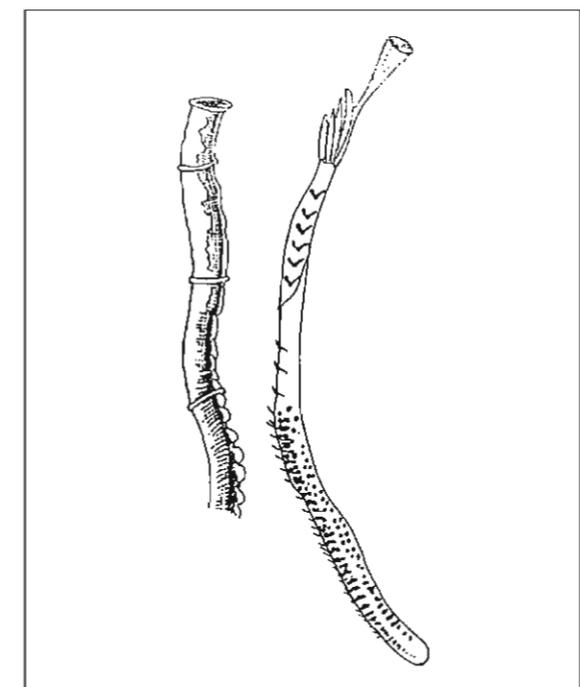
**6.13** Distribución de *Ceratium hirundinella* (0.2 a 0.3 mm), dinoflagelada que abunda en los aguas estancadas (de R. Margalef y de H. Sireble y D. Krouter, modificado).

Se conocen también algunos registros en el hemisferio austral.

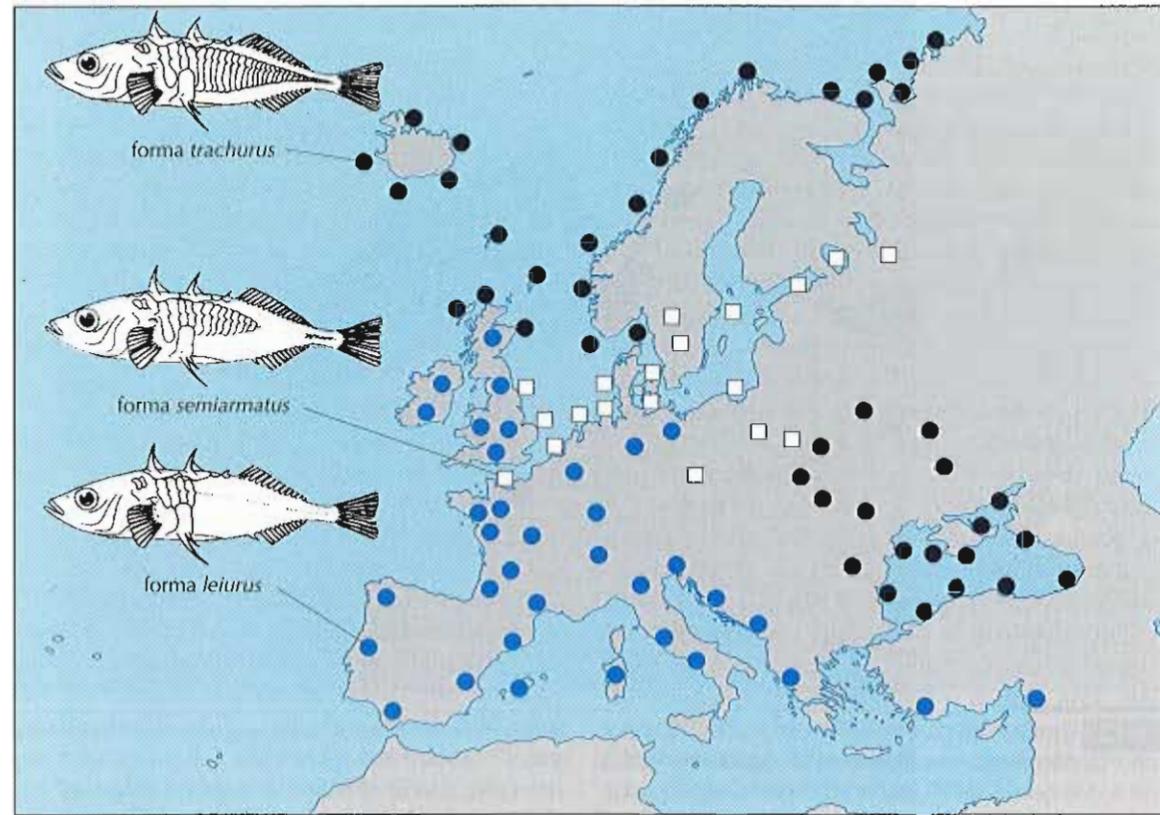
su presencia incluso en Australia). Otra alga de agua dulce, de evidente origen marino y norteño, es la diatomea *Asterionella formosa*; todavía hoy necesita de aguas ricas en sales, en particular de altas concentraciones de fósforo y de sílice.

Muchas otras especies son de origen marino y, a veces, representan auténticas "reliquias marinas". Un ejemplo clásico es *Mysis relicta*, que pertenece a un grupo de pequeños crustáceos, los misidáceos, comunes en los mares. Durante las glaciaciones, el ancestro de esta especie que vivía en las aguas salobres de las desembocaduras de los ríos árticos fue desplazado por el avance de los glaciares hacia zonas cada vez más internas, convirtiéndose paulatinamente en un animal de agua dulce. Actualmente *Mysis relicta* ocupa los lagos de Escandinavia, Gran Bretaña y América del Norte. En varias áreas geográficas otros misidáceos, cerca de 20 especies, han colonizado las aguas dulces subterráneas y las cuevas. Un ejemplo es el género *Spelaemyxis*, de las cuevas de Apulia (sureste de Italia).

La adaptación de un organismo marino al agua dulce implica una serie de problemas osmóticos y fisiológicos; sin embargo, el cambio es más fácil si el nuevo medio es muy calcáreo. Este hecho explica



**6.14** Fauna de agua dulce: *Mysis relicta* es un ejemplo de adaptación de un organismo marino a las aguas dulces. A la izquierda figuramos el tubo calcáreo que protege al animal, de cerca de un centímetro de largo (de S. Karaman).



**6.15** Fauna de las aguas internas: distribución de tres formas de *Gasterosteus aculeatus* en Europa. En conjunto, su distribución es clinal y se orienta de NE hacia SO, partiendo de poblaciones anádromas y afectas a las aguas

morinas hasta otras francamente de agua dulce. Nótese la diferencia en la cantidad de las placas óseas cutáneas en las tres formas (de R. Margalef).

cómo es posible que en el marco de los políquetos —un grupo de anélidos típicamente marinos— haya una especie (cuyo nombre, *Marifugia cavatica*, se escogió de una forma muy adecuada) que coloniza las aguas dulces de las cuevas de la Península Balcánica (fig. 6.14)

Muchas especies se han adaptado a las aguas salobres (desembocaduras de ríos, lagunas) y son muy tolerantes hacia las variaciones de la salinidad (especies eurialinas). El ciclo biológico de algunos peces, ciclostomos (las lampreas), crustáceos y moluscos se desarrolla en parte en aguas marinas, en parte en aguas dulces (especies diádromas). De acuerdo con su origen, marino o continental, se reproducen respectivamente en los mares o en las aguas dulces. Es notable el hecho de que las especies diádromas, que en general son eurialinas, en la temporada de la reproducción se convierten en organismos esrenoalinos.

Algunas especies exhiben gradientes morfológicos y ecológicos relacionados con su distribución

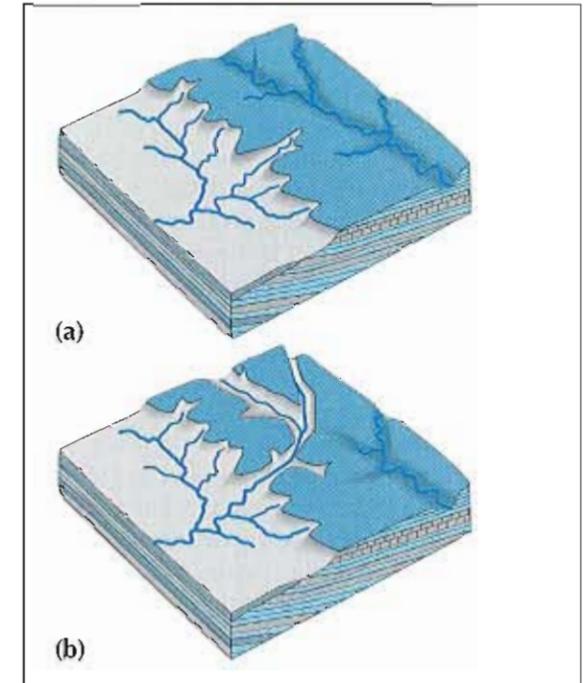
geográfica. Por ejemplo, el pez *Gasterosteus aculeatus*, de los mares del norte, es más grande y tiene muchas escamas óseas, mientras hacia el sur está representado por formas de menor tamaño y con la piel más “desnuda”. Sus preferencias ecológicas también resultan distintas: en el noreste de Europa se encuentra en las aguas marinas y salobres, mientras que hacia el suroeste de su área de distribución se encuentra cada vez más estrictamente relacionado con el agua dulce (fig. 6.15).<sup>[589]</sup>

Muchos organismos marinos han podido emigrar hacia las aguas internas remontando las desembocaduras de los ríos y colonizando el retículo de las aguas continentales (algas, protozoarios, poríferos, hidrozooarios, platelmintos, rotíferos, nematodos, anélidos, crustáceos, peces y algunos más). Otros taxones, como por ejemplo las feofíceas, escifozoarios, antozoarios, cefalópodos y equinodermos, siguen totalmente refractarios al agua dulce. Uno de los problemas que los animales del bentos marino tuvieron que solucionar al coloni-

zar las aguas internas era el obstáculo formado por su larva planctónica y por tanto sometida al riesgo de un transporte pasivo hacia el mar. Casi siempre la solución adaptativa consistió en la desaparición de la etapa bentónica y en la puesta de huevos —muy a menudo asociados a masas de mucílago— pegados al fondo o a la vegetación acuática.

Cada lago, río o cuenca hidrográfica es en cierta forma una “isla” separada de los demás cuerpos hídricos; sin embargo, la dispersión de los elementos de la fauna de las aguas dulces es igualmente posible gracias a los fenómenos y estrategias siguientes:

- **Captación fluvial.** El tramo de un río, o de uno de sus afluentes, llega a formar parte de una cuenca hidrográfica distinta, debido a fenómenos de erosión que afectan localmente la barrera entre ambas cuencas (fig. 6.16). Al mismo tiempo, se forma una nueva barrera. La consecuencia biológica es que la fauna acuática de un sistema hidrográfico se integra a la de otro sistema. En realidad, no se trata de un verdadero fenómeno de dispersión sino de una “vicarianza enmascarada”.<sup>[383]</sup>
- **Conexiones temporales.** Se deben a la inundación de áreas donde se hallan los manantiales de ríos que normalmente desaguan hacia cuencas diferentes. Este fenómeno se da con frecuencia en las zonas de marismas del centro de Brasil.
- **Confluencia de los tramos terminales de los ríos durante las etapas de regresión marina.** Por ejemplo, durante las glaciaciones, el nivel del Mar del Norte bajó (y en consecuencia, la longitud de los ríos aumentó) a tal punto que el Támesis se convirtió en un afluente del Rin.
- **Disminución de la salinidad en ciertos brazos de mar.** En tiempos pasados las aguas del Mar Negro fueron salobres, y hoy lo son las del Báltico. En tales condiciones, es el propio ambiente marino el que permite el intercambio entre los elementos eurialinos de distintas faunas de agua dulce.
- **Transporte ocasional a través del mar por materiales flotantes.** Es el caso de algunos caracoles e insectos.
- **Dispersión por medio del vuelo.** Se da en los insectos acuáticos cuyos estados adultos son alados.
- **Dispersión pasiva.** Permite sortear modestos brazos de mar por huevos resistentes, o se debe a vientos, corrientes u otros factores.
- **Cruce activo de suelo mojado.** Algunos animales de costumbres anfibias, o que toleran cortos perio-



**6.16** Captación fluvial. La erosión hace retroceder el asiento de la cuenca hidrográfica de la izquierda, hasta captar en parte las aguas de la cuenca limítrofe. De tal manera, se forma una nueva línea de desagüe, y de ahí uno nuevo barrero biogeográfico (de P. Casati y F. Pace).

dos de exposición al aire, pueden recorrer distancias moderadas.<sup>[34]</sup>

Muchas especies de agua dulce, como los plecópteros, quironómidos y otros insectos acuáticos, colonizan esencialmente los continentes australes; su presencia en el hemisferio boreal es secundaria: de hecho, se trata de elementos de abolengo gondwánico. El caso de los peces del género *Galaxias*, que tienen una distribución semejante (Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y la Patagonia), se debe en realidad a un mecanismo distinto, ya que se trata de peces cuya presencia en las aguas continentales es secundaria y cuyas larvas pueden difundirse en el ambiente marino. Además de lo anterior, hay una especie, *G. maculatus*, que comparten América del Sur, Australia y Nueva Zelanda, y se considera sumamente improbable que haya sobrevivido sin ninguna variación, como tal especie, desde el Mesozoico hasta nuestros días. Se trataría, pues, de una distribución “seudogondwánica”, que tan sólo simula las que realmente se deben a la fragmentación de aquel paleocontinente.

**6.5 Biodiversidad en las aguas dulces**

Las ciencias de la hidrobiología y la limnología (del griego *limné* = lago) surgieron, como tales, en los países del Norte, es decir, en zonas bastante pobres en cuanto a taxones de agua dulce<sup>[328]</sup>. Por este motivo, los limnólogos clásicos siempre compararon las bioras marinas con las de agua dulce en términos de gran riqueza *vs.* relativa escasez.<sup>9</sup> La pobreza de la biota dulceacuícola europea y norteamericana, por otra parte, no se debe tanto a factores intrínsecos, es decir al agua dulce, como a hechos históricos contingentes, las glaciaciones. Efectivamente, las repetidas destrucciones de los hábitats acuáticos continentales por el hielo y el frío terminaron empobreciendo una biota originalmente más rica. Hay datos paleontológicos que parecen respaldar esta afirmación: en los sedimentos miocénicos de la propia Europa Central, que se remontan a unos millones de años antes de las glaciaciones, hay restos de una fauna mucho más rica que la actual. En muchos ambientes de agua dulce de zonas que nunca fueron afectadas (por lo menos, directamente) por el proceso de glaciación, la biodiversidad es notablemente más elevada. Por ejemplo, el río Paraná cuenta con 339 especies de peces, y la cuenca amazónica con más de 1 000.

No es casual el hecho de que la biota de agua dulce más rica de Europa sea la que ocupa la fracción occidental de la Península Balcánica: se trata de un área que sufrió muy poco la influencia de las glaciaciones y, además, su estructura cárstica ofrece a la fauna un imponente retículo de refugios subterráneos. En esta región se encuentra un buen número de endemismos, peces, gasterópodos proboscarios (con decenas de especies endémicas), anfípodos. El lago de Ohrid, en la frontera entre Albania y Macedonia, el más antiguo de Europa, que se remonta al Terciario, merece una mención particular. Su fauna, definida por Thienemann<sup>[526]</sup> como "ein Unikum in der Tierwelt Eutopas", está

<sup>9</sup> Por ejemplo, las aguas internas de Gran Bretaña están pobladas por no más de 50 especies autóctonas de peces, las de Italia por 56 (de las que 44 se hallan en el río Po, el mayor del país), e igual ocurre en la mayoría de las otras zonas de Europa. Otro ejemplo más: un lago muy bien estudiado, como el Lago Mayor (norte de Italia), con superficie de 213 km<sup>2</sup> y profundidad máxima de 370 m, está poblado por 25 especies de peces, más una fauna bentónica relativamente modesta, integrada por cerca de 360 especies: seis poríferos, seis cnidarios, 46 platelmintos, 63 anélidos, 68 ácaros, siete crustáceos, 121 insectos (en su mayoría, quironómidos), 28 gasterópodos, 14 bivalvos y dos briozoarios.<sup>[390]</sup>

integrada por muchas decenas de especies endémicas, sobre todo gasterópodos, y hasta un género endémico —*Ochridaspongia*?— de poríferos.<sup>[34]</sup>

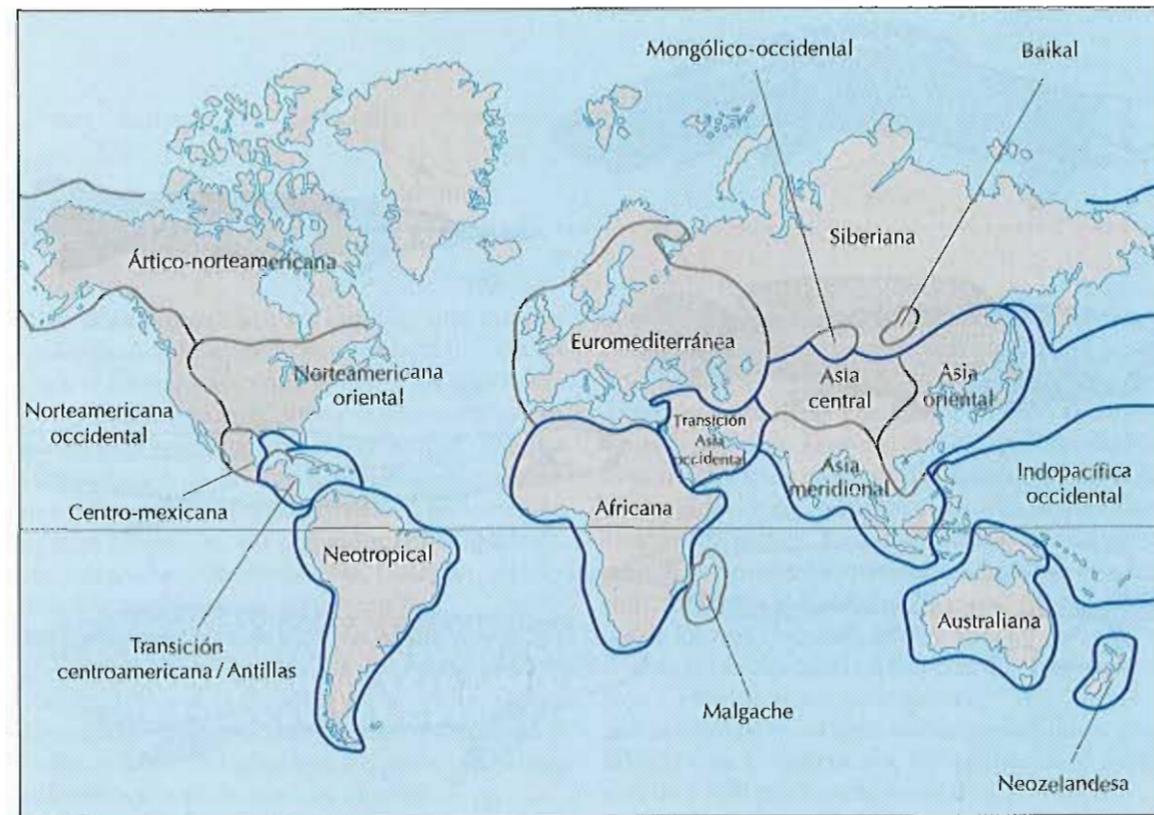
Una riqueza todavía mayor se encuentra en el Lago Baikal (31 500 km<sup>2</sup>, máxima profundidad 1 620 m), el más antiguo y el de mayor capacidad del mundo (contiene más de 1/10 del agua dulce superficial del planeta). Se considera que los organismos acuáticos que lo ocupan proceden de ancestros que ya estaban presentes en Siberia desde el Jurásico; sin embargo, el lago empezó a tomar su aspecto actual solamente en el Mioceno. Su fauna está integrada por más de 2 000 especies, de las cuales más de 80 por ciento son endémicas. Entre ellas encontramos 100 turbelarios, 250 anfípodos, una foca (*Phoca sibirica* o *Pusa sibirica*) y muchos taxones más. El díptero quironómido *Sergentia koschowi* es el único insecto que puede colonizar aguas profundas; sus larvas han sido halladas a una profundidad de hasta 1 360 metros.

Entre los peces (50 especies) cabe resaltar el género endémico *Comephorus*, con formas totalmente transparentes, vivíparas, que viven en las aguas profundas. En cuanto a su flora, incluye 20 especies de plantas vasculares y 600 de algas, predominantemente diatomeas.<sup>[295], [296]</sup>

Otros lagos muy ricos en especies, y con un alta tasa de endemismo, son el Lago Victoria, el Tanganika y el Malawi-Nyasa (los tres en África Oriental), el lago de Tiberíades (Israel), Erh Hai (suroeste de China) y los lagos de Poso y Towuti (Sulawesi).<sup>[158], [335], [336]</sup>

La biota de agua dulce de América del Norte es más rica que la de Eurasia, debido posiblemente a la diferente disposición de su relieve. De hecho, la orientación norte-sur de las principales cordilleras permite a los organismos desplazamientos latitudinales bastante fáciles ante el efecto de la alternancia entre periodos glaciales e interglaciales, y de ahí una pérdida relativamente modesta de la biodiversidad.

En el pasado se consideraba que los lagos y las cuevas eran "islas" biogeográficas, con clara separación entre sí. Este enfoque ha promovido la tendencia a sobrevalorar las diferencias intraespecíficas, y de ahí a reconocer el estatus de especie a muchas formas, que no pasan de ser meras variedades locales. Por ejemplo, tan sólo en Francia se llegó a fraccionar el bivalvo *Anodonta cygnaea* en algo como 251 "especies" distintas. Realmente, desde el punto de vista geológico, los lagos —me-



**6.17** Regionalización zoogeográfica con respecto a los aguas interiores. Las líneas en color marcan los límites entre regiones (Neotropical, Africana, Chino-Índica, Neozelandesa, Indopacífica occidental) y las dos áreas de

transición. Al norte de todo ello se extiende la Región Holártica. Las líneas en gris delimitan los subregiones (de P. Banarescu).

nos los pocos que son antiguos y profundos— son entidades efímeras y, además, suelen estar conectados por la red fluvial. De manera similar, resulta que las grutas de un sistema cárstico están conectadas hidrológicamente, mientras que su fauna terrestre suele estar fraccionada en poblaciones aisladas que tienden a dar origen a especies endémicas (insectos, miriápodos, arañas, etc.)<sup>10</sup> No ocurre lo mismo con los animales acuáticos (planarias, nematodos, crustáceos, etc.). Sin embargo, si la red hídrica, superficial o subterránea se interrumpe por cambiar las condiciones generales hacia la aridez, entonces estos animales también se encuentran en condiciones de aislamiento

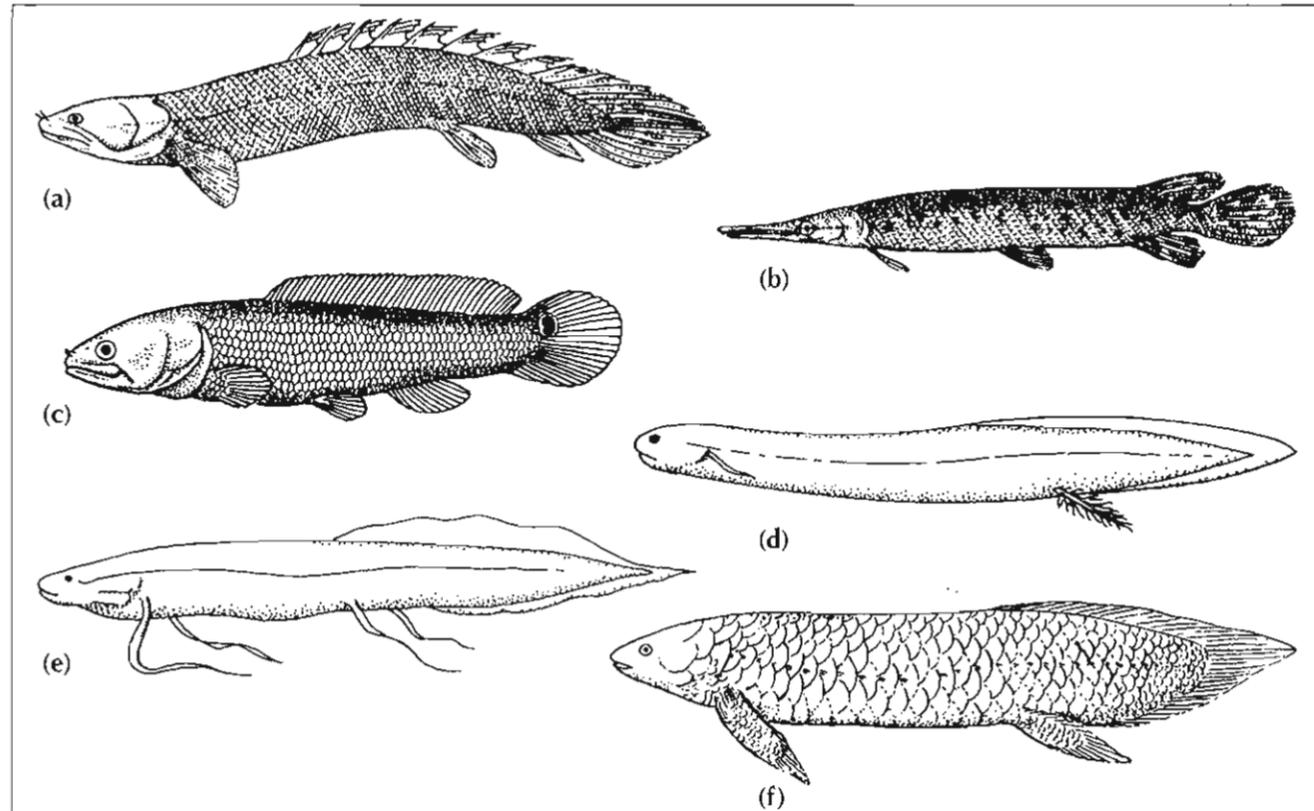
más o menos completo en cada lago, pozo y cueva, y pueden dar origen a formas endémicas. Es el caso de los peces de los desietos norteamericanos (ciprinodóntidos) y del norte de África. En los manantiales y las pozas aisladas también pueden hallarse especies endémicas de distintos grupos, como moluscos, crustáceos, tricópteros y otros.

**Los peces de las aguas dulces**

La delimitación de las regiones biogeográficas, en cuanto atañe a los animales, está basada esencialmente en los vertebrados; el mismo criterio se utiliza también para la caracterización biogeográfica de los biomas de agua dulce. La distribución geográfica de los peces de agua dulce es especialmente relevante (fig. 6.17).

A nivel global, los ríos y lagos representan algo menos de 0.01 por ciento del agua líquida de la Tierra; sin embargo, están poblados por 40 por ciento de las especies conocidas de peces, unas

<sup>10</sup> Hay algunas excepciones notables: en México, por ejemplo, uno de los autores halló el coleóptero geotrupino *Haplogetrupes reddelli* en la cueva de Cuetzalan del Progreso, Hidalgo, misma especie que había sido descrita de una cueva cerca de Tehuacán, a unos 200 kilómetros de distancia.



**6.18** Peces de agua dulce de tipo orcoico: **(a)** *Polypertus*, África tropical, 10 especies; **(b)** *Lepisosteus*, 10 especies desde Estados Unidos a Panamá; **(c)** *Amia*, una especie, cuenca del Mississippi y zonas colindantes; **(d)**

*Lepidosiren*, una especie, cuenco amazónico; **(e)** *Protopterus*, cuatro especies, África Central y Occidental; **(f)** *Neoceratodus*, una especie, Australia oriental (de F.H. Pough et al.).

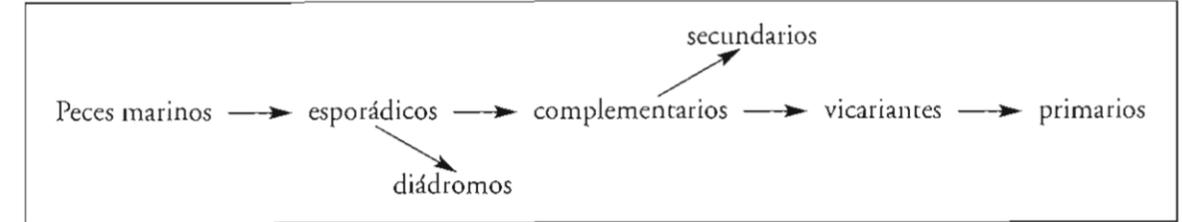
8 400.<sup>[233]</sup> Algunas de ellas son formas muy arcaicas, por ejemplo, los polipteriformes africanos y los dipnoos (peces provistos de pulmones), que ocupan los estanques y ríos tropicales temporales. Actualmente los dipnoos están representados por solamente tres géneros: *Lepidosiren* en América del Sur, *Protopterus* en África y *Neoceratodus* en Australia. En el Paleozoico, un ancestro parecido a estas formas dio origen a los vertebrados terrestres. Otro grupo muy antiguo, los holosteos, muy abundantes en el Mesozoico, sobrevive hoy con 11 especies de América del Norte y Central (géneros *Lepisosteus* y *Amia*) (fig. 6.18).

Se debe a Myers<sup>[373], [374]</sup> la distribución de los peces de agua dulce en seis categorías ecológico-evolutivas, de uso común en zoogeografía.

**Peces primarios.** Su tolerancia al agua salada es absolutamente nula, pues pertenecen a líneas filéticas adaptadas al agua dulce desde hace muchos millones de años. Esta categoría incluye los dip-

noos, polipteridos, osteoglossos, esócidos, silúridos, ciprinidos, carácidos, cobítidos y algunos más. Su distribución geográfica es de gran interés, pues está relacionada forzosamente con los acontecimientos geológicos que afectaron los territorios que ocupan. Por ende, su distribución corresponde a un patrón continental. Efectivamente, a diferencia de los peces de las demás categorías, no pueden franquear las barreras marinas. Ésta es la causa de que, por ejemplo, en las Antillas Menores, que nunca han formado parte del continente,<sup>[428]</sup> no haya peces de agua dulce primarios. Debido a diferentes motivos, las aguas internas de muchas zonas más en el mundo están desprovistas de peces primarios.

**Peces secundarios.** Su relación con las aguas dulces es bastante estricta, pero sí pueden cruzar modestos brazos de mar, puesto que han mantenido cierta tolerancia hacia el agua salada. Efectivamente, muchos peces pueden ocupar las aguas internas debido a un proceso secundario.



**Peces diádromos.** Son las especies que migran regularmente, de acuerdo con la etapa de vida en la que se encuentran, entre el mar y las aguas dulces. Se dividen en anádromos (los que remontan los ríos para reproducirse) y catádromos (los que se reproducen en las aguas marinas después de desarrollarse en las continentales).<sup>[1]</sup> Incluyen las anguilas (*Anguilla*), los clupeidos (*Alosa*), salmoniformes (*Salmo*, *Onchorhynchus*, *Galaxias*). Su distribución también es de tipo periférico.

**Peces vicariantes.** Son especies exclusivas de las aguas dulces, pero forman parte de grupos esencialmente marinos. Por ejemplo, algunos salmónidos (*Thymallus*), gádidos (*Lota*), aterínidos (*Atherina*) y cótidos (*Cottus*). Al igual que los peces primarios, su distribución es de tipo continental.

**Peces complementarios.** Son especies marinas, que invaden las aguas internas únicamente en ausencia de peces estrictamente de agua dulce, es decir, primarios, secundarios y vicariantes. Un ejemplo son algunos Gobiesocidae americanos. Los peces complementarios a menudo son diádromos y su distribución es de tipo periférico.

**Peces esporádicos.** Son especies que viven y se reproducen tanto en el mar como en las aguas dulces, o se hallan casualmente en las aguas internas. Un ejemplo es *Gasterosteus*; otros se encuentran en la familia Mugilidae. Su distribución corresponde al tipo continental.

Los caminos evolutivos que supuestamente llevaron a este abanico de situaciones pueden resumirse en el esquema que aparece al inicio de esta página.<sup>[34]</sup>

Las aguas dulces de Europa, que hasta hace 10 000 años fue sometida a las glaciaciones, están pobladas por un número reducido de especies primarias (esócidos, ciprinidos, cobítidos, pércidos, úmbridos), mientras los secundarios son bastante abundantes: acipenséridos (esturiones), clupeidos,

salmónidos y góbidos. En las aguas internas europeas se encuentra un total de 220 especies de peces (incluyendo las de introducción antrópica) y nueve de ciclóstomos. Muy pocas ocupan todo el continente (entre ellas, *Leuciscus cephalus* y *Tinca tinca*). Con mucha frecuencia sus distribuciones son más restringidas, y en conjunto permiten definir dos áreas principales: Europa Central, en sentido amplio, y Europa Meridional, incluyendo ésta las zonas ubicadas al sur de los Pirineos, Alpes, cuencas de los ríos Danubio, Don y Volga.<sup>[1]</sup>

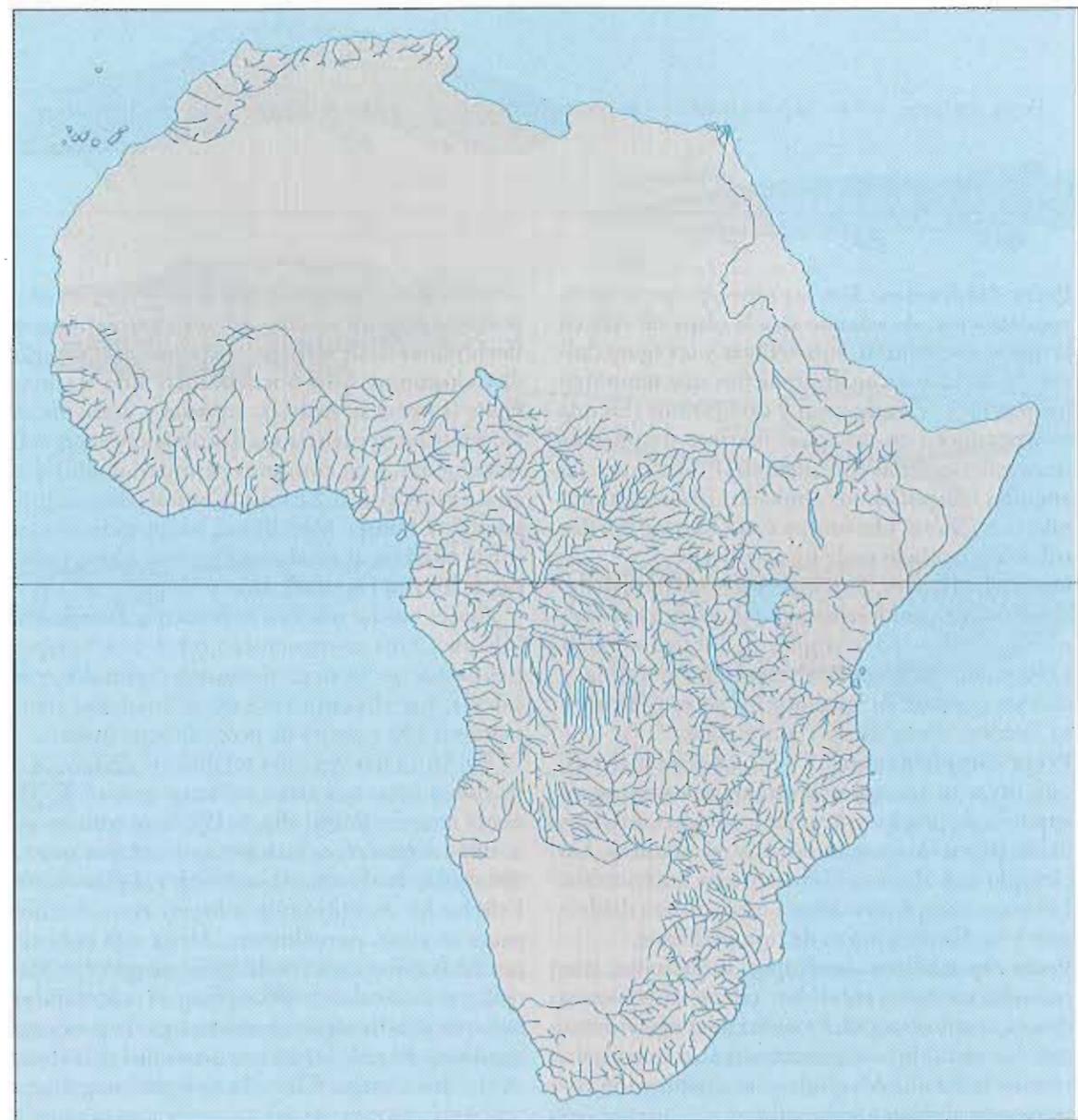
Asia es mucho más rica en peces que Europa: tan sólo en China se encuentran cerca de 600 especies primarias, en su gran mayoría ciprinidos, y se calcula que el continente en su totalidad tiene más de 1 500 especies de peces de agua dulce.

En África hay regiones totalmente desprovistas de ríos, y otras que están cubiertas por un imponente retículo fluvial (fig. 6.19). Este continente es una antigua placa terrestre que siempre quedó emergida, desde épocas anteriores al Cámbrico. Este hecho permitió que sobrevivieran muchos peces arcaicos. Actualmente, África está poblada por 23 familias (ocho endémicas) de peces primarios, con un total de 1 400 especies. A esta cantidad hay que añadir algunos centenares de peces secundarios. El área de máxima diversidad es la cuenca del río Congo. En cada uno de los grandes

**Cuadro 6.5** CLASIFICACIÓN ECOLÓGICA DE LOS PECES DE LAS AGUAS INTERNAS ITALIANAS<sup>[208]</sup>

Dulceocuícolas (= de aguas dulces)	Muy vágiles	Ciprinidos
	Poca vagilidad	Gobitidos (Gobius y afines)
Migradores obligados	Anádromos	Esturiones
	Catádromos	Anguila
Migradores facultativos	Estuarinos	Gobius y afines = <i>Atherina boyeri</i>
	Euriécios	<i>Alosa Spinarella</i>

<sup>[1]</sup> Del griego *diá* = a través, de una a otra parte; *aná* = arriba; *katá* = abajo; *drómos* = carrera.



**6.19** África comprende tanto regiones recorridas por un denso retículo hidrográfico como otras totalmente desprovistas de cualquier curso de agua (de J. Kingdon).

lagos africanos los cíclidos representan entre 70 y 90 por ciento del total de los peces: 500 especies en el lago Malawi-Nyasa, 250 en el Lago Victoria, 165 en el Tanganyika y otras más en los lagos vecinos, con un total de 900 o más especies. En cada uno de estos lagos mucho más de 50 por ciento de las especies son endémicas (para los cíclidos, la tasa de endemismo es del 99 por ciento).

América del Norte, a pesar de las glaciaciones que lo afectaron, cuenta con 21 familias de peces

primarios, con un total que se aproxima a las 600 especies (además, hay más de 300 peces secundarios). Gran parte de estas especies ocupa la cuenca del Mississippi. El número de las especies disminuye tanto hacia América Central como hacia al norte: en Alaska hay solamente cinco especies primarias.

La fauna de América del Sur es la más rica del mundo, con cerca de 2 200 especies. Ha evolucionado a partir de unos pocos ancestros, pues el número de los taxones superiores representados es

bastante pequeño. Se trata esencialmente de carácidos (como *Serrasalmus*, la piraña), gimnótidos (como la llamada anguila eléctrica, *Electrophorus electricus*) y siluriformes (peces gato). La radiación evolutiva de los peces sudamericanos ocurrió durante el Terciario, es decir, cuando el continente se hallaba aislado de América del Norte. La región de máxima diversidad es la cuenca del Amazonas. El parecido entre la fauna sudamericana y la de África procede principalmente del hecho de que ambos continentes comparten peces secundarios de las familias ciprinodóntidos y cíclidos.

Australia cuenta con menos de 200 especies de agua dulce, casi todas secundarias y más o menos estrictamente relacionadas con el mar (clupeidos, galáxidos, mugílidos, góbidos, anguiliformes, etc.). Los únicos peces primarios son el dipnoo, que ya

mencionamos, y un osteogloso. En Nueva Zelanda se encuentran 27 especies de peces de agua dulce, generalmente diádromos.<sup>[233], [305]</sup>

No podemos pasar por alto el hecho de que el hombre ha provocado muchos cambios ("transfaunaciones") en la biogeografía de los peces de agua dulce. Por ejemplo, algunas especies como la carpa (*Cyprinus carpio*), procedente de la cuenca del Danubio, fueron introducidas en Italia durante la época de los romanos. Lo mismo es también muy probable para *Lota lota*, *Rutilus pigus* y *Perca fluviatilis*. Desde 1800 hasta nuestros días, piscifactorías, asociaciones de pescadores deportivos y varias entidades más han trasladado millones de alevines de una a otra zona, con lo que han variado la composición faunística natural y, con frecuencia, provocado perjuicios biológicos de cierto alcance.<sup>[53]</sup>

## 6.6 Modelos de distribución

La biogeografía de las faunas de las aguas dulces es especialmente interesante, puesto que puede interpretarse, de acuerdo con los distintos casos, por medio de dos tipos de modelos de distribución: unos son parecidos a los que se utilizan para los animales terrestres y otros —que atañen a los taxones de origen marino— están relacionados con la paleogeografía de los océanos.

- **Modelo gondwánico disyunto.** Corresponde a muchos taxones que colonizan todas, o casi todas, las zonas más meridionales de los continentes: la Patagonia, Sudáfrica, a veces Madagascar, Australia, Nueva Zelanda. A este modelo corresponde, por ejemplo, la distribución de los plecópteros de la familia Notonemuridae. Dicha distribución procede de la fragmentación de un área primitivamente continua.

- **Modelo gondwánico generalizado.** Muchos grupos de animales de agua dulce se distribuyen a lo largo de una amplia franja intertropical (América tropical, África, sur de Asia, Nueva Guinea, Australia). Es el caso de los cíclidos que ya mencionamos, presentes en el continente americano, entre México y Uruguay, en gran parte de África, Madagascar y el sur de India.

- **Modelo pseudogondwánico:** Los peces de agua dulce de la familia Galaxiidae, incluyendo seis géneros con 35 especies en total, ocupan las extremidades meridionales de los continentes australes. Sin embargo, como ya subrayamos en este mismo

capítulo, su distribución se debe a procesos de dispersión y no de vicarianza. Otro ejemplo de distribución pseudogondwánica es la de los camarones del género *Palaemonetes*, del que también ya hemos hablado.

- **Modelo laurasiático.** Corresponde a las distribuciones holárticas, como la de los Asellidae (crustáceos isópodos) y de los Percidae (peces).

- **Modelo bóreo-austral.** Corresponde a dos cinturones de distribución, respectivamente al norte y al sur de la franja ecuatorial. Un ejemplo es la distribución de los camarones de agua dulce de la superfamilia Astacoidea, que viven en América del Norte, Europa y el Lejano Oriente (familias Astacidae y Cambaridae) y en las regiones templadas de América del Sur, en Madagascar y en la Región Australiana (familia Parastacidae). Este modelo podría explicarse, mejor que como efecto de una vicarianza, suponiendo adaptaciones independientes por ancestros que ocupaban aguas marinas septentrionales y meridionales, respectivamente.

- **Modelo tetideo.** A este modelo se ajustan las distribuciones de ciertos taxones de origen marino que ocupan en la actualidad el área mediterránea, la caribe y las tierras que bordean los océanos Índico y Pacífico. De hecho, se trata de reliquias faunísticas que se originaron en el mar de Tethys (véase figs. 6.4 y 7.3) cuando, durante el Jurásico, mares poco profundos conectaban la actual área mediterránea con el área caribe. La distribución actual

refleja el desarrollo de las líneas de costa del Terciario medio, el momento en que supuestamente ocurrió la colonización de las aguas dulces por muchas formas marinas. Ejemplos de distribuciones tetéideas se encuentran en los platelmintos del grupo *littoralis*, en el marco del género *Procerodes* (véase la primera sección de este capítulo) y los crustáceos anfípodos de la familia Hadziidae.

• **Modelo paratetideo.** Corresponde a aquellas distribuciones que gravitan alrededor del antiguo mar epicontinental Paratethys (del lago Aral hasta Hungría: véase fig. 7.11). Muchos elementos paratetideos actuales, a pesar de su gravitación alrededor de la cuenca del Danubio, abarcan desde el Caspio hasta las Islas Británicas, como ocurre con el género *Niphargus*, crustáceos anfípodos ciegos, casi todos de aguas subterráneas.<sup>[464]</sup>

### El ambiente subterráneo

Las aguas subterráneas forman 97 por ciento del total de las aguas dulces del planeta. Se encuentran en tres tipos principales de sistemas acuíferos, a saber: los sistemas cársticos (rocas calizas), sistemas fisurados (tocas graníticas) y sistemas porosos (*alluvium*). Si el agua tarda algunas horas en recorrer una distancia dada en un sistema cárstico, esta misma distancia requiere meses en un sistema fisurado y años en un sistema poroso.<sup>[331]</sup>

El ambiente subterráneo está integrado por distintos compartimentos y diferentes tipos de hábitat, mismos que suelen estar ocupados por faunas peculiares.

**Sistema cárstico.** El nombre procede del esloveno "Krst", que se refiere a un área calcárea ubicada inmediatamente al este de Trieste; sin embargo, en todos los continentes se encuentran zonas similares. Estos sistemas están caracterizados por un retículo de microfisuras, grietas y cuevas debidas a la penetración de las aguas meteóricas en los macizos de rocas calizas. La capa superficial, al contrario, aparece bastante seca debido a la *velocidad del escurrimiento*. La gran mayoría de las cuevas se encuentra en zonas cársticas, puesto que su formación se debe a la disolución de las rocas calizas por el agua rica en dióxido de carbono (ácido carbónico). La mayoría de estas rocas se formaron hacia finales del Paleozoico (Carbonífero, Pérmico) y del Mesozoico (Jurásico, Cretácico), y se distribuyen en forma irregular, pero en todo el mundo. Por ejemplo, en Italia —país rico en sistemas cársticos— las rocas solubles, calizas y yesos ocupan cerca de la cuarta parte del territorio, extendiéndose

principalmente en los Alpes meridionales (Alpes Ligures) y centro-orientales, entre el Lago Mayor y Eslovenia, en los llamados "Alpes Apuanos" en Toscana (un enclave calizo incrustado en la vertiente occidental de los Apeninos, famoso por su mármol blanco), en parte de los Apeninos centrales, en Apulia y en Cerdeña. En Europa conocemos un total de 110 000 cuevas; en el continente americano hay unas 10 000 en Cuba, 7 500 en Estados Unidos, 1 300 en Brasil, muchas en México y otros países. Australia cuenta con 2 500 cuevas, Palau 680, Nueva Zelanda 400, etc. En África son poco frecuentes y, a menudo, no están registradas. En el plazo de unas pocas decenas de miles de años puede formarse un gran sistema de cavidades subterráneas, ya que la erosión química disuelve la roca caliza a una velocidad media de 5-10 cm por milenio. La mayoría de los retículos subterráneos y de las cuevas conocidas se formó durante el Cuaternario; sin embargo, debemos tomar en cuenta que hablar de la edad de una cueva no tiene mucho sentido; de hecho, se trata de una estructura que varía notablemente en el espacio y a lo largo del tiempo, pues sufre modificaciones continuas. La cueva, como cavidad accesible para el hombre, no es sí más que una "ventana" espacial, abierta hacia un sistema de huecos cársticos subterráneos.<sup>[471]</sup>

**Cuevas lávicas.** Son túneles que pueden medir hasta varios kilómetros de largo, ubicados en las laderas de ciertos volcanes. Se han formado a partir de derrames lávicos solidificados, cuya parte interna permaneció fluida durante más tiempo y escurrió hacia afuera, dejando hueco el propio derrame.

**Otras cuevas no cársticas.** Debido a agentes bioquímicos, en las zonas tropicales pueden formarse cuevas en suelos lateríticos. A veces pueden formarse otras cavidades en rocas cristalinas como consecuencia de movimientos tectónicos.

**Ambiente subterráneo superficial.** Se encuentra generalmente a unos cuantos decímetros de profundidad, entre la capa de suelo y la roca madre. Se trata de un estrato que puede alcanzar un espesor de hasta un metro o más, formado por rocas fisuradas, grava o guijarros. Este medio, conocido como MSS (del francés *Milieu Souterrain Superficiel*) o UHZ (del inglés *Upper Hypogean Zone*), es frecuente en las montañas de las zonas templadas; en general actúa de conexión entre el medio hi-

pogeo (es decir, el suelo propiamente dicho) y el endogeo (capas freáticas y cuevas).

**Ambiente hiporreico.** A diferencia de los anteriores, se trata de un medio puramente acuático. Está formado por gravas y arenas permeables situadas en la profundidad o alrededor y debajo del lecho de los ríos. El medio intersticial, es decir, el conjunto de los espacios que separan los fragmentos sólidos, está ocupado por el agua, que escurre muy lentamente (río hiporreico, en inglés *underflow*) en la misma dirección de la corriente superficial. El agua hiporreica y, más en general, las capas freáticas —que forman una de las más comunes fuentes de suministro de agua potable— se abastecen de las aguas superficiales y a veces a través de formaciones cársticas. Este medio ambiente está ocupado por una fauna relativamente microscópica (fauna *freatobia*), conocida como hiporreica o intersticial.<sup>[157]</sup>

**Cuevas marinas.** Puede tratarse de cavidades de origen cárstico, invadidas por el mar a consecuencia de variaciones en el nivel de las aguas; con menor frecuencia son túneles lávicos que se prolongan hasta el mar. Una estructura especial es la de las llamadas "cuevas anquialinas" (del griego *ánkhi* = cerca de y *áls* = mar): se trata de cavidades próximas a la orilla del mar, cuya parte inferior está ocupada por agua salada, mientras en la parte superior se encuentra agua dulce, de origen freático. Puesto que el agua dulce, más ligera, no se mezcla con el agua marina, en las profundidades se da un medio ambiente anóxico, ocupado por organismos muy peculiares, como ciertas especies de Remipedia (crustáceos primitivos de unos 2 cm de largo, ciegos y depigmentados, descubiertos en 1982). Tales cuevas se conocen sobre todo en Dalmacia, Islas Canarias, Bahamas, Galápagos, Hawai y Filipinas. En Libia, en la cueva anquialina del Lete (Giok-Kebir) cerca de Bengasi, se encontró el invertebrado troglobio más grande que se conoce, el camarón *Typhlocaris lethaea*, que alcanza los 7 cm.<sup>[501]</sup>

**Nidos subterráneos.** Madrigueras de mamíferos, termiteros, hormigueros (y los montones de detritos acumulados por ciertas hormigas cortadoras de hojas, como las *Atta*), representan un medio ambiente que en cierta medida se asemeja al de las cuevas.<sup>[12]</sup> Muy a menudo, aunque no forzadamente, los organismos que los colonizan —comensales, parásitos y simbioses de diferentes tipos— exhiben características adaptativas del tipo de los

cavernícolas, a saber, reducción de los ojos y depigmentación.

**Cavidades artificiales.** Se trata de minas, catacumbas, caminos subterráneos, acueductos, pozos, alcantarillados, etc. En tales cavidades se encuentra una fauna cuyo origen es fácil de determinar en términos cronológicos; a menudo presenta adaptaciones debidas a fenómenos recientes, que son muy claras ante un estudio infraespecífico.<sup>[279]</sup>

De todo lo anterior se desprende un concepto que consideramos relevante: el de la continuidad entre los ambientes subterráneos. Cuevas, fisuras, capas freáticas, MSS, ambientes intersticiales de agua dulce y marinos, y finalmente lagos y mares. En la fauna del ambiente subterráneo, la correlación entre especie y hábitat con frecuencia no es muy rígida. Por ejemplo, varios crustáceos acuáticos, como ciertos isópodos y los *Niphargus*, cavernícolas, pueden "emerger", penetrando en las aguas superficiales. En las profundidades de los grandes lagos subalpinos de Italia se hallan especies que normalmente son subterráneas (por ejemplo, el oligoquet *Bythonomus lemani*, el nematodo *Desmoscolex lemani* y el crustáceo anfípodo *Niphargus foreli*). Otros ejemplos atañen las aguas profundas del lago de Ohrid, entre Albania y Macedonia, en donde se encuentra el copépodo subterráneo *Ceutonectes serbicus* y otros. Cabe resaltar el hecho de que en los fondos lacustres profundos siempre se encuentran características similares a las de las cuevas: oscuridad, temperatura constante, fondo lodoso pobre en sustancias orgánicas. En cuanto a la fauna acuática, hay que señalar que algunos isópodos terrestres pueden encontrarse bajo las piedras, tanto en cuevas como en el ambiente externo. Un opiliónido, *Ischyropsalis luteipes*, es epigeo en el Macizo Central (Francia), mientras las poblaciones pirenaicas de la misma especie son cavernícolas. En Transilvania el coleóptero *Duvalius scarisoarae*, por debajo de los 500 m de altitud, se encuentra exclusivamente en las cuevas, alrededor de los 1 000 m

<sup>12</sup> En México y el sur de Estados Unidos se encuentra un número relativamente alto de coleópteros escarabeidos asociados a madrigueras, generalmente de roedores. Cabe resaltar, que el género *Onthophagus* es el mejor representado en este medio ambiente, y también que, haciendo caso omiso de una sola especie (*O. vespertilio*), todas las demás integran un conjunto monofilético junto con las especies de cnevas (para mayor información véase Halffter y Matthews, 1966, *Folia Entomol. México*, 12-14: 1-312, y la bibliografía citada en la siguiente nota).

es endógeo y a los 1 800 m es sublapidícola. Sin embargo, cabe resaltar que estos casos, y los muchos más que se conocen, se refieren casi siempre a formas cuyos hábitos cavernícolas son recientes, y que no son muy especializadas. Por otra parte, si bien es cierto que la fauna subterránea, y en particular la cavernícola, no integra por sí misma una entidad aislada con respecto a los demás hábitats, tampoco podemos afirmar que tal fauna no existe (al contrario, S. Karaman llegó a asegurar que "Es besteht keine Höhlenfauna").

La manera de colonizar el ambiente subterráneo se refleja en la distribución geográfica de las especies implicadas. Por ejemplo, los Bathysciinae (= Leptodirinae) son coleópteros cavernícolas de la familia Cholevidae (= Catopidae), cuyos ancestros ocupaban los musgos y colonizaron el ambiente subterráneo a través de las aberturas naturales. Siendo incapaces de sobrevivir en fisuras demasiado angostas, la distribución de estos insectos sigue el desarrollo de los valles, y a menudo cuevas cercanas están ocupadas por subespecies distintas. Al contrario, los Trechinae cavernícolas (coleópteros carábidos) derivan de formas superficiales, que en un segundo tiempo alcanzaron el retículo de las fisuras cársticas. Por ende, la distribución de estos insectos corresponde a la de las distintas formaciones calizas. Algunas excepciones están representadas por aquellos Bathysciinae que en el transcurso de su evolución han rebasado la etapa "cavernícola" y han logrado invadir también los macizos calcáreos y las menudas fisuras cársticas. La ocupación de la compleja red formada por las fisuras subterráneas, por lo tanto, se considera como una etapa avanzada del proceso de adaptación a la vida hipógea; así, este ambiente puede calificarse de "ultracavernícola".<sup>14,361</sup>

Con frecuencia, el ambiente subterráneo representa un refugio para elementos faunísticos muy antiguos: En general, se trata de remanentes de faunas tropicales que ocupaban el hemisferio boreal durante la primera mitad del Terciario (en este caso, hablamos de *reliquias termófilas*). En tiempos más recientes, animales de clima frío sobrevivieron a las condiciones más cálidas que se dieron desde el final de las glaciaciones del Cuaternario, amparándose en las cuevas (*reliquias glaciales*). Algunos ejemplos se encuentran entre los isópodos terrestres, colémbolos, coleópteros, etc.<sup>15</sup> Otras especies, después de las glaciaciones, han ocupado el ambiente subterráneo para escapar de las condiciones de atidez (*reliquias higrófilas*). Finalmente, otros animales de hábitats marinos no han ajustado su

distribución a las regresiones de los mares, adaptándose a vivir primero en aguas salobres y, al final, en aguas dulces subterráneas (*reliquias marinas*). Este último fenómeno es especialmente evidente en muchas cuevas de la Península de Yucatán.

Cabe subrayar, por otra parte, que el paradigma al que nos hemos apegado en esta breve revisión, el llamado "*refugium model*", recientemente ha sido criticado y se le ha contrapuesto otro modelo distinto, el "*active colonization model*", que sostiene que especies generalistas preadaptadas colonizan paulatinamente zonas de transición ecológica —ecotonos— entre la superficie y el ambiente subterráneo, para convertirse después en verdaderos organismos hipógeos, sin que actúe ninguna presión especial por parte del medio ambiente.

Haciendo caso omiso de la "Pestera de la Movable" (Rumania), una cueva aislada en donde la producción primaria es de tipo autónomo, quimio-sintético (a cargo de bacterias que explotan el H<sub>2</sub>S), los demás ambientes subterráneos que se conocen están ocupados por organismos que en última instancia dependen de la energía solar. De hecho, tanto el mss como las capas freáticas y las cuevas reciben aguas más o menos ricas en sustancias orgánicas disueltas que pueden ser explotadas por bacterias y hongos. Las cuevas, en particular, pueden también recibir un aporte externo de detritus vegetal, hojas, madera, polen, plancton y restos de animales; con frecuencia también murcielaguina y guano de aves. En la mayoría de los casos, en los ambientes subterráneos las sustancias alimenticias son escasas, y los organismos están adaptados a un tipo de vida que economiza la energía al máximo, sobre todo en las zonas frías o templadas. Ciertos *Niphargus*, por ejemplo, pueden sobrevivir hasta tres años alimentándose únicamente del cadáver de otro individuo de la misma especie. Otros organismos ingieren la arcilla del suelo de las cuevas, que contiene las bacterias y los protozoarios de donde obtienen su alimento (cabe resaltar que en el ambiente de cueva, desprovisto de plantas, las vi-

<sup>15</sup> En la cueva de Tasalolpan (México, Puebla) se ha encontrado en montones de murcielaguina una verdadera comunidad de coleópteros Scarabaeoidea coprófagos, integrada por un geotrópino, un *Onthophagus* y un aphodiino. Las tres especies pertenecen a grupos de abolengo netamente boreal, mientras la cueva se abre en un área cuya biota tiene rasgos netamente tropicales (véase Zunino y Halffter, 1988, Monografía, Museo Regional de Ciencias Naturales de Turín, 9; *idem*, 1988, *Folia Entomol.*, México, 75: 17-32; Zunino y Dellacasa, 1989, *Boll. Soc. Ent. Ital.*, 121 (2): 59-63).

taminas sintetizadas por las bacterias son especialmente importantes). Los periodos de desarrollo y la duración de la vida de los *Niphargus* son 5-10 veces más largos que los de otros anfípodos que colonizan las aguas superficiales; también en las planarias, insectos y otros animales cavernícolas se observan ciclos biológicos lentos y gran longevidad.

Estas características, junto con las de la reproducción, convierten a los animales cavernícolas en estrategias K extremos. En efecto, en la fauna hipógea, un nivel metabólico bajo viene acompañado de la reducción del tamaño de la puesta (el número de huevos que ponen corresponde a 1/5 y hasta 1/10 con respecto de las formas epigeas). Además, los ciclos biológicos son relativamente simplificados: algunos coleópteros (*Speonomus*) producen en cada puesta un solo huevo, muy grande, del que eclosiona una larva inmóvil que no se alimenta y que desde el punto de vista funcional no difiere mucho de la pupa en la que posteriormente se transformaría. Otras características ambientales a las que la fauna hipógea está bien adaptada son el nivel de humedad muy alto (100 por ciento, o poco menos), la temperatura estable (que corresponde al promedio anual de la temperatura externa) y la ausencia de luz.

La vida subterránea moldea, también de manera característica, la propia estructura de los animales. La depigmentación implica un ahorro energético en un ambiente en donde no es necesario ni el mimetismo ni la protección de las radiaciones luminosas. Añádase a ello la tendencia a la reducción y hasta desaparición de los ojos (anoftalmia). El cuerpo y sus apéndices (sedas, patas, antenas) tienden a alargarse en relación con su función táctil, y las alas tienden a desaparecer. El inicio de todas estas modificaciones se encuentra ya en la etapa embrionaria, de acuerdo con el principio darwiniano de compensación material. En efecto, las distintas partes del embrión compiten entre sí para explotar la energía disponible para su desarrollo, y esta competencia es especialmente intensa en un medio ambiente pobre, como es el subterráneo.<sup>16,961</sup>

En las cuevas, las cadenas alimenticias son muy cortas, ya que están integradas por el conjunto detritos + bacterias + hongos, explotado por el conjunto detritívoros + bacteriófagos + micetófagos (protozoarios, nematodos, oligoquetos, crustáceos); estos últimos, a su vez, son explotados por los carnívoros (otros crustáceos, coleópteros, miriápodos, arácnidos). Algunos cavernícolas (ortópteros, tricópteros, murciélagos y ciertas aves) abandonan la cueva durante la noche para alimentarse en

el ambiente externo. Otras especies, al alcanzar el ambiente de cueva, cambian su régimen alimenticio. Por ejemplo, el gasterópodo *Oxychilus cellarius* en el ambiente epigeo se alimenta normalmente de hojas muertas, mientras en las grutas (también gracias a la enzima quirinasa que segrega) explota restos de artrópodos y hasta mariposas vivas.

Desde el punto de vista de su adaptación a la vida cavernícola, podemos distinguir cuatro clases de animales:

*Trogloxenos* (*trógle* = cueva, *xénos* = extranjero). Algunos quilópodos, coleópteros, alacranes, arañas, ranas, sapos, pequeños mamíferos, por ejemplo, ocupan las cuevas accidental o temporalmente.

*Troglófilos* (*filéo* = yo quiero). Incluyen mosquitos, lepidópteros, murciélagos y otros animales que ocupan las cuevas solamente durante el día, o en la temporada fría (*subtroglófilos*), o bien viven de preferencia en el ambiente hipógeo, pero pueden vivir y reproducirse también en el ambiente externo. Sus adaptaciones a la vida subterránea pueden ser evidentes, pero no muy pronunciadas (*eutroglófilos*). Se conocen ejemplos entre los colémbolos, ortópteros, coleópteros, diplópodos, isópodos y arañas.

*Troglobios* (que viven en las cuevas). Viven y se reproducen exclusivamente en el ambiente hipógeo. Normalmente son ciegos, desprovistos de pigmentos cutáneos y sus apéndices son alargados. Por ejemplo, podemos mencionar algunos coleópteros, sobre todo catópodos y carábidos: *Niphargus* (crustáceos), *Proteus* (anfibios), *Amblyopsis* (peces). (Forestiero y Sbordoni, 1978.)

Se calcula que en todo el mundo los organismos troglobios alcanzan un total de 7000 especies, y que los troglófilos son más que el doble. Los vertebrados subterráneos son cerca de 40. El mundo subterráneo es, al mismo tiempo, un medio conservativo pues ahí se encuentran formas que en otros ambientes ya han desaparecido, pero al mismo tiempo es también un hábitat adecuado para la evolución de formas nuevas y endémicas.

En lo que se refiere a la distribución geográfica de los animales de las cuevas, cabe distinguir entre cavernícolas acuáticos, troglófilos terrestres y troglobios terrestres.

**Cavernícolas acuáticos.** Se encuentran en todo el mundo, con la excepción de las regiones más septentrionales del planeta. El género *Niphargus* por ejemplo, está presente en toda Europa (no en la Península Ibérica); sin embargo, no rebasa hacia el norte el límite de la glaciación de Riss (véase



fig. 7.16). Ésta y otras distribuciones similares sugieren un efecto destructor de las glaciaciones. Las áreas de distribución de las especies cavernícolas acuáticas son más extensas que las de los troglóbios terrestres, debido posiblemente a su mayor poder de dispersión en el retículo hídrico subterráneo. En contados casos, estas especies han evolucionado a partir de ancestros lacustres o fluviales (las planarias, los crustáceos sincáridos, freatocídeos, astácidos) y algunos peces (ciprínidos). Sin embargo, es notable que la mayoría de los cavernícolas acuáticos procedan de ancestros marinos. Es el caso de ciertos foraminíferos, nematodos (*Desmoscolex*), anélidos (*Marifugia*), moluscos (*Lartetia*), crustáceos (muchos grupos distintos), peces (brotulidos). En ocasiones, algunos se encuentran también en aguas salobres, y muchos son resistentes al agua salada. Añádase el hecho de que la distribución de muchos de estos animales corresponde a la de antiguos mares, en los que muy posiblemente tuvieron su origen. En su evolución el medio intersticial habría jugado un papel importante, en donde se dan todas las condiciones intermedias entre agua salada y dulce, luz y oscuridad, estacionalidad y ambiente subterráneo estable.

**Troglófilos terrestres.** Toda la fauna cavernícola terrestre de las regiones tropicales cabe en esta categoría. En los trópicos, por lo tanto, las adaptaciones a la vida subterránea no resultan de un proceso evolutivo muy avanzado, a pesar de que las especies cavernícolas son abundantes. Los troglófilos terrestres faltan en las regiones peripolares, pero están bien representados en las templadas, en donde algunos grupos, como los Blattoidea (cucarachas) y Grylloidea, son casi siempre de origen tropical.

**Troglóbios terrestres.** Son casi exclusivos de algunas áreas de las regiones templadas (Mediterráneo, Japón, este de Estados Unidos, parte de México, Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda). Los organismos más especializados se encuentran en el hemisferio boreal, en donde no rebasan hacia el norte las latitudes de Inglaterra y Bélgica. Por ello, las glaciaciones cuaternarias explican sólo parcialmente su distribución: podemos suponer que una parte de la fauna terrestre de los grandes bosques del Terciario haya sobrevivido a los cambios climáticos que afectaron a las regiones templadas, refugiándose en el ambiente hipogeo. De esta fauna "precavernícola" habrían evolucionado los troglóbios terrestres actuales.<sup>[362], [538]</sup> La ausencia de estos

animales en la franja tropical puede explicarse tomando en cuenta que la tasa de humedad, muy alta en esas zonas, permite un intercambio más intenso entre la fauna cavernícola (higrófila) con la del ambiente externo, que es igualmente higrófila. La falta de aislamiento entre los dos tipos de hábitat justificaría la menor diferenciación de los animales cavernícolas.

En las cuevas secas ("fósiles", es decir, ya no activas) no hay fauna. Desde el punto de vista ecológico, todas las demás pueden clasificarse como sigue.

**Cuevas oligotróficas:** El recurso alimenticio es escaso y la temperatura suele ser baja. La fauna es rica en especies troglóbias; sin embargo, sus efectivos son muy escasos. Con frecuencia la biodiversidad es francamente alta.

**Cuevas eutróficas:** En general son tropicales, su temperatura es elevada y contienen grandes cantidades de murciélaguina. Con frecuencia se encuentra una fauna cavernícola abundante, pero representada por pocas especies.

**Cuevas distróficas:** Tienen cantidades importantes de detritos vegetales. Las especies animales pueden ser muchas, pero el índice de diversidad es inferior al de las cuevas oligotróficas.

**Cuevas mesotróficas:** Abundan en las regiones tropicales, y sus características son intermedias entre las dos anteriores.

**Cuevas poiquilotróficas:** Son comunes en los trópicos; de gran tamaño, presentan tramos con condiciones tróficas distintas. Pueden contener muchas especies y, en particular, muchos troglóbios.

Con respecto a las características tróficas de una cueva, es interesante evaluar el nivel de especialización de su fauna, utilizando la fórmula:

$$I = N_1/N_1 + N_2$$

donde  $N_1$  es el número de las especies troglóbias y  $N_2$  el de las troglófilas.<sup>[474]</sup>

Algunos autores consideran las cuevas (sobre todo, las oligotróficas) como si fueran islas biológicas, y aplican al análisis de su fauna la teoría insular de MacArthur y Wilson, suponiendo una relación entre el número de especies endémicas de una gruta, su extensión y su nivel de aislamiento.<sup>[549]</sup> En ciertos aspectos, esto es posible; de hecho, pueden evaluarse parámetros tales como la

antigüedad de una cueva, su tamaño, nivel de aislamiento, cantidad de recursos, tasa de *inbreeding*, porcentaje de "fósiles vivientes" y formas endémicas. Sin embargo, el mayor interés de los datos de la bioespeleología tiene que ver con las síntesis paleogeográficas. Según Jeannel,<sup>[275]</sup> los fósiles vivientes de las cuevas pueden suministrar datos acerca de la historia geológica, al igual que los yacimientos fósiles. Con "fósil viviente" el autor indica una forma animal —especie o género— que ha permanecido sin cambios durante muchos millones de años.<sup>14</sup>

Es cierto que algunos fósiles demuestran la antigua cercanía en el espacio de los territorios que formaron la Gondwana (véase pp. 225-226) y la Laurasia; sin embargo, también son prueba de algunas faunas cavernícolas que todavía sobreviven. Recordaremos los grillos Phalangopsinae (África Oriental-Indomalasia), los isópodos Phreatoicidae (Australia, Nueva Zelanda, India, Sudáfrica). El ortóptero *Hadenoecus* de las cuevas de América del Norte pertenece a una línea filética, integrada también por *Dolichopoda*, del área mediterránea, así como ocurren relaciones filéticas estrictas entre los anfibios *Proteus* de las cuevas de Eslovenia y los *Necturus* americanos. Algunas especies demuestran las relaciones entre la fauna estadounidense y la japonesa, como el crustáceo *Asellus vandeli* y el coleóptero *Pseudanophtalmus*

(Estados Unidos) y los taxones japoneses afines *Asellus miurai* y *Kurasawatrechus*.

Ortos ejemplos interesantes atestiguan las antiguas relaciones geológicas entre el sur de Francia, parte de la Península Ibérica y el sistema Cerdeña-Córcega, más unas partes de Calabria (véase fig. 7.10).

El análisis biogeográfico de la fauna subterránea, además, puede suministrar una información que está en contraste con la que procede de la fauna epigea. De hecho, en el primer caso tienen un papel de mayor importancia los factores históricos (paleogeográficos y paleoclimáticos), mientras que en el segundo sobresalen los factores actuales, ecológicos. Por ejemplo, en Italia la distribución de los coleópteros carábidos epigeos corresponde a la subdivisión del territorio en dos distritos: Italia continental + peninsular, e insular (Sicilia, Cerdeña, Córcega e islas menores), de acuerdo con los factores ecológicos vigentes en la actualidad. Al contrario, la distribución de los carábidos cavernícolas indica la presencia de cuatro distritos: Alpes centro-orientales, Alpes occidentales + Apenninos, Apulia, Sicilia. Es evidente que se trata de las herencias faunísticas de otras tantas tierras que en épocas pasadas emergían de los mares del Cenozoico.<sup>[504]</sup> En conclusión, el estudio de la fauna hipogea suministra una información muy valiosa acerca del cuadro biogeográfico general.

<sup>14</sup> En la actualidad se prefiere utilizar la expresión "fósil viviente" para indicar una especie de área muy restringida, que es el remanente de un taxón más ampliamente representado y difundido en épocas pasadas.

# LA VIDA EN EL TIEMPO Y EL ESPACIO

“Hay muchas maneras de llegar a América del Sur. Hace millones de años, extrañas criaturas llegaron a puerto en las lentas derivas de los mares primigenios. Entre ellos había peces muy singulares con escudo óseo externo, y cuyos descendientes saltan hoy de un estanque a otro en los bosques tropicales.”<sup>[41]</sup> Con estas palabras William Beebe daba inicio hace más de 50 años al relato de su más fascinante aventura de naturalista, la larga estancia en el recinto de Rancho Grande, en la misma selva de neblina que cubre la vertiente sur de la cordillera de la costa venezolana. El problema fundamental de la biogeografía histórica se desprende con toda claridad de aquel magistral *incipit*: todo análisis biogeográfico histórico, o mejor dicho, histórico-causal, pretende estudiar los *procesos* que han determinado a lo largo del tiempo aquella variedad de *patrones* de distribución de los seres vivos que hoy observamos. Sin embargo, ello implica una premisa que queda vigente para cada una de las corrientes del pensamiento biogeográfico que al día de hoy se debaten, y a veces se enfrentan, tanto sobre cuestiones teóricas y metodológicas como de temas concretos y puntuales. Queremos aludir a lo que estudiamos en los capítulos anteriores acerca de la naturaleza de las áreas de distribución, pero sobre todo a las relaciones que se dan, en el curso del tiempo, entre las manifestaciones sucesivas de un área de distribución y de las áreas de distribución que de ella derivan. En el marco de tales relaciones, los factores *casuales* se unen e integran con un componente de *causalidad*, cuya importancia puede ser muy variable, pero que nunca falta y nunca es irrelevante. De ahí se desprende, de manera casi inmediata, un principio básico: la historia de la vida y la del soporte físico donde se desarrolla, y con el cual interactúa la superficie de la Tierra, están relaciona-

das entre sí por nexos inseparables. Por su parte, la historia de la Tierra será marcada por una serie de acontecimientos (geográficos, geológicos, climáticos) que no es erróneo calificar de evolutiva. De ahí pues que, a pesar de todo mariz que quisiéramos introducir, hoy en día nadie puede negar que la evolución de la Tierra y la evolución orgánica se entrelazan en una historia única, hecha de contingencias pero al mismo tiempo de influencias y constricciones mutuas. Léon Croizat escribía que *“flesh and rocks evolve together”* [la carne y las rocas evolucionan juntas]. En un tiempo mucho más reciente, y en un contexto muy diferente, la biosfera ha sido llamada, con intento algo provocador, “una extraña roca”.<sup>[456]</sup>

De las consideraciones que acabamos de resumir se justifican las relaciones, a menudo difíciles pero siempre imprescindibles, entre el biogeógrafo, el geógrafo físico y el paleontólogo. Independientemente del enfoque teórico y metodológico que adoptemos, la investigación biogeográfico-histórica pretende formular hipótesis acerca de las causas y los procesos que a lo largo del tiempo produjeron cierto poblamiento en cierta área geográfica. Tales hipótesis *pueden* —y, de acuerdo con las ideas que hoy predominan en el pensamiento biogeográfico, *deben*— formularse de manera totalmente independiente con respecto a toda información previa acerca de la historia geográfica, geológica, climática y hasta paleontológica de las áreas consideradas. Es patente que lo anterior no significa que el biogeógrafo tiene que pasar por alto el conjunto de las informaciones que tales ciencias le otorgan; sin embargo, todo ello debe tomarse en cuenta *a posteriori*, es decir, debe utilizarse como herramienta para una comparación dialéctica de las hipótesis y de los resultados que se desprenden de manera

autónoma del análisis biogeográfico. Es éste el punto de partida en el que haremos hincapié al describir, en las páginas siguientes, al menos algunas de las etapas fundamentales de la historia de la vida y la de la superficie de la Tierra en donde esta misma vida se ha desarrollado, tal como la reconstruyen hoy la paleogeografía y la paleontología. Estas

ciencias, como es evidente, desempeñan un papel de importancia mayor; sin embargo, no consideramos inútil subrayar que el nivel de madurez que hoy alcanza la biogeografía hace que la comparación dialéctica con tales ciencias pueda hacerse desde unas posiciones que ya no son de subordinación, sino de paridad.

## 7.1 Elementos de historia de la Tierra

Según calculan los astrofísicos, el Sol se hace cada vez más luminoso, a tal punto que dentro de cerca de 1 000 millones de años la vida sobre la faz de la Tierra será imposible. Esta afirmación podría parecer curiosa, puesto que cada segundo el Sol transforma en energía cuatro millones de toneladas de materia. Una pequeña parte de esta energía llega a la Tierra en forma de luz, calor, rayos infrarrojos y ultravioletas. Sin embargo, en lugar de enfriarse, el Sol emite cada vez más energía debido a las reacciones nucleares que ocurren en su interior.

Hace aproximadamente 3 500 millones de años, cuando surgió la vida sobre la Tierra, el Sol emitía aproximadamente las tres cuartas partes de la energía que emite ahora. Si de repente el Sol volviera a ser lo que era en aquel entonces, nuestro planeta se cubriría con una enorme capa de hielo y nieves. Por otra parte, sabemos que desde los comienzos de la vida la estabilidad climática de la Tierra era sorprendente. Al fin y al cabo, incluso las glaciaciones representan un disturbio modesto y efímero, que afectó una fracción bastante limitada de la superficie terrestre. Desde que la vida existe, la temperatura media de la Tierra —a escala global— siempre se ha mantenido entre los 10 y los 20°C.

En los primeros años de la década de 1970 Carl Sagan y otros científicos se dieron cuenta de esta paradoja; a saber, del hecho de que, a pesar del incremento de la irradiación por parte del Sol, la temperatura de la Tierra permanece más o menos estable. Se hizo patente que tan sólo un mayor "efecto invernadero" habría podido impedir, hace algunos miles de millones de años, un menor aporte de energía solar en aquellas épocas. El efecto invernadero se debe sobre todo a la presencia de CO<sub>2</sub> en la atmósfera. Este gas tiene la propiedad de retener el calor de los rayos infrarrojos, impidiendo su dispersión en el espacio. Si la atmósfera no contuviera 0.03 por ciento de CO<sub>2</sub> que caracteriza su composición, no se daría el efecto inver-

nadero y la temperatura sería de -20°C en toda la Tierra. Nuestro planeta sería una esfera helada, estable y muerta. Sabemos que actualmente la tasa de CO<sub>2</sub> en la atmósfera es menor que hace 3 000 millones de años; esta continua disminución es el factor que contrarresta el aumento de la irradiación solar. (Como bien se sabe, en las últimas décadas el peligro de un aumento del efecto invernadero es real debido a la quema de las selvas y al uso masivo de combustibles por el hombre; sin embargo, este tema no viene al caso en el que ahora nos ocupa.)

El químico inglés J. Lovelock<sup>[319]</sup> intentó imaginar qué pasaría si la Tierra se quedara sin ninguna forma de vida. En esta situación, para captar el ácido carbónico de las emisiones volcánicas no existirían las plantas, ni tampoco las microscópicas algas calcáreas del plancton (principalmente los cocolitofóridos) que hoy abundan en los océanos. Estas algas secuestran, por decirlo así, el ácido carbónico, formando carbonato de calcio, cuyo destino final son los fondos marinos. La desaparición de la vida provocaría, por lo tanto, un fuerte aumento del efecto invernadero, que a su vez haría que la temperatura media subiera a cerca de 100°C. Los mares se evaporarían, causando enormes huracanes también en los estratos altos de la atmósfera, en donde las tormentas eléctricas provocarían la ruptura de las moléculas de agua. Los átomos de oxígeno libre se combinarían con el nitrógeno en forma de óxidos, que a su vez en presencia de agua darían lugar a la formación de ácidos. Todo ello desencadenaría un verdadero diluvio de lluvias mucho más ácidas que las actuales. Al entrar en contacto con las rocas calcáreas, el ácido liberaría más CO<sub>2</sub> que iría a sumarse a la cantidad ya presente en la atmósfera. En ese punto, el efecto invernadero llegaría a ser realmente terrible y la temperatura subiría hasta los 300°C. La atmósfera terrestre llegaría así a su equilibrio químico, por estar formada de 99 por ciento de CO<sub>2</sub> más algo de argón. En esta situación se encuentra la atmósfera

de Venus, el planeta más cercano al nuestro. La vida, tal como la conocemos, sería imposible, debido tanto a las temperaturas demasiado elevadas como a la ausencia de oxígeno.

Lovelock llegó a la conclusión de que la existencia de la vida es indispensable para la regulación del clima. Antes se había sostenido que la vida sobre la Tierra existe gracias a la presencia de un clima favorable, pero lo novedoso de la idea de Lovelock es que también es cierto que el clima de la Tierra es favorable a los seres vivos, debido justamente a la presencia de la vida. De acuerdo con este enfoque, la biosfera, es decir, el conjunto de todos los seres vivos, conformaría una entidad superorganísmica, capaz de regular el clima y aun la propia composición del aire en función de sus necesidades. El mismo Lovelock llamó el conjunto inseparable vida-Tierra con el término Gaia, extraído de la versión poética del nombre griego de la Tierra (*gé*, de donde el prefijo geo).

Entre los científicos, la hipótesis de la Gaia desató desde el principio una gran polémica, y al día de hoy la mayoría de los ecólogos la aceptan sólo parcialmente. Por ejemplo, de acuerdo con Kasting *et al.*,<sup>[281]</sup> esta hipótesis puede explicar solamente 20 por ciento del ciclo del ácido carbónico y, por ende, de la estabilidad del clima de la Tierra. Estos autores supusieron que las peculiaridades del ciclo geoquímico de los carbonatos y de los silicatos son esenciales para el equilibrio climático y atmosférico de nuestro planeta. De acuerdo con su teoría, el CO<sub>2</sub> de origen volcánico, antes o después, se integraría al agua de las lluvias que cae sobre las rocas que contienen silicatos de calcio. Se formarían así iones carbonato y iones calcio que se escurrirían hacia los mares, donde terminarían acumulándose. Cuando su concentración en el agua rebasara cierta masa crítica, entonces se depositaría un lodo formado de carbonato de calcio. Esto, por lo menos, sería lo que ocurría hace 1 000 millones de años, cuando faltaban los microorganismos marinos provistos de envoltura calcárea. Actualmente, estos microorganismos —en su mayoría planctónicos— no hacen sino facilitar el depósito del calcio en el fondo del mar. Sea como sea, tras decenas de millones de años, este material de los fondos oceánicos termina bajo la corteza del globo terrestre debido a un lento proceso de subducción. De esta manera, vuelven a formarse las rocas de silicato de calcio, y la gran cantidad de CO<sub>2</sub> que se produce vuelve a liberarse en la atmósfera debido a los fenómenos volcánicos, cerrándose así el ciclo.

De lo antes expuesto, lo que realmente importa es que este ciclo de los carbonatos-silicatos se autorregula. Supongamos que nuestro planeta sufriera un aumento de la temperatura, debido, por ejemplo, a un incremento de la irradiación solar. En ese caso, los océanos más calientes suministrarían una mayor cantidad de vapor a la atmósfera. En consecuencia, el aumento de las lluvias provocaría que llegara una mayor cantidad de CO<sub>2</sub> a la superficie de las tierras y de los mares. La atmósfera se empobrecería de este gas y se enfriaría, contrastando el aumento de la temperatura del planeta. Por otra parte, si el enfriamiento resultara excesivo, ocurriría una serie de fenómenos opuestos: la menor evaporación de los mares permitiría el aumento de la tasa de CO<sub>2</sub>, puesto que este gas continuaría saliendo de las profundidades de la Tierra. A largo plazo se restablecería la temperatura normal de nuestro planeta.

En toda esta teoría falta un modelo adecuado para explicar los posibles efectos de la nubosidad; por ello, otros científicos han supuesto la presencia de mecanismos de retroacción (*feedback*), que se habrían originado conjuntamente con los fenómenos que acompañaron el nacimiento de la Tierra.

Cualquiera que sea el mecanismo que ha promovido un clima favorable al desarrollo de la vida, lo cierto es que no durará para siempre. Sin embargo, muchos científicos piensan que podría seguir funcionando unos 1 000 millones de años más. Al final, la Tierra terminará siendo un planeta muerto, sin agua y con una atmósfera candente como la de Venus. Pero, mientras tanto, volvamos a lo que se sabe sobre el pasado.

### Adeano

Nuestro planeta se formó hace alrededor de 4 800 millones de años. Durante más de 500 millones de años se halló en condiciones de fuerte inestabilidad y de temperatura muy alta. Estas condiciones eran totalmente incompatibles con la presencia de cualquier forma de vida, y se prolongaron hasta hace casi 4 000 millones años, caracterizando el primero de los grandes periodos (eones, palabra de origen griego que significa edades) en los que ha sido dividida la historia de la Tierra: el Adeano.

### Arcaico

Este segundo eón cubre el intervalo de 4 a 2.5 millones de años atrás. Sus comienzos coinciden con la etapa en que la Tierra alcanzó su estructura básica definitiva, o sea, núcleo, manto y corteza. Al-

gunos autores subdividen este eón en Arcaico inferior, medio y superior. Durante el Arcaico es cuando empiezan a formarse los primeros cratones, es decir, las primeras masas continentales rígidas, los continentes primitivos. Las primeras huellas de vida se han encontrado en algunas rocas de África del Sur y de Australia occidental, que se remontan a 3 500 millones de años atrás. Se trata de estromatolitos, unas estructuras sedimentarias de origen orgánico, finamente lameladas, que se produjeron sobre todo por la actividad de cianobacterias y otras microestructuras fósiles. Estos organismos ya eran fotosintéticos, y enriquecieron de oxígeno la atmósfera. De hecho, se calcula que hace 2 000 millones de años el contenido de oxígeno de la atmósfera era cerca de uno por ciento del actual. Por encima de este valor, la raso de oxígeno (O<sub>2</sub>) es suficiente para que se forme el ozono (O<sub>3</sub>), el gas que detiene los peligrosos rayos ultravioleta procedentes del Sol. Sin embargo, los microfósiles del Arcaico son escasos y a veces dudosos.

**Proterozoico**

Va desde hace 2 500 hasta más de 500 millones de años. De este eón han quedado rocas sedimentarias bastante bien conservadas como para permitir un verdadero estudio estratigráfico. Fue posible, así, subdividir este eón en dos eras geológicas (Rifeico y Sírico) o, según otros autores, en tres o más. Los fósiles del Proterozoico son más abundantes y mejor preservados que los del eón anterior —se conocen cerca de un centenar de géneros—. Los estromatolitos son abundantes, así como otros microfósiles redondeados o filamentosos. Alrededor de 1 400 millones de años atrás aparecieron los aeritarquios, que se encuentran entre los primeros organismos unicelulares, de células relativamente grandes (30 μm y más; algunos de ellos rebasan los 0.5 mm). Esto significa que se trataba de organismos provistos de un núcleo definido (eucariotas). Subsecuentemente, hace unos 700 millones de años aparecieron los primeros organismos vegetales que conocemos; medían hasta 2 cm de diámetro. Cerca de 100 millones de años más tarde aparecieron los primeros animales pluricelulares, llamados *fauna ediacarana* por el lugar donde se hallaron —Australia—; algunos parecen pequeñas medusas aplanadas, otros tienen el aspecto de artrópodos.<sup>[106]</sup>

**Fanerozoico**

Los restos fósiles de este eón son los más abundantes y evidentes (*phanerós* = visible, patente). De

acuerdo con distintas interpretaciones, sus comienzos se remontan a 570-540 millones de años atrás. Se subdivide en tres eras:

- Paleozoico (o Primario), conocido también como era de los peces y anfibios.
- Mesozoico (o Secundario), llamado también era de los reptiles.
- Cenozoico (o Terciario), igualmente conocido como era de los mamíferos.

El Cuaternario, que comprende los últimos 1.6 millones de años del Cenozoico, a veces se indica como “era del hombre” (cuadro 7.1).

Otra subdivisión, paralela pero alternativa a la anterior, se fundamenta en la paleobotánica, y resulta ser la siguiente:<sup>[385]</sup>

- Paleofítico, en el que predominan las pteridofitas.
- Mesofítico, en el que son predominantes las gimnospermas.
- Cenofítico, en el que predominan las angiospermas.

Cada era está dividida en *periodos*, y éstos a su vez en *épocas*. El primer periodo del Paleozoico, llamado Cámbrico, se caracteriza por la primera gran “explosión” de formas fósiles, muchas de ellas de gran tamaño.<sup>[224], [287]</sup>

En los antiguos manuales, se consideraba que la historia de la vida sobre la Tierra se habría iniciado precisamente en el Cámbrico, y todo lo que fuera anterior se calificaba genéricamente de Precámbrico.

**La dinámica de las tierras firmes**

Ya en 1912 el meteorólogo alemán A. Wegener dio a conocer su teoría —conocida como teoría de la deriva continental— que señala que la posición de los continentes no es fija, sino que las masas continentales se desplazan lentamente sobre la superficie de la Tierra.

Este enfoque no encontró mucho eco en los medios científicos oficiales, y en particular entre los geólogos, hasta 1960, cuando las modernas técnicas de análisis demostraron de manera definitiva el valor general de la teoría. En la actualidad sabemos que, en realidad, lo que se desplaza no son ciertamente los bloques continentales, sino 14 *placas* rígidas como se ilustra en la figura 7.1. Actualmente, por ejemplo, la placa eurasiática y la noreamericana se alejan entre sí unos cinco centímetros al año. El estudio de todos estos temas

**Cuadro 7.1**

Eón	Era	Periodo	Myr inicio	Eventos	
F A N E R O Z O I C O	Cuaternario	Holoceno	0.01	Último posglacial	
		Pleistoceno	1.6	Glaciaciones	
	Cenozoico	Plioceno	5	Formación de la Península Italiana	
		Mioceno	23	Crisis de salinidad en el Mediterráneo	
		Oligoceno	36	Orogénesis alpina	
		Eoceno	53	Enfriamiento gradual	
		Paleoceno	65	Desarrollo de los mamíferos	
		Mesozoico	Cretácico	135	Desarrollo de los angiospermas
			Jurásico	205	Primeras aves
			Triásico	250	Clima cálido seco
Pérmico	290		Desarrollo de los reptiles y cicadofitas		
Paleozoico	Carbonífero	355	Selva cálida-húmeda. Anfibios		
	Devónico	410	Primeros insectos y peces		
	Silúrico	438	Primeros organismos terrestres		
	Ordovícico	510	Vertebrados agnatos		
	Cámbrico	570	Explosión de formas vivientes		
	PROTEROZOICO		2 500	Primeros eucariotas	
ARCAICO		4 000	Primeros rastros de vida		
ADEANO		4 800	Nacimiento de la Tierra		
GAMOWIANO		15 000	Formación de los cuerpos celestes		
PLANCKIANO		15 000	Big Bang		

forma parte de uno de los capítulos más importantes de la geología: la tectónica de placas.<sup>1</sup>

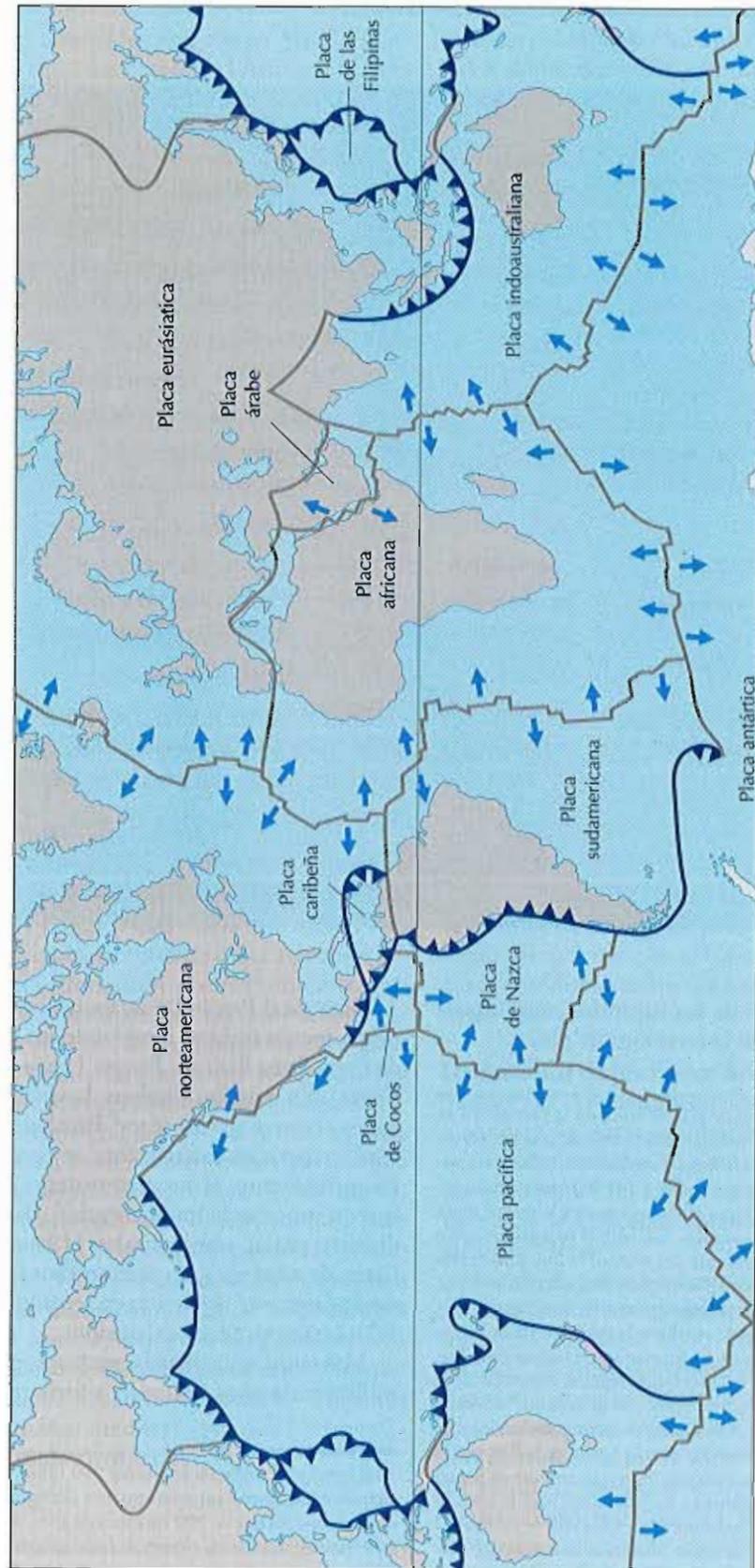
<sup>1</sup> Según la teoría del ciclo de J.T. Wilson, en la historia de la Tierra los continentes se habrían unido más de una vez en un solo supercontinente, para luego fragmentarse y otra vez reunirse, cíclicamente. Ello se debería a que la corteza continental conduce el calor con una eficiencia que es la mitad de la que se da en la corteza oceánica. Así, bajo el supercontinente se acumularía calor procedente del manto, lo que provocaría que, unos 100 millones de años después de formarse, aquél se encorvara hacia arriba hasta fragmentarse en continentes menores. Según otros autores, también la rotación de la Tierra intervendría en ese proceso. Se formarían así los océanos “internos”, como el Atlántico, cuyo fondo seguiría expandiéndose durante casi 200 millones de años. Así el océano “externo” —el Pacífico— se reduce. Los fondos más antiguos son los más alejados de la dorsal oceánica y, por lo tanto, se hallan en los márgenes de los océanos internos. Progresivamente se hacen más fríos y pesados, y terminan hundiéndose bajo la corteza continental colindante (subducción). Con ello se contrae el fondo oceánico y, por lo tanto, se invierte la dirección del movimiento de los continentes, que vuelven a acercarse entre sí.

Durante el Precámbrico, los continentes estaban más o menos unidos, integrando un bloque único de tierra firme llamado Pangea I (*pan* = todo; *gé* = Tierra). En aquellos tiempos, la vida se desarrollaba en el único gran océano Panthalassia (de *thálassa* = mar); no existían formas de vida terrestre. Posteriormente, el supercontinente Pangea I sufrió un proceso de fragmentación, dando origen a distintas placas continentales. Hace unos 500 millones de años un gran océano Protoatlántico, llamado Japético,<sup>2</sup> orientado en sentido NO-SE (fig. 7.2), estaba en plena expansión.

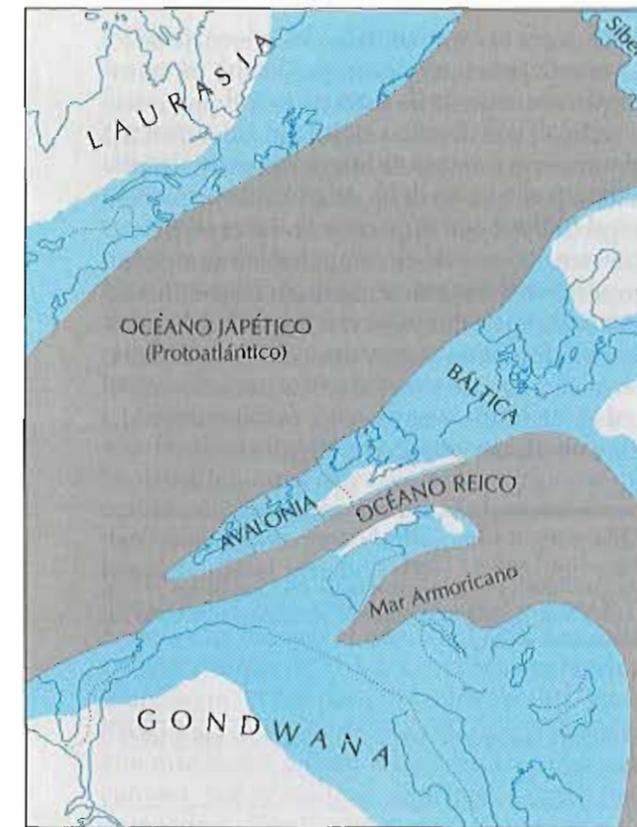
Más tarde, se invirtió la tendencia y, al pasar 100 millones de años, empezó a formarse un nuevo

Este proceso terminaría tras otros 200 millones de años, formándose un nuevo supercontinente (Pangea). Todo el ciclo duraría algo menos de 500 millones de años.<sup>[368], [376]</sup>

<sup>2</sup> De Japeto, uno de los titanes de la mitología griega, padre de Atlas.

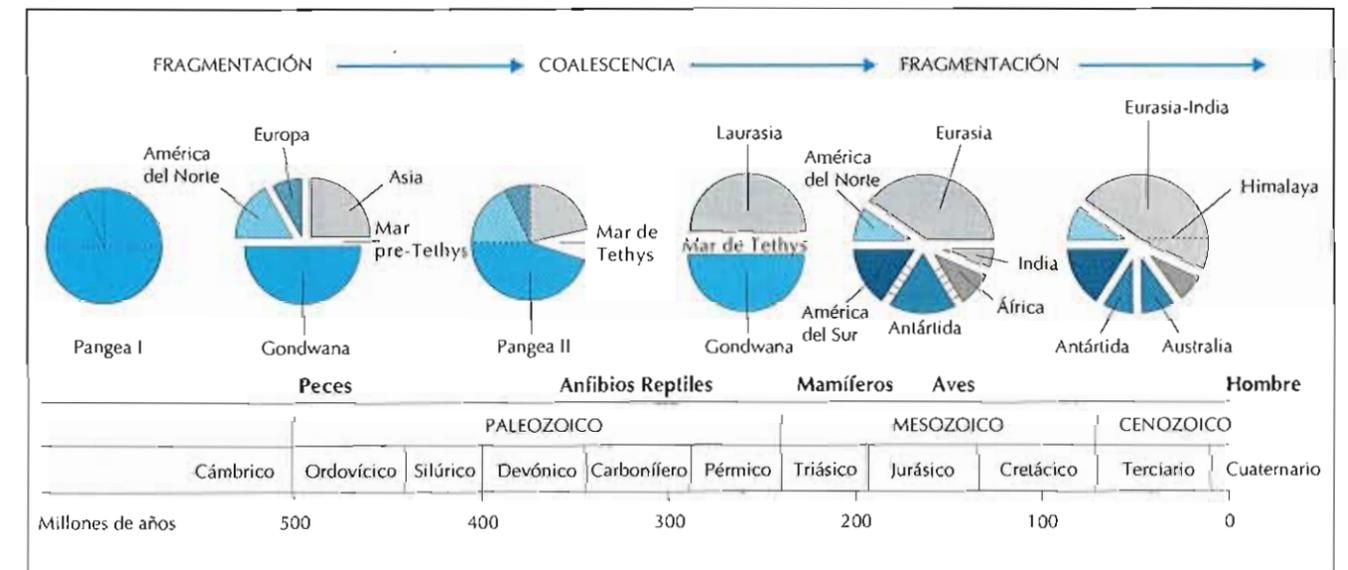


**7.1** Placas de la litosfera y la dirección de su movimiento. Triángulos: zonas de subducción. Flechas: formación de nueva corteza en correspondencia de los dorsales oceánicos en expansión (de S. Raffi y I. Serpagli).



**7.2** Paleogeografía de los océanos Protoatlántico (Japético) y Reico, hace 500 millones de años. Áreas grises: tierras firmes; en azul: mares poco profundos sobre plataformas continentales; en gris oscuro: océanos (de S. Raffi y I. Serpagli).

**7.3** Ciclos de formación y fragmentación de los supercontinentes Pangea I y Pangea II desde el Cámbrico en adelante (modificado de J.W. Valentine y E.M. Moore).



supercontinente: Pangea II (fig. 7.3). Durante el Devónico, al soldarse las márgenes orientales y occidentales del océano Japético, surgió una extensa cordillera (orogénesis Caledoniana), cuyos restos actuales son el relieve de Noruega y Escocia (cuyo nombre antiguo es Caledonia) y, en América del Norte, Terranova y Nueva Escocia.<sup>3</sup> Esta orogénesis ocurrió como consecuencia de la subducción del fondo del océano Japético bajo el granito de la placa norteamericana, que corresponde al continente Laurentia, nombrado así por el río San Lorenzo (fig. 7.4). Todos estos procesos, acarrearón notables consecuencias climáticas y biológicas.<sup>[536]</sup>

- 400 Myr  
Laurentia + Báltica = Laurasia  
(orogénesis Caledoniana)
- 300 Myr  
Laurasia + Gondwana = Pangea II  
(orogénesis Ercínica)

Al desaparecer el océano Japético, las tierras firmes se repartían en dos bloques: el septentrional, surgi-

<sup>3</sup> Laurentia = América del Norte; Báltica = Europa; Laurasia = continente septentrional; Gondwana = continente meridional; relieves caledónicos: montes Apalaches, Terranova, norte de Irlanda, Escocia, Noruega; relieves ercínicos: España, Francia, Bohemia, montes Urales.

do de la unión de Laurentia y Eurasia, llamado *Laurasia*, y el meridional, llamado *Gondwana*. Entre estos dos continentes se hallaba un brazo del antiguo océano Japético: el océano Reico. Éste también terminó cerrándose y, tras 100 millones de años más, en pleno Carbonífero, se terminó el proceso de formación de Pangea II. Ello implicó una nueva orogénesis, la Ercínica,<sup>4</sup> con la formación de una nueva serie de cadenas de montañas, que se extiende desde la región ibérica a Europa Central y a los Urales. Otros levantamientos ocurrieron en la misma época también en Asia central: Manchuria y Australia Oriental.

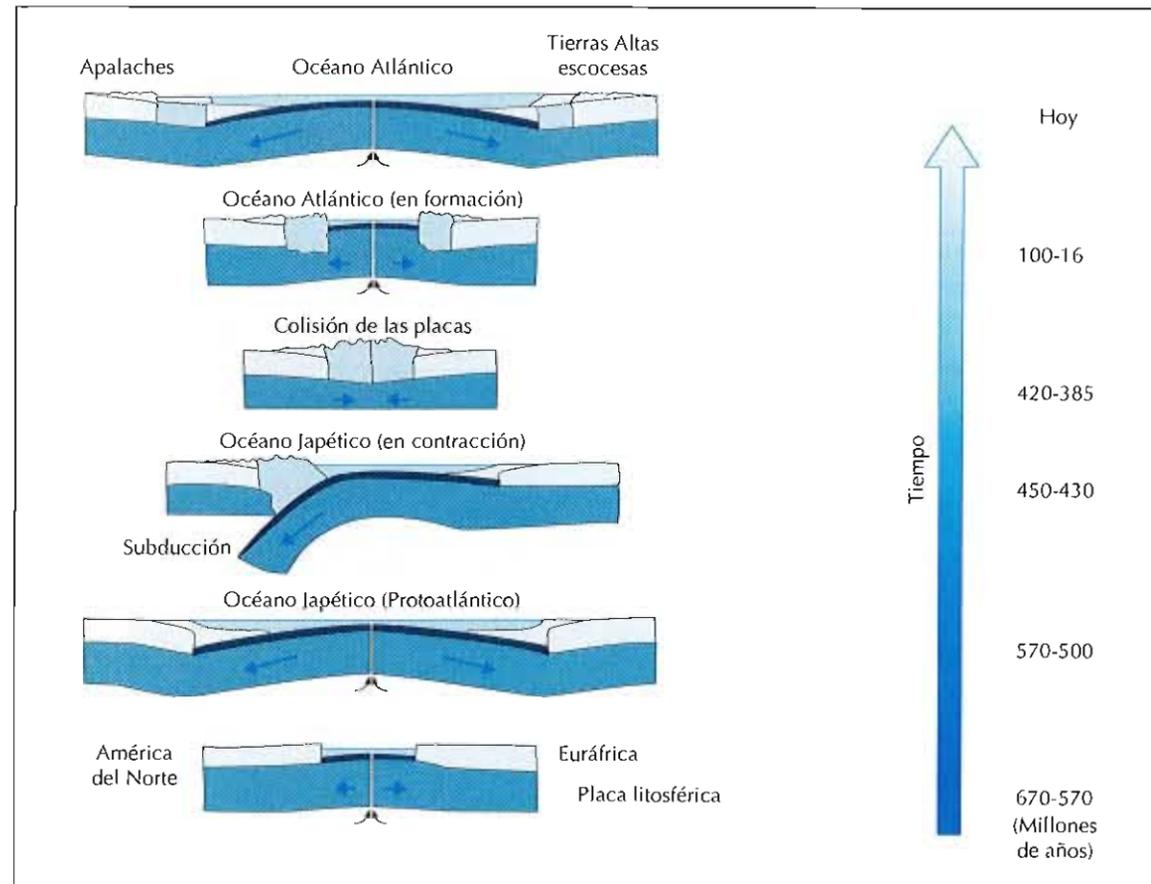
Las masas continentales están rodeadas por los océanos, cuya profundidad alcanza miles de metros; sin embargo, pueden ser invadidas en parte por los llamados *mares epicontinentales*, cuya profundidad a veces no pasa de unas pocas decenas de metros. El Adriático septentrional, el Mar del Norte, el Mar Amarillo y otros más, son ejemplos actua-

les de mares epicontinentales. La presencia de los mares epicontinentales hace que incluso un supercontinente, a pesar de formar un bloque único, en realidad esté dividido en subunidades menores por un cierto número de brazos de mar, poco profundos, pero que no dejan de actuar como barreras biogeográficas con respecto a las biotas terrestres (y, a veces, como vías de comunicación e intercambio entre distintas biotas marinas). Lo anterior explica el hecho de que ya en el transcurso del Carbonífero se formaron cuatro tipos distintos de floras (phytochoria): dos templado-frías (respectivamente, de Gondwana y de Angara), más dos tropicales (Euroamericana y de Cataysia).<sup>5</sup>

<sup>4</sup> Del antiguo nombre —Selva Ercinia— de los actuales Erzgebirge, entre Leipzig y Praga.

<sup>5</sup> Angara, una región ubicada al norte del Lago Baikal, corresponde a la actual Siberia; Catay es el antiguo nombre dado por los europeos a China.

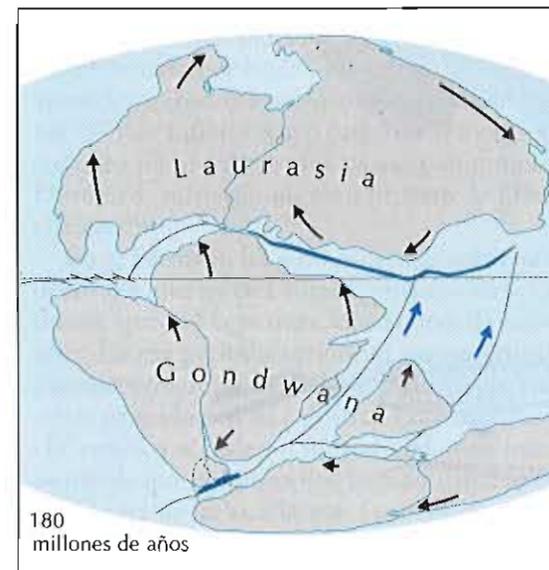
**7.4** De abajo hacia arriba: formación, expansión y desaparición del océano Protoatlántico, y subsiguiente formación y expansión del Océano Atlántico (de S. Raffi y I. Serpagli).



Hacia finales del Carbonífero ocurrieron imponentes fenómenos de glaciación que provocaron la formación de grandes capas de glaciares sobre las tierras firmes; como consecuencia, el nivel de los océanos bajó algunas decenas de metros y se secaron los mares epicontinentales. Al disminuir la superficie total de las masas de agua, se redujo también la evaporación global y, por ello, el clima se hizo más seco. Efectivamente, los dos periodos que siguieron —el Pérmico y el Triásico— están caracterizados por la escasez de las precipitaciones atmosféricas y el paulatino aumento de las temperaturas.

Después del Triásico, Pangea II (o Pangea permotriásico) empezó a fragmentarse en distintos continentes, cuya dispersión es un proceso que continúa todavía hoy. En primer lugar, se formó una fractura, orientada en dirección E-O, que fue ocupada por el mar de Tethys, el antiguo golfo que desde el oriente alcanzaba España y norte de África, o quizás más al oeste (fig. 7.5). Los restos actuales del mar de Tethys son el Mediterráneo, el Mar Negro, el Caspio y el Golfo Pérsico. Hasta hace pocos millones de años (Terciario superior) este mar estaba poblado, también en su fracción europea, por *Borelis* (foraminíferos), *Lingula* (braquiópodos), *Nautilus* (moluscos) y otros animales más, que actualmente han desaparecido del Mediterráneo, sobreviviendo, como reliquias, en el Océano Índico y en los mares del sureste de Asia.

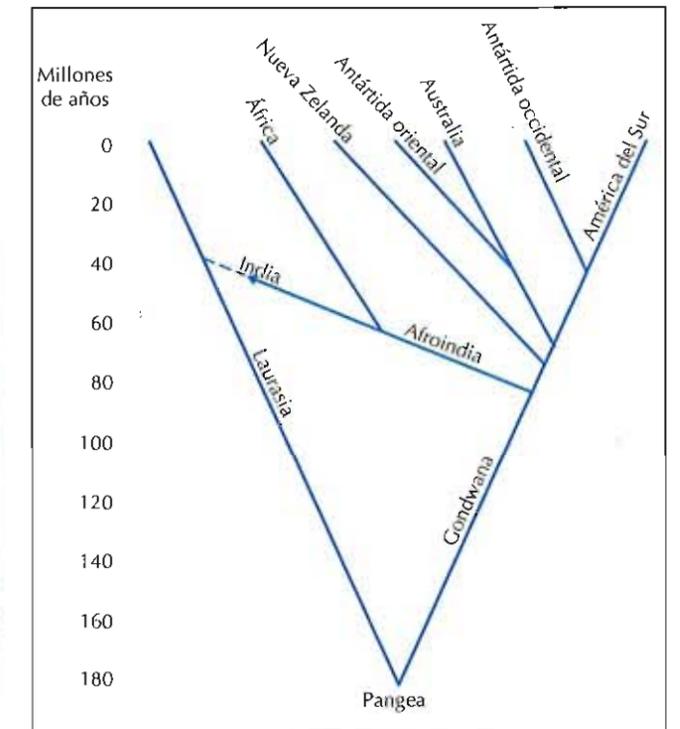
**7.5** Nótese la fosa del Mar de Tethys (entre Gibraltar y Borneo), y la posición todavía austral de lo India, cercana a la Antártida (de R.S. Dietz y J.C. Halden).



Como consecuencia del ensanchamiento del mar de Tethys, en el hemisferio norte volvió a separarse el continente Laurasia —los actuales América del Norte y Eurasia—; en el hemisferio sur se aisló otra vez la Gondwana, integrada por los futuros América del Sur, Antártida, África (que incluía también India, la Península Arábiga y algunas otras tierras más) y Australia. Nótese el hecho de que India pertenecía al bloque austral; de hecho, su colisión con el continente asiático es relativamente reciente, remontándose al Paleoceno (fig. 7.6). El propio nombre del supercontinente, Gondwana, procede de una región de la India.

Durante el Jurásico, hace 180 millones de años, asistimos a la fragmentación de Pangea II. Hay que subrayar que tal fragmentación no ocurrió exactamente como la que afectó a Pangea I. Al separarse el continente americano del bloque oriental, volvió a formarse un océano orientado de norte a sur, cuyos bordes no forzosamente coinciden con los del antiguo océano Japético. Por ejemplo, Noruega, Escocia e Irlanda del Norte, que hace 500 millones de años formaban parte del continente americano (Laurentia), se encuentran hoy

**7.6** Representación cladística (simplificada) de la fragmentación de Pangea (de D. Rosen).



del lado europeo del Atlántico. Por el contrario, Florida, que formó parte de Gondwana, pero que se encontraba al este del océano Japético, actualmente es parte de Estados Unidos.

Es también importante resaltar que muchas micropalacas que actualmente integran Eurasia, pertenecían en aquella época al borde septentrional de Gondwana: Iberia, el Macizo Central francés, Cerdeña y Córcega, Bohemia, Turquía y una parte del sureste de Asia (fig. 7.2).

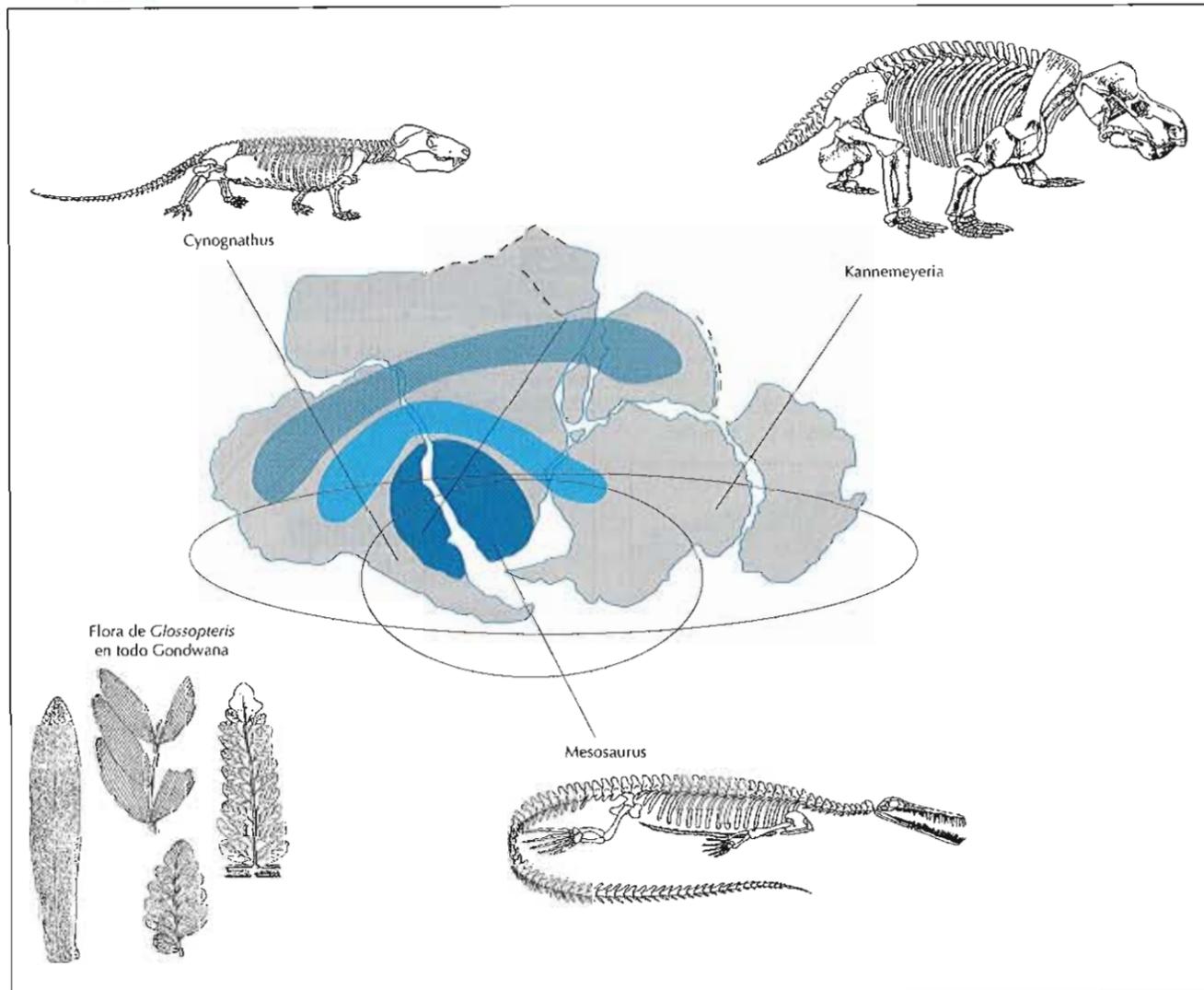
Se conocen muchos restos fósiles que demuestran que existió una Gondwana "mesozoica", cuyas tierras compartían faunas y floras. Por ejemplo, un antiguo conjunto de helechos y formas similares, conocido como flora de *Glossopteris* (fig.

7.7), ha dejado muchas huellas de su presencia en todos los continentes meridionales. Los troncos muestran los anillos de crecimiento estacional, lo cual es una señal evidente de un clima templado-frío. Distribuciones de tipo gondwánico se conocen también para muchos vertebrados fósiles, como *Cynognathus*, *Kannemeyeria*, *Mesosaurus*, etc. Además, muchas distribuciones actuales se explican solamente admitiendo la existencia y la subsecuente fragmentación de un bloque continental austral, la Gondwana mesozoica.

**Flora y fauna del Paleozoico y del Mesozoico**

Fueron necesarios millones de años de evolución para que algunas plantas y algunos animales lo-

7.7 Organismos fósiles con distribución gondwánico.



gran separarse de los hábitats acuáticos donde se originaron y colonizaran paulatinamente el medio ambiente terrestre subaéreo. De antiguas algas ancestrales se desarrolló la línea evolutiva que lleva a los musgos y a los helechos (todavía hoy, relacionados en forma bastante estricta con los ambientes húmedos) y, en tiempos subsecuentes, a las gimnospermas y las angiospermas, los dos grupos que pudieron invadir incluso los ambientes áridos.

Las primeras colonizaciones de las tierras firmes por vegetales ocurrieron en el Silúrico tardío (ca. 420 millones de años atrás). Los detritos vegetales que resultaron de su presencia formaron los primeros suelos orgánicos; anteriormente, y a lo largo de cientos de millones de años, las tierras firmes quedaron totalmente desnudas, formadas por rocas, grava, arena, arcilla, pero no por suelo fértil. En el periodo que siguió, el Devónico, la presencia de los vegetales se hizo más importante y aparecieron los insectos, animales típicamente terrestres.<sup>[483]</sup>

Durante el Carbonífero las condiciones geográficas y climáticas tornaron todavía más favorable el gran desarrollo de la vegetación, tanto cuantitativa como cualitativamente. Las tierras emergidas, pero sobre todo las marismas y los aguazales, se cubrieron de criptógamas vasculares arbóreas (lepidodendros, sigilarias) y herbáceas (los ancestros de los licopodios y selaginélceas actuales), además de gimnospermas arbóreas (pteridospermas y cordaites). Muchos restos de aquellos bosques, en vez de oxidarse por completo en el marco del proceso normal de descomposición, se acumularon en un lodo anaerobio y sufrieron un lento proceso de transformación en carbón. La gran parte de nuestro carbón fósil se ha originado de esta manera. Los animales también siguieron adaptándose al nuevo medio terrestre; de hecho, fue en esa época cuando aparecieron todos los órdenes actuales de insectos.<sup>[303]</sup> Los anfibios, cuyo origen se remonta a un ancestro pisciforme, y que ya existían durante el Devónico, sufrieron un gran proceso de diferenciación.<sup>[349]</sup>

En el Pérmico, las gimnospermas sufrieron un desarrollo ulterior en Laurasia, mientras en la Gondwana apareció la ya mencionada flora de *Glossopteris*. En ese periodo surgió un nuevo grupo de gimnospermas: las cicadáceas, plantas que tienen cierto parecido con las palmeras. Entre el Triásico y el Cretácico se hicieron muy abundantes, hasta el punto de que el Mesozoico ha sido llamado también la era de las cicadáceas. Los reptiles, que habían evolucionado en el periodo anterior a partir de un anfibio ancestral, estaban en camino de con-

vertirse en los vertebrados dominantes en las tierras firmes.<sup>[427]</sup> Finalmente, el Pérmico terminó coincidiendo con la más imponente serie de extinciones que jamás haya ocurrido sobre la faz de la Tierra. Este acontecimiento marca el límite entre el Paleozoico y el Mesozoico.

El Triásico es el primer periodo del Mesozoico; se caracteriza por el predominio de las gimnospermas. Sigue el Jurásico, el último periodo en que predominaron las plantas vasculares de tipo primitivo, especialmente helechos y gimnospermas. Los vertebrados dominantes, como en todo el Mesozoico, fueron los reptiles. Sin embargo, ya no faltaban las aves: por ejemplo, *Archaeopteryx* (cuyo esqueleto, por otra parte, sigue siendo de tipo reptiliano) se remonta al Jurásico, hace unos 140 millones de años. El origen de los mamíferos es un tema que sigue estando en tela de juicio, debido también a que todavía no hay acuerdo acerca de qué es realmente un mamífero. Según la sistemática tradicional, ciertos reptiles perdieron poco a poco sus caracteres reptilianos, y adquirieron paralelamente algunos caracteres de mamífero. De acuerdo con este enfoque, un grupo de reptiles terápsidos, los cinodontes, habrían producido a finales del Triásico descendientes que pueden considerarse verdaderos mamíferos. Para algunos autores cladistas los terápsidos serían, por lo contrario, un grupo artificial (parafilético). Por otra parte, tanto los terápsidos como los pelicosaurios, que son todavía más antiguos, son más recientes que la especie ancestral que dio origen tanto a saurópsidos como a mamíferos. Por lo tanto, pelicosaurios y terápsidos forman parte de la línea filética de la que se separó el ancestro de los mamíferos actuales. Ya que pertenecen al mismo monophylum, deben considerarse mamíferos. Por consiguiente, el verdadero ancestro de los mamíferos se remontaría hasta el Carbonífero superior (300 millones de años atrás), correspondiendo, hasta donde sabemos, al "pelicosaurio" *Archaeothyris*.<sup>[20]</sup>

Del inicio del Cretácico datan las primeras plantas con flores: las angiospermas. Se encuentran primero en las zonas tropicales, pero ya a mediados del Cretácico invaden gran parte de las tierras firmes hasta convertirse en el grupo dominante entre las plantas.<sup>[123]</sup> Menos en la taiga y en otras pocas formaciones más, dominadas por las coníferas, las angiospermas son actualmente el grupo de mayor importancia.

En el Cretácico se reconocen cuatro phytochoria: (1) flora de Laurasia septentrional (sobre todo con pináceas); (2) flora de Laurasia meridional

(con orras coníferas distintas y helechos); (3) flora de Gondwana septentrional (con cicadofitas), y (4) flora de Gondwana meridional (con helechos, podocarpáceas y *Nothofagus*.<sup>[261], [540]</sup>) Durante el Cretácico el clima fue haciéndose cada vez más húmedo y se formaron así grandes extensiones forestales, cuyas huellas actuales más evidentes son algunos depósitos de carbón. En los periodos siguientes hubo momentos de aridez —por ejemplo, durante el Mioceno—; sin embargo, su duración fue mucho menor. Del Cretácico en adelante la temperatura sufrió una lenta y paulatina disminución, misma que llegó a su máximo durante las glaciaciones del Cuaternario (desde 1.6 millones de años atrás hasta hace pocos milenios). Al mismo tiempo, por lo menos en las regiones templadas, la estacionalidad del clima fue más clara. El Cretácico, como el Mesozoico, está marcado por unos cambios climáticos de gran magnitud, que provocaron la desaparición de los dinosaurios y de muchas otras formas de vida.<sup>[260]</sup>

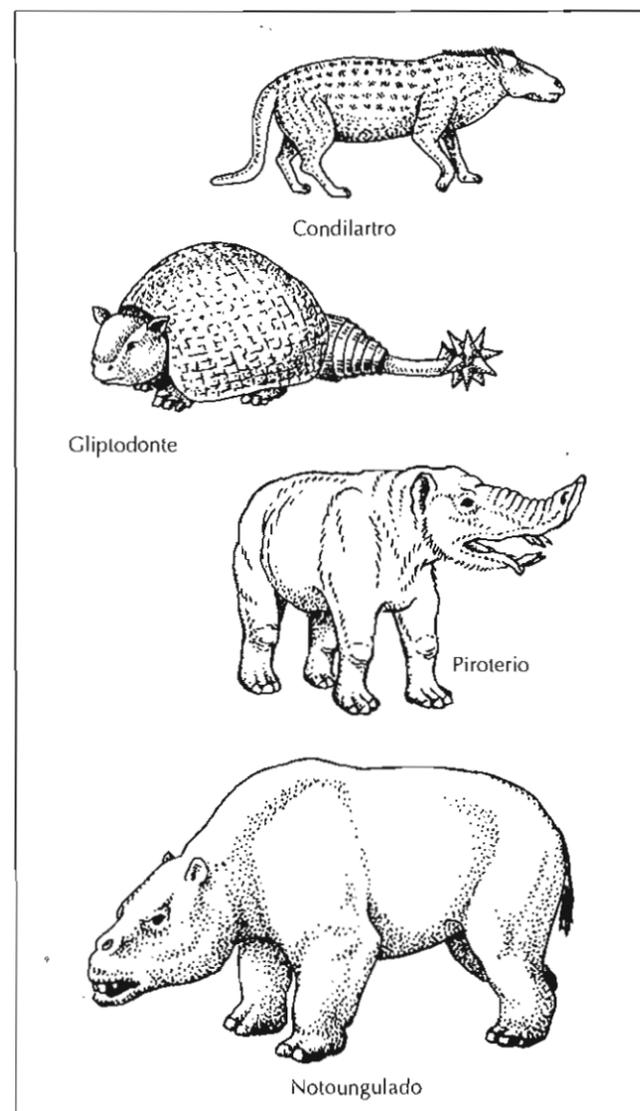
**Cenozoico**

El Cenozoico<sup>6</sup> es el periodo fundamental para entender el origen de las faunas, y con frecuencia también de las floras, que ocupan en la actualidad muchas áreas del mundo.

El comienzo del Cenozoico se remonta 65 millones de años atrás. Inicialmente su clima era todavía cálido, no había glaciares y los bosques cubrían las tierras firmes desde el Ecuador hasta casi los polos. Por ejemplo, en los depósitos de arcilla de los alrededores de Londres se hallan restos de palmas y de cocodrilos. Los mamíferos, o por lo menos el monophylum del que surgieron los mamíferos actuales, sobrevivieron durante las dos terceras partes de su existencia subordinados a los reptiles que dominaban en todos los ambientes del Mesozoico. De hecho, aquellos “mamíferos” eran de pequeño tamaño, escasos tanto en cuanto a especies como a número de individuos, y no podían competir con los reptiles, en gran parte dinosaurios, ni por el espacio, ni por los recursos alimenticios. Sin embargo, la gran crisis del medio ambiente que marca el límite entre el Mesozoico y el Cenozoico eliminó a los dinosaurios y a la mayoría de los demás reptiles. De ahí en adelante asistimos a una verdadera explo-

sión de mamíferos, que los convierte en los vertebrados dominantes. Efectivamente, el Cenozoico se conoce también como la Era de los Mamíferos (fig. 7.8). El desarrollo del grupo no ocurrió en forma gradual ni paulatina, sino a través de dos grandes fenómenos de radiación, que se manifiestan como dos oleadas de surgimiento de nuevas formas: la primera en el Eoceno, la segunda en el Paleoceno. La radiación miocénica reemplaza los mamíferos arcaicos con las formas más modernas.

**7.8** Algunos mamíferos del Cenozoico: un condilartro herbívoro de América del Norte y tres formas sudamericanas: un gliptodonte, un piroterio y un notoungulado. Los tres primeros ya estaban presentes en el Eoceno, el último es más reciente, del Plioceno-Pleistoceno [de F.H. Pough *et al.*].

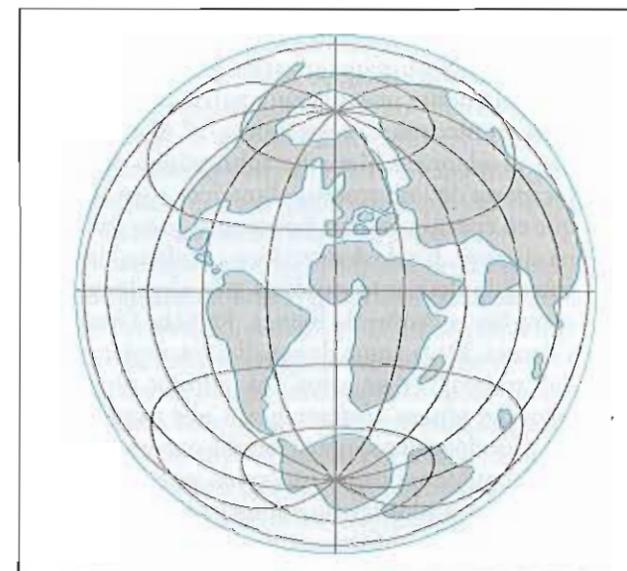


<sup>6</sup> Para entender la terminología del Cenozoico y de sus subdivisiones, recuérdese que: *kainós* = reciente; *palaiós* = antiguo; *eós* = aurora, inicio; *ollgos* = poco; *meíon* = menos; *pleion* = más; *pléistos* = muchísimo; *bólos* = todo.

Durante el Cenozoico continuó la fragmentación de Pangea II, cuyos comienzos remontan al Jurásico. A consecuencia de ello surgieron nuevas cordilleras, y la geografía del planeta alcanzó su configuración actual. Los antiguos relieves caledonios y ercínicos se reducen cada vez más debido a la erosión (piénsese, por ejemplo, el aspecto suavemente ondulado de las colinas de Escocia y de Europa Central), pero los movimientos recíprocos de las placas hicieron que en el mundo entero surgieran imponentes cadenas de montañas.<sup>7</sup> El desplazamiento de América hacia el oeste, que ya había provocado fenómenos de orogénesis (*óros* = montaña) a lo largo de la costa del Pacífico, continuó en el Cenozoico, acompañada de nuevos levantamientos. Del extremo norte hacia el extremo sur se formaron así las Rocallosas, la Sierra Madre Occidental y sus dependencias, y la cordillera de los Andes. En otra parte del mundo, el subcontinente Índico, que hasta el Triásico había formado parte de la Gondwana, terminó su desplazamiento hacia el norte, hasta unirse con Asia durante el Paleoceno. La colisión entre ambas masas terrestres provocó el levantamiento de la imponente cadena de los Himalayas. Poco después, durante el Oligoceno (hace 30 millones de años) el frente norte de la placa africana alcanzó el continente europeo, y en consecuencia surgieron los Pirineos y los Alpes (orogénesis alpina). Otros relieves cenozoicos se formaron en el Lejano Oriente y en el sureste de Asia. Las montañas cenozoicas, geológicamente jóvenes, todavía no afectadas por la erosión y muchas aún sometidas a levantamiento, forman en la actualidad los relieves más importantes del planeta.

En la etapa inicial del Cenozoico, es decir, el Paleoceno (hace 65 millones de años), la placa eurasiática se encontraba parcialmente sumergida por un largo y estrecho mar epicontinental, el Mar Urálico o de Turgai, orientado de norte a sur, que se interpone entre Europa y Asia (fig. 7.9). Por otra parte, Europa estaba conectada con América del Norte por medio de Groenlandia, y también hubo conexiones terrestres entre Siberia y América del Norte (Beringia). El hemisferio norte, por lo tanto, estaba ocupado por un continente único. El Mediterráneo todavía estaba integrado al Océano Índico, el Mar de Tethys. En ese tiempo, las penínsulas Italiana y Balcánica no existían como tierras firmes.<sup>[100]</sup>

<sup>7</sup> Si una montaña se levantara a la velocidad de un milímetro por año debido a fenómenos orogénicos, o si disminuyera con la misma velocidad debido a la erosión, en tan sólo un millón de años se elevaría (o bajaría) 1 000 metros.



**7.9** Esquema de la superficie terrestre durante el Paleoceno (60 millones de años atrás), en la proyección de Lambert. Gran parte del sur de Europa está todavía sumergida. Europa septentrional está unida a América del Norte, que a su vez se une con Siberia a través de la Beringia. El Mar Urálico (epicontinental) se interpone entre Europa y Asia, y lo Índico está a punto de llegar a Asia [de J.C. Briggs, modificado].

Durante el Eoceno (inicio: 53 millones de años atrás) las vías de conexión entre el Océano Índico, el Mediterráneo y el Mar de Turgai permanecían todavía, sin embargo Europa perdió sus conexiones terrestres con América del Norte debido al ensanchamiento del Atlántico septentrional. Los primeros mamíferos terrestres de lo que hoy es Italia pertenecen a esta época: se trata de dos perisodáctilos de la familia lofidóntidos (parecidos a los actuales tapires), que se hallaron en unas minas de carbón en Cerdeña. Sin embargo, en aquel entonces esta isla, así como Córcega y las Baleares, estaban unidas a la actual Cataluña y el sur de Francia.

A finales del Eoceno, después de secarse el Mar de Turgai, los mamíferos asiáticos invadieron Europa, causando la extinción de la mitad de las formas locales (entre otras, varios lemúridos).<sup>[24]</sup>

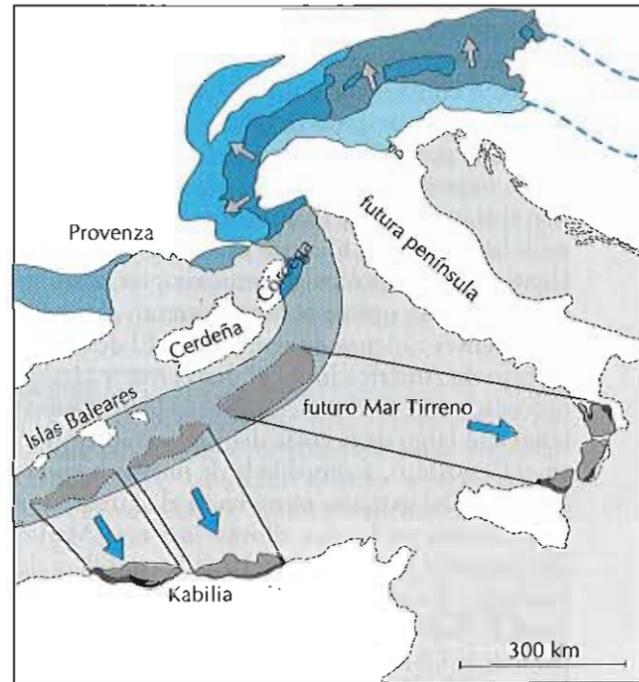
En el Oligoceno (inicio: hace 36 millones de años) el área europea estaba integrada por el llamado escudo Ruso-Escandinavo al noreste, mientras hacia el sureste un número de microplacas emergía del mar. Fue la época en la que se levantaron los Alpes, por efecto del movimiento hacia el norte de los márgenes septentrionales de la placa africana (el llamado “Promontorio Africano”). Todavía en



la actualidad se observan algunas distribuciones disjuntas de moluscos terrestres y otros animales, que solamente se explican a partir de estos antiguos acontecimientos geológicos.<sup>[219]</sup> Algunos taxones, al adaptarse al medio subterráneo, lograron escaparse de los cambios climáticos y geológicos, que en épocas sucesivas borraron el resto de la fauna europea. En el Mediterráneo occidental habrían emergido algunas microplacas, que actualmente integrarían la Península Ibérica, Francia, Cerdeña y Córcega. De la fauna de aquellas microplacas quedan todavía, entre otros, los anfibios pletodóntidos del género *Hydromantes*. Cabe recordar que los pletodóntidos son una familia que hoy es esencialmente americana, integrada por 19 géneros repartidos en los territorios atlánticos de Estados Unidos y en California, y desde América Central hasta Brasil. Las únicas especies no americanas son las siete con distribución de tipo tirrénico (Liguria, Apeninos septentrionales, Cerdeña).<sup>[301]</sup>

En los comienzos del Mioceno, hace 23 millones de años, el conjunto sardo-corso formaba parte todavía del dominio franco-español, estando unido con Provenza (quizá también Cataluña). En pocos millones de años aquella microplaca sufrió un proceso de aislamiento y rotación hacia el este, alcanzando una posición muy cercana a la actual (fig. 7.10). Al mismo tiempo, una microplaca colindante se desplazó todavía más en dirección SE, para formar parte de lo que hoy es Calabria y posiblemente también el extremo NE de Sicilia. Otras microplacas, más al sur de las Islas Baleares, migraron hasta llegar a integrar el margen septentrional del actual Magreb.<sup>[8]</sup> Según algunas pruebas existentes, también el extremo suroeste de Cerdeña representaría una microplaca independiente.

Durante el Mioceno la colisión de la placa africana con la eurasiática provocó el levantamiento de otras montañas más, el relieve de los Balcanes y Turquía y los montes Zagros, y cierta disminución del nivel del mar. Se interrumpieron las conexiones del Mar de Tethys, y por ello este mar terminó con su función de barrera entre norte y sur. Así, muchos animales típicamente africanos, como elefantes, hipopótamos y rinocerontes, pudieron invadir Europa y Asia. Estas migraciones miocénicas son las que explican la presencia, desde entonces y hasta tiempos relativamente recientes, de los elefantes en el área mediterránea, mamuts en las regiones del norte y la existencia del actual elefante de la India (*Elephas maximus*). Más tarde el mamut y otros proboscídeos llegaron a América del Norte



**7.10** Desplazamiento de la microplaca sardo-corca a principios del Mioceno (de W. Álvarez et al.).

desde Siberia cruzando el estrecho de Bering, y de ahí colonizaron hasta América del Sur.

En el Mioceno superior, en Italia central (Toscana) se desarrolló una rica fauna endémica de origen africano, incluyendo carnívoros, roedores, primates (*Oreopithecus*) y diferentes especies de antílopes. Entretanto, la fracción mediterránea del Mar de Tethys se dividió en dos cuencas: una de ellas, la del noreste, llegaba hasta la actual Hungría, y otra más al suroeste. La primera, conocida como Paratethys, se aisló totalmente del antiguo Mediterráneo hace aproximadamente 14 millones de años. Más adelante, al interrumpirse la comunicación con el Océano Índico, la Paratethys se convirtió en un mar interno poco salado, como lo demuestra la desaparición de organismos como los corales, equinodermos y otros más, que requieren una alta tasa de salinidad del agua. La Paratethys se convirtió, entonces, en el llamado "Lago Mar" y sus aguas se volvieron salobres. Tras pocos millones de años más, las aguas de la Paratethys empezaron a retirarse. Los remanentes actuales de aquella cuenca son el Mar Negro y el Caspio.

La segunda cuenca que resultó de la partición del Tethys, la del SO, dio origen a lo que hoy es el Mediterráneo propiamente dicho. Primeramente, esta cuenca se aisló del Océano Índico, convirtiéndose

dose en un golfo del Atlántico. En aquellos tiempos estaba caracterizada por la presencia de arrecifes de coral, bivalvos, gasterópodos, cefalópodos (entre estos, *Nautilus*), tiburones, teleósteos y cetáceos. Después de algunos millones de años, durante el Messiniense (ca. seis millones de años atrás), debido a una regresión general de los océanos y a la colisión entre África y la Península Ibérica, el Mediterráneo perdió sus conexiones atlánticas. El clima de la época, caluroso y seco, hizo que la evaporación rebasara notablemente el aporte hídrico de las lluvias y de los ríos, por lo que el Mediterráneo sufrió un drástico descenso de nivel.<sup>8</sup> Al retirarse sus aguas, quedaron al descubierto grandes superficies de tierra, y el propio Mediterráneo se convirtió en un gran lago salado —o, según algunos autores, en una serie de lagos—. La progresiva evaporación de las aguas precipitó en los fondos carbonato de sodio, hidrosulfato de calcio, anhídrita y, finalmente, cloruro de sodio y varias sales más de magnesio y potasio (las rocas que se formaron de este modo en los fondos secos del mar, debido a la evaporación del agua, se llaman evaporitas). Estos fenómenos también afectaron los cursos de los ríos;

de hecho, sus caudales excavaron los profundos "paleocañones", que están ocupados actualmente por los grandes lagos subalpinos. Lo anterior explicaría el hecho de que los fondos del Lago Mayor, del Lago de Como y del Garda se encuentran a profundidades mayores que las del llano del río Po, y del mismo fondo del Mar Adriático.

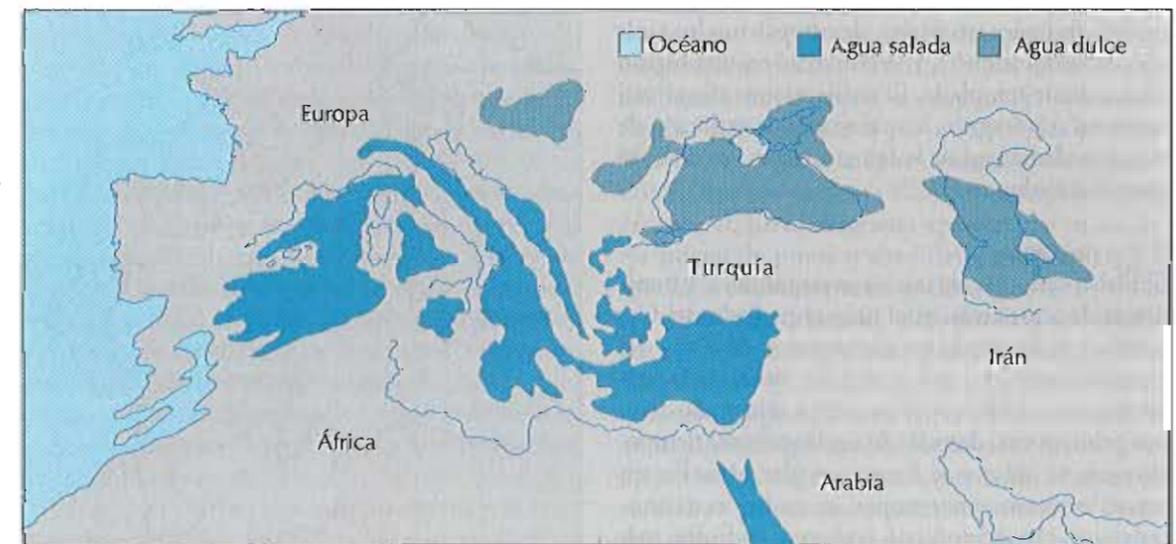
A la evaporación generalizada de las aguas del Mediterráneo a finales del Mioceno se le conoce como "crisis de salinidad", y fue la causa de la muerte de casi todos los organismos marinos.<sup>[264], [265], [479]</sup> Alrededor de lo que quedaba del Mar de Tethys se asienta una flora de tipo desértico, con plantas espinosas y suculentas. A consecuencia de la desecación y desertificación de gran parte del Mediterráneo, esta flora alcanzó la futura Península Italiana.<sup>[419]</sup>

La desecación del Mediterráneo implicó también que muchas formas animales ya no encontrarán obstáculos a su difusión. Fue así como algunas especies tirrénicas ("paleotirrénicas") terminaron colonizando nuevos territorios en el Mediterráneo occidental, convirtiéndose en especies "neotirrénicas". Un ejemplo es la distribución de algunas lombrices gigantes (género *Hormogaster*), que actualmente están representadas en las regiones circuntirrénicas (Italia peninsular, Sicilia, Cerdeña y Córcega), pero también en Túnez, en Cataluña y algunas zonas más. Fenómenos parecidos ocurrieron también en los territorios orientales; desde las zonas que corresponden a las actuales Grecia y Albania, algunos insectos llegaron a la Península

<sup>8</sup> Actualmente el Mediterráneo pierde cada día casi 13 km<sup>3</sup> de agua por evaporación, mientras recibe un aporte de agua de lluvia, directo e indirecto, que sólo es de 3.8 km<sup>3</sup> diarios. Sin recibir el agua del Atlántico, el Mediterráneo —cuyo volumen es de unos 3.7 millones de km<sup>3</sup>— volvería a secarse en unos 1 000 años.<sup>[264], [265], [479]</sup>

**7.11** Crisis de salinidad del Messiniense (final del Mioceno, entre 5.6 y 5.0 millones de años atrás). Al nor-

este del Mediterráneo permanecen los residuos de la antigua y salobre Paratethys (de F. Rögl y F.F. Steininger).



Italiana, y su actual distribución es de tipo circunpolar. Sea como sea, la crisis de salinidad duró solamente medio millón de años, es decir, hasta el inicio del Plioceno, cuando la cuenca mediterránea volvió a conectarse en forma estable con el Atlántico por medio del estrecho de Gibraltar.

El Plioceno, cuyo inicio se remonta a 5 millones de años atrás, marca el fin de la crisis de salinidad del Mediterráneo. Asistimos a la paulatina formación de la Península Italiana como tal, a partir de un archipiélago que se convirtió en una cordillera continua. Sicilia surgió como un complejo de dos islas: una septentrional y otra meridional. En conjunto, la situación de archipiélago que caracterizó el primer periodo de la existencia de lo que hoy es Italia favoreció los procesos de especiación alopátrica que dieron origen a los más antiguos endemismos que integran la actual flora italiana.

Por primera vez desde el Mesozoico, el clima se fue haciendo gradualmente más fresco, aunque en términos generales siguió siendo de tipo templado-cálido, con cierta tendencia a la tropicalidad. Ello permitió la inmigración de especies del Asia templada, que lograron colonizar los relieves de Europa Occidental.

Hacia finales del Plioceno (hace 3.2 millones de años, o quizá menos todavía) un acontecimiento muy lejano en el espacio repercutió en un importante cambio climático en el área europea: el continente americano, que durante millones de años había quedado separado en correspondencia del actual Caribe, se unió con el levantamiento del Istmo de Panamá. Al alterarse así el recorrido de la Corriente del Golfo, el Atlántico septentrional sufrió una disminución de las temperaturas y se formó la capa de hielo en el Ártico. El área mediterránea perdió sus rasgos tropicales, desaparecieron los tapires y los mastodontes, y se convirtió en una región francamente templada. El enfriamiento afectó casi todos los continentes, lo que acarrió la extinción de muchos elementos de la fauna marina, sobre todo entre los moluscos.<sup>[25], [520]</sup>

### El Cuaternario

El Pleistoceno, cuyos inicios se remontan a 1.6 millones de años atrás, es el primer periodo del Cenozoico, la época de las glaciaciones. El clima del euromediterráneo, que ya se había hecho más fresco durante el Plioceno, se volvió templado-frío; por primera vez, después de un larguísimo tiempo, cayeron nevadas y se formaron glaciares. En un marco estrictamente europeo, es tradición reconocer cuatro glaciaciones; sin embargo, en fechas más

recientes los geólogos consideran que fueron seis, a saber: (Biber, Donau), Günz, Mindel, Riss, Würm (sus nombres proceden de algunos ríos de la cuenca del actual Danubio). La última glaciación, Würm, se extendió entre hace 100 000 y 10 000 años. En realidad, los métodos de análisis modernos han permitido averiguar que unos 30 de episodios de glaciación se sucedieron durante el Cuaternario. Cada glaciación está caracterizada por la acumulación de enormes masas de hielo, que cubrieron el norte de Europa, Siberia y parte de América del Norte.<sup>[268]</sup> Los glaciares se formaron también en los Alpes, los Pirineos y otros sistemas montañosos del mundo. El clima cálido, o templado cálido, se mantuvo solamente en la franja tropical. Al mismo tiempo, debido a la acumulación de agua en forma sólida sobre los continentes, en cada glaciación el nivel de los océanos bajó unos 100 metros (fig. 7.12). En consecuencia, muchos grupos de islas se unieron entre sí o, a veces, con la tierra firme, como ocurrió por ejemplo con las islas Dálmatas, las Antillas, Indonesia etc. Estos acontecimientos, a su vez, implican importantes consecuencias biogeográficas.

**7.12** Italia durante la última glaciación. El alargamiento del curso de los ríos corresponde a la regresión del mar.



En los Alpes, la capa de hielo nunca fue completa, y dejó al descubierto cumbres, como islotes desparramados en un mar de hielo, que ofrecieron amparo a plantas y animales (sobre todo gasterópodos, además de coleópteros y otros insectos). Estas "islas refugio" fueron llamadas con el término de origen escandinavo *nunatakker*\*. El aislamiento prolongado de aquellas poblaciones con frecuencia terminó desencadenando especiaciones alopátricas, debido a meros fenómenos de deriva genética. Al fundirse los hielos, estas poblaciones pudieron volver a encontrarse en condiciones de simpatria (secundaria), sin que ello afectara su especificidad que, por otra parte, se manifestó también por medio de diferencias en el patrón de coloración, en la morfología, el tamaño y la fisiología. Fenómenos parecidos pueden ocurrir también en correspondencia con sectores del margen de una gran capa de hielo alejados entre sí.<sup>[271]</sup>

Las glaciaciones provocaron consecuencias notables también en los territorios que quedaban al descubierto. Las áreas periglaciales llegaron a estar ocupadas por una vegetación de tipo ártico (tundra), cruzada y colonizada por plantas y animales adaptados al clima frío. Así, por ejemplo, ciertas especies de Siberia y Manchuria, como es el caso de la mariposa *Minois dryas*, se difundió hasta Italia, siguiendo un fresco *corredor*\* climático formado por el margen sur del inmenso glaciar siberiano. En Europa central no había bosques durante los periodos fríos del Pleistoceno; la vegetación predominante estaba formada por las llamadas "floras del *Dryas*", esencialmente tundras con arbustos enanos, estepas frías, praderas y marismas con *Carex*. Entre las especies típicas, hay que recordar *Dryas octopetala* —rosácea enana con flores blancas—, *Salix herbacea*, *Loiseleuria procumbens*, *Silene acaulis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Salix retusa*. Los mamíferos característicos de aquellos ambientes eran el toro almizclero, el mamut, la marmota, el reno y el lemming.

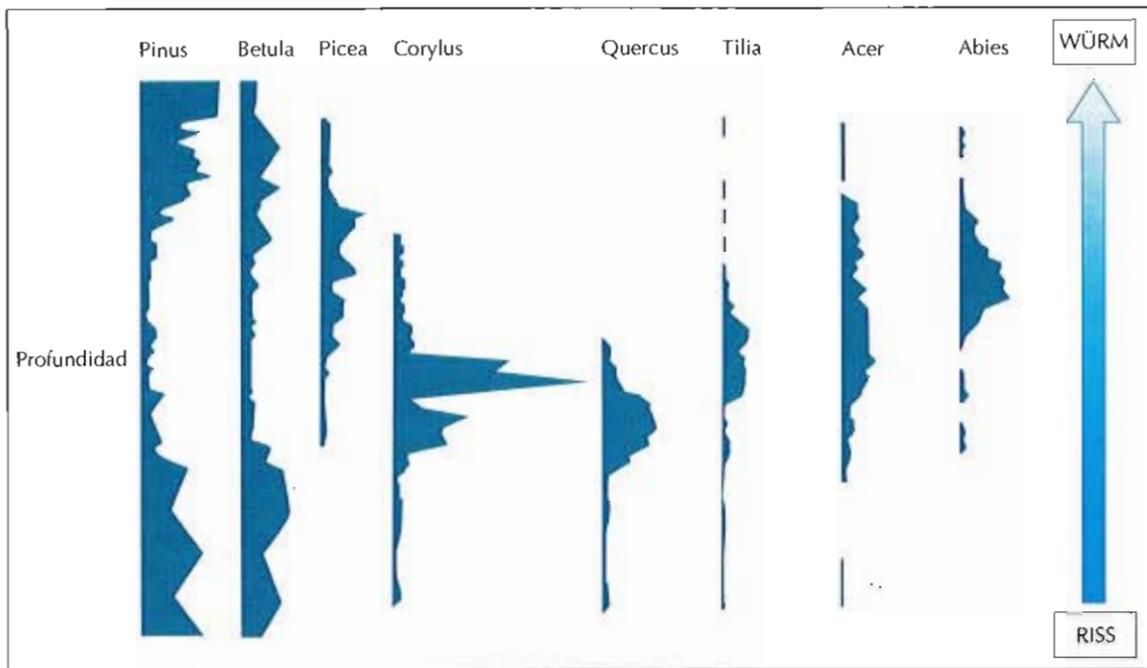
Entre finales del Plioceno y el Pleistoceno desapareció de Europa un gran número de géneros de plantas vasculares, como *Ginkgo*, *Liquidambar*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Tsuga* y *Magnolia*. Estos mismos géneros, al contrario, sobrevivieron en Asia oriental y en América. Este fenómeno suele interpretarse de la manera siguiente: en Europa, a diferencia de lo que ocurre en los otros continentes, existen importantes cadenas montañosas orientadas en sentido este-oeste, como los Pirineos, los Alpes, los Cárpatos y otras, que impidieron los desplazamientos en sentido latitudinal de muchas áreas de

distribución durante las fluctuaciones climáticas. Otra barrera transversal es el Mar Negro y, otra más, el cinturón árido del Sahara. Todo ello pudo hacer que un taxón, o su fracción europea, en lugar de buscar hacia el sur las condiciones ecológicas que le permitieran sobrevivir, desapareciera sin volver a colonizar Europa.<sup>[435]</sup>

De acuerdo con una interpretación clásica, entre los efectos de las glaciaciones hubo también el de provocar la extensión de las áreas de distribución de algunos elementos boreales hacia el hemisferio sur, a través de tres vías de dispersión: (1) desde las montañas de América del Norte a los Andes y al extremo sur de América del Sur; (2) desde Europa a los relieves de África Oriental y hasta Sudáfrica; (3) de las montañas del sureste de Asia, a las de Nueva Guinea, Australia y Nueva Zelanda. Todo ello hubiera determinado la distribución bipolar de ciertos líquenes, como *Cetraria islandica*, musgos (*Sphagnum*), y también de algunas angiospermas (*Carex*, *Epilobium*, *Primula farinosa*).

En el transcurso del Cuaternario las fluctuaciones climáticas se intensificaron cada vez más. Uno de los métodos para reconstruir la evolución del clima se basa en el estudio de los pólenes (diagramas polínicos). Los pólenes fósiles, que se encuentran en los sedimentos de los lagos y estanques tanto antiguos como recientes, pertenecen a las plantas con polinización anemófila (las que presentan polinización entomófila suelen producir un polen escaso y con pocas posibilidades de ser acarreado por el viento); sin embargo, estas plantas —en general, árboles y gramíneas— son suficientes para caracterizar el tipo de vegetación y, por lo tanto, el clima de cierta región en una época dada. La sucesión en los sedimentos de los distintos tipos de pólenes suministra una importante información para la reconstrucción de los climas del pasado. Por ejemplo, el diagrama polínico de la figura 7.13 se refiere al último interglacial (Riss-Würm), es decir, a la época en que el desaparecido *H. ergaster* ya había sido reemplazado por el *H. sapiens*. En el diagrama aparece una supremacía inicial de pinos y abedules (= clima frío), la aparición subsecuente de encinos, avellanos y tilos (= clima más caluroso), después otra vez abedules y pinos (enfriamiento que anuncia el glacial Würm).

La última glaciación, el Würm, duró unos 80 000 años. En realidad se trató de un fenómeno complejo, incluyendo cierto número de eventos de verdadera glaciación, separados por cortos periodos calurosos (intetestacionales). Todo ello se des-



7.13 Diagrama polínico: análisis de los sedimentos del último interglacial en Polonia (de C. Cox y P.D. Moore).

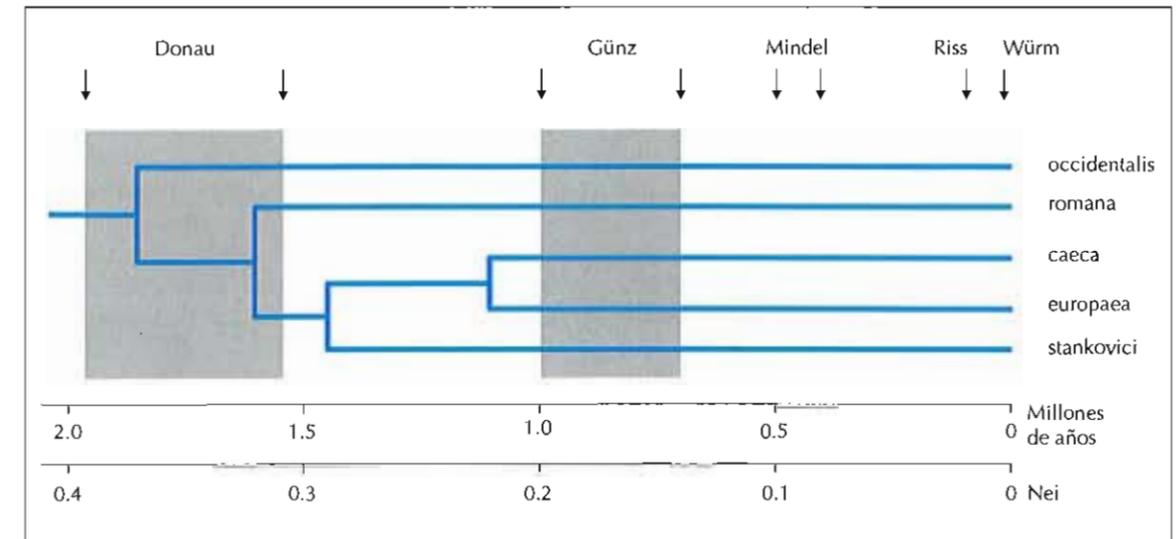
prende también del estudio de los gases contenidos en las burbujas de aire "fósil" prisioneras en el propio hielo, de miles de años de edad, de la Antártida. Efectivamente, el análisis de los gases demuestra disminuciones irregulares del gas carbónico a lo largo de todo el Würm. Hacia finales del periodo glacial, cerca de 15 000 años atrás, el CO<sub>2</sub> aumentó repentinamente (cabe recordar aquí las relaciones que ya discutimos entre la tasa de gas carbónico en la atmósfera, el efecto invernadero y el alza de las temperaturas). La curva de las temperaturas que se desprende del análisis de los isótopos de oxígeno presenta un desarrollo paralelo al del gas carbónico.<sup>[317]</sup>

Los efectos del Würm —que, dicho sea de paso, fue muy duro para el hombre de Neanderthal (*H. neanderthalensis*), y poco después también para *H. sapiens*— repercutieron hasta en las tierras tropicales más alejadas. De acuerdo con los análisis polínicos, en efecto, muchas zonas previamente ocupadas por la pluvisilva tropical se convirtieron en áreas de bosques esclerófilos, o sea, con hojas rígidas como las del actual Mediterráneo, o en sabanas. La pluvisilva permaneció como tal formación solamente en algunas zonas ecuatoriales muy húmedas. Durante el Pleistoceno medio alcanzaron a Europa unos mamíferos de clima templado o frío procedentes del este, como las especies de

los géneros *Capra* y *Rupicapra* (cabras monteses y gamuzas).

Las glaciaciones fueron la causa del aislamiento y de la consecuente fragmentación de muchas especies animales. Un ejemplo bastante llamativo es el del género *Talpa* (los topos). Según la sistemática tradicional todas las poblaciones europeas de este género, desde Portugal hasta los Urales, pertenecían a una especie única, *T. europaea*; sin embargo, los resultados de los análisis de las distancias genéticas indican la presencia de un conjunto de cinco especies en la misma área, es decir:

- *Talpa occidentalis*, cuyo ancestro fue confinado en la Península Ibérica durante el Donau (algo menos de dos millones de años atrás).
- *T. romana*, endémica de la Península Italiana, cuya separación se remonta a la misma glaciación, pero a una época algo más reciente (1.6 millones de años).
- *T. stankovici* (en los Balcanes), *T. europaea* (en muchas llanuras de Europa continental) y *T. caeca* (en muchos relieves de la misma área). *T. caeca* es la única especie de topo cuyo cariotipo está integrado por 36 y no por 34 cromosomas. Estas tres especies, muy estrictamente afines entre sí, se habrían diferenciado poco antes del Günz, hace alrededor de un millón de años (fig. 7.14).<sup>[90]</sup>



7.14 Relaciones filéticas entre las cinco especies europeas del género *Talpa*, basadas en las distancias genéticas (índice de Nei). Se muestran en gris las dos glaciaciones que intervinieron en el proceso (de E. Capanna).

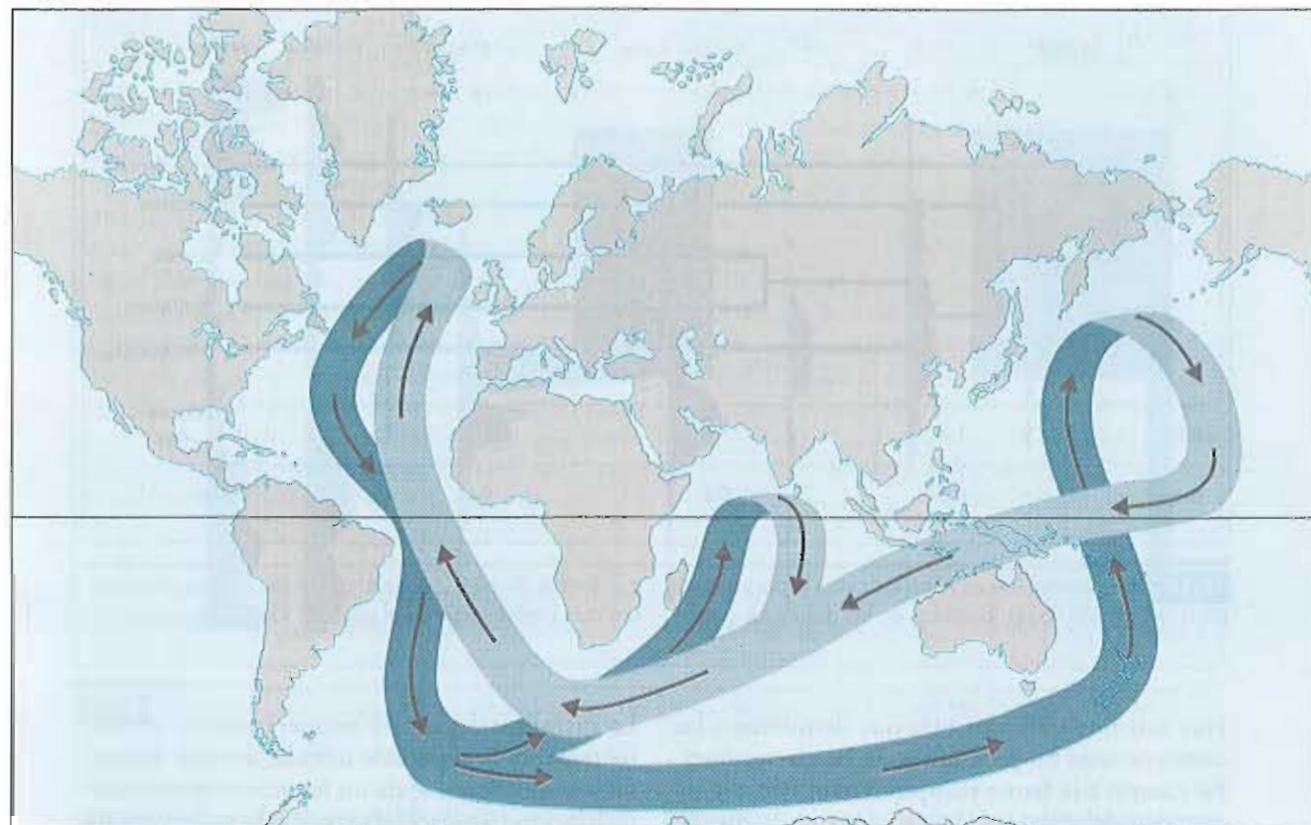
Hay muchos ejemplos más que demuestran las consecuencias biogeográficas de las glaciaciones. En cuanto a la fauna europea, y también a la de América del Norte, cabe señalar que la última parte del Würm corresponde a la desaparición de la enorme mayoría de los grandes mamíferos, quedándose África como el único continente todavía ocupado por una importante fauna de mamíferos de gran tamaño.

En el transcurso de sus desplazamientos, las masas de tierra firme se encuentran a veces en la posición de los polos —tal como pasa hoy con la Antártida—. Al contrario, puede ocurrir que se ubiquen de tal manera que rodeen las aguas polares hasta prácticamente aislarlas de los mares más cálidos —es el caso del Mar Glacial Ártico—. La capa de hielo que actualmente cubre la Antártida empezó a formarse en el Eoceno, hace 15 millones de años, mientras el casquete ártico es pliocénico, remontándose a unos cinco millones de años atrás. La cubierta de hielos y nieves es responsable del aumento del fenómeno del albedo en las áreas implicadas, lo que contribuye a mantener los bajos valores de la temperatura.<sup>9</sup>

<sup>9</sup> Durante las glaciaciones, el Atlántico septentrional se cubrió de hielo (*pack*) hasta la latitud de Nueva York y de Portugal. Actualmente, un total de 3 por ciento de las tierras firmes está cubierta por el hielo, mientras durante las glaciaciones tal porcentaje llegó a ser de 9 por ciento, es decir, tres veces más extenso.<sup>[255]</sup>

La disminución de las temperaturas, a su vez, incrementa la superficie nevada, así que, dentro de ciertos límites, se da un fenómeno de retroalimentación (*feedback*) de tendencia positiva. Este mecanismo explica en parte la extensión y duración de las capas de nieve y hielo en las zonas circumpolares; sin embargo, no suministra una explicación de las causas de las grandes glaciaciones que ocurrieron en varias épocas de la historia de la Tierra (durante el Proterozoico, el Cámbrico, el Silúrico, el Carbonífero, el Pérmico y, finalmente, el Cuaternario). La hipótesis más compartida acerca de las causas de las glaciaciones es la astronómica de M. Milankovich (1941). Según este autor, la forma de la órbita terrestre varía de circular a elíptica y viceversa, cada 100 000 años, y a consecuencia de ello las diferencias entre verano e invierno aumentarían y disminuirían cíclicamente. A este fenómeno se superpondría, cada 40 000 años, el cambio de inclinación del eje terrestre y, a todo ello, se agregaría otra variación más, igualmente periódica, cada 21 000 años, siempre a cargo del eje de la Tierra. El efecto conjunto de estos tres ciclos provocaría, una vez más con cierta periodicidad, una coyuntura astronómica favorable o desfavorable al recalentamiento de nuestro planeta.<sup>[180], [286]</sup>

Es preciso señalar que aun pequeñas variaciones en la irradiación pueden determinar a largo plazo cambios climáticos mayores. De hecho, una disminución de la temperatura media de la Tierra, de uno



**7.15** La "alfombra rodante" oceánica: las corrientes profundas se deben a diferencias en la salinidad y en la temperatura (modificado de W.S. Broecker).

o pocos grados durante algunos años, es suficiente para provocar un aumento muy notable de las superficies de los glaciares. La diferencia entre las temperaturas medias de los periodos glaciales e interglaciales es de unos 5°C: parecería poca cosa, sin embargo, significa una diferencia enorme en el aporte de energía.

La estabilidad de la inclinación del eje terrestre ( $23^\circ \pm 1.3$ ), que se mantuvo durante miles de millones de años, es una excepción respecto de los caóticos movimientos orbitales de todos los demás planetas, cuyo eje puede girar  $90^\circ$  en pocos millones de años. Según estudios recientes, la gran estabilidad de la Tierra se debe al efecto de la Luna; de hecho, ningún otro planeta está provisto de un satélite tan grande como para que se forme un sistema planetario casi doble, como es el nuestro. Sin la presencia de la Luna, el día terrestre sería de 15 horas, y el eje de nuestro planeta oscilaría enormemente, provocando consecuencias térmicas de tal magnitud como para hacer imposible toda forma superior de vida.

El hecho de que unos modestos cambios climáticos hayan podido desencadenar cambios de mayor envergadura queda patente al examinar la hipótesis de la "alfombra rodante oceánica". Con este término indicamos una gran corriente de agua caliente, que fluye a 800 m de profundidad desde el Ecuador hacia el norte. A la altura de Islandia se enfría y se hace más profunda, invirtiendo su ruta. Vuelve a recorrer el Océano Atlántico en sentido opuesto y, después de cruzar el Océano Índico, alcanza el norte del Pacífico, en donde se hace más superficial y, tras una larga vuelta y un sensible aumento de su temperatura, retoma su rumbo hacia Islandia (fig. 7.15). Se calcula que esta corriente (cuyo gasto es de 20 millones de  $m^3/s$ , o sea, 100 veces el del río Amazonas) suministra al Atlántico septentrional una cantidad de calor equivalente a 30% de la que la misma región recibe del Sol. A consecuencia de ello, las temperaturas invernales en Noruega son unos 10°C más altas que las de Alaska. Según algunos autores, en el pasado episodios menores de glaciación habrían inte-

rrumpido el flujo de esta "alfombra rodante", debido quizás a la irrupción de agua dulce fría procedente de los glaciares canadienses. En consecuencia, el Atlántico septentrional, privado del aporte de calor de esta corriente submarina, se habría enfriado aún más, desencadenando los comienzos de las grandes glaciaciones.<sup>[66], [277]</sup>

Finalmente, entre las demás teorías sobre las glaciaciones, cabe recordar la que considera tales acontecimientos como efectos de unas erupciones volcánicas periódicas de gran magnitud.<sup>[62]</sup> Sabemos que el polvo arrojado por los volcanes puede dar la vuelta al planeta en pocos días, y permanecer en la atmósfera durante un largo plazo. A este propósito, no es inútil señalar que en 1991 los humos de los pozos de petróleo incendiados en Kuwait provocaron en Bahrein, es decir, a unos 500 km de distancia, una disminución de la temperatura cuyo promedio fue de 2.3°C durante cuatro meses.<sup>[313]</sup>

El muy corto Holoceno o Reciente (inicio: 0.01 millón de años atrás) es la segunda y última parte del Cuaternario. Comprende el periodo que sigue al final de la última glaciación. Es la época en la que el hombre, al terminar los grandes fríos, se convirtió en agricultor y empezó el proceso de domesticación de plantas y animales.

Los glaciares y nevados, al retirarse hacia el norte, determinaron el desplazamiento en la misma dirección de la tundra y de los bosques de coníferas. Sin embargo, estas mismas formaciones vegetales, con su fauna característica, permanecieron en los relieves (Alpes, Pirineos y otras cordilleras asiáticas y americanas). Se formaron así dos series de áreas biogeográficas de clima frío: una de ellas ocupa los territorios más septentrionales del hemisferio boreal —Escandinavia, Siberia y Canadá— y otra las montañas de las regiones templadas. Este tipo de distribución se conoce como *disyunción bórneo-alpina*. Tal distribución es típica, por ejemplo, de *Dryas octopetala* (representada actualmente en el norte de Europa, y más al sur por encima de los 1 500 m; fig. 7.16), de la liebre de las nieves, del carpintero tridáctilo, de muchos insectos y otros grupos más.

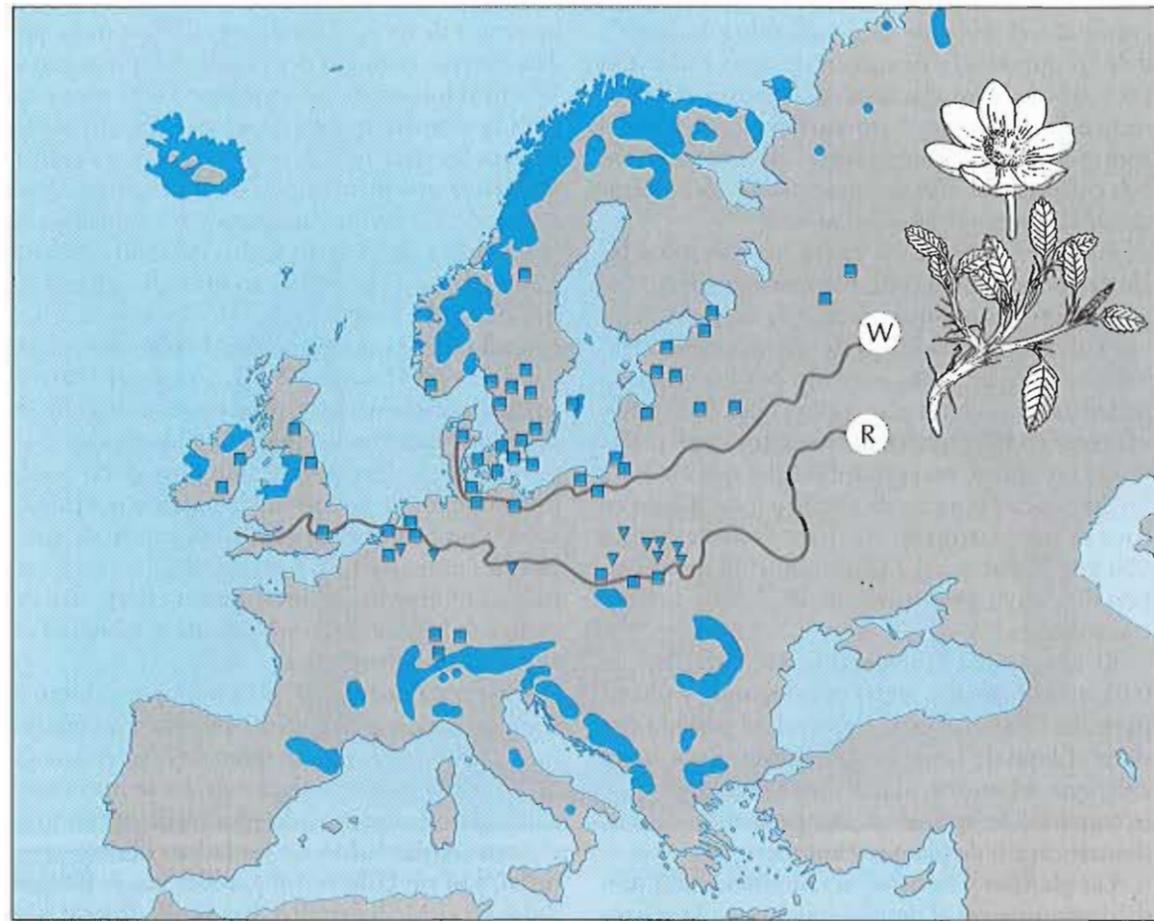
El estudio de las delgadas capas en las que se deposita anualmente el sedimento en los lagos ("vatvas": del sueco *varv* = sedimento) ha permitido reconstruir en detalle la evolución climática de los últimos miles de años. Hace cerca de 13 000 años, en los lagos del norte de Europa se depositaron sedimentos ricos en materia orgánica, índice muy claro de un clima relativamente cálido y de la

presencia de una cubierta vegetal. Esta fecha podría marcar el inicio del posglacial que sigue al Würm (Holoceno); sin embargo 1 000 años después la temperatura volvió a bajar durante algún tiempo, los glaciares volvieron a crecer y, a su orilla, reapareció una planta típica de climas fríos: *Dryas octopetala*. De hecho, sus típicas hojas dentadas son abundantes en los sedimentos de arcilla de hace 12 000 años. Este cortísimo episodio glacial ha sido llamado Primer Dryas (*Older Dryas*). Otro episodio similar se repitió hace 11 000 años, el Segundo Dryas (*Younger Dryas*). Su epicentro fue el Atlántico septentrional, pero sus efectos se hicieron sentir hasta en los Pirineos y los Alpes.<sup>[142]</sup> Es posible que el Dryas haya sido provocado por la interrupción de la "alfombra rodante oceánica", debido probablemente a la fusión parcial del gran glaciar Laurentino, en Canadá. Según otra hipótesis, el motivo de tal interrupción estaría relacionado con la periódica variación de la salinidad en el Atlántico septentrional.

Casi exactamente 10 700 años atrás terminó el segundo Dryas y, en sólo 50 años, la temperatura media del Atlántico norte subió de 7°C. A lo largo de los 3 000 años que siguieron, las temperaturas continuaron aumentando sensiblemente en todo el norte. África sufrió un verdadero diluvio ecuatorial, y el río Nilo vertió grandes masas de agua dulce en el Mediterráneo. Las aguas superficiales de la parte oriental de este mar se convirtieron prácticamente en aguas dulces, formándose así un gradiente de salinidad vertical muy acusado. Las aguas, al tener una densidad diferente, ya no se mezclaban, provocando una situación de estancamiento (meromixía). Los fondos, privados del aporte de oxígeno de las corrientes verticales, estaban ocupados por un lodo anaerobio (sapropel), prácticamente desprovisto de vida.<sup>[462]</sup>

La tendencia al aumento de las temperaturas que siguió al Dryas, si bien irregular, continuó hasta hace 6 000 años, cuando alcanzó su máximo. En Europa, los encinos —árboles de clima cálido— se expandieron hacia el norte con una velocidad media de 0.5 km por año.

Desde hace 5 000 años el clima se hizo menos húmedo y el Sahara, que había sido ocupado por una vegetación exuberante, como lo demuestran los análisis polínicos y lo demuestran las pinturas rupestres, empezó a sufrir un proceso de desertificación que es contemporáneo de la formación de los demás grandes desiertos del mundo. Entre 5 000 y 4 000 años atrás, las temperaturas en Europa eran cerca de 3°C más altas que las actuales.

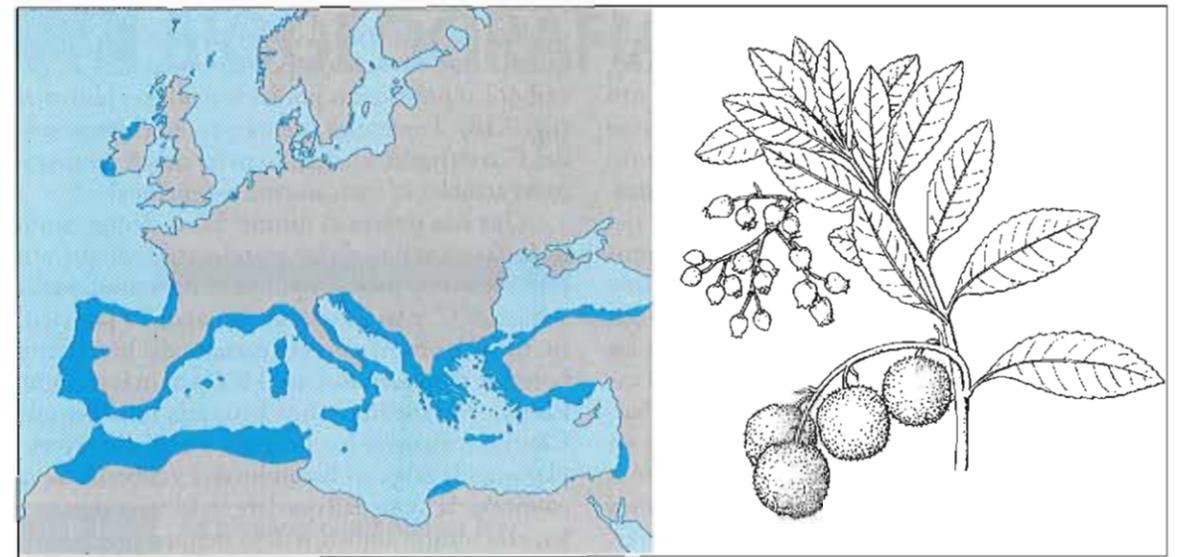


**7.16** Distribución antigua y moderna de *Dryas octopetala* en Europa. Áreas en azul: distribución actual; cuadrados: hallazgos subfósiles del Würm; triángulos: hallazgos subfósiles anteriores. W: límite de la copa de hielo durante el Würm; R: límite de la copa de hielo durante el Riss (o glaciaciones anteriores). En la actualidad *Dryas octopetala* es un ejemplo de distribución disyunta de tipo boreoalpino (de B. Seddon).

Entre las consecuencias biogeográficas del período que siguió al Würm, cabe recordar la invasión del área británica, en aquel entonces unida al continente, por la flora termófila ibérica (en particular, por los elementos lusitánicos). En Irlanda sobrevive todavía hoy el madroño (*Arbutus unedo*), árbol típico de las regiones secas y calurosas y, tanto en Irlanda como en Inglaterra, se encuentra otra especie con gravitación decisivamente meridional, *Pinguicula lusitanica*. Éstas, y otras especies más, en su mayoría reliquias xerotérmicas, integran un conjunto de plantas conocido como "Flora Lusitánica" (fig. 7.17). Posteriormente otra especie termófila, el tilo silvestre (*Tilia cordata*), alcanzó Inglaterra. Entretanto, casi 5000 años atrás, la fusión de los glaciares había provocado la subida del nivel del mar, aislando Irlanda,

a donde la misma especie nunca pudo llegar. Más tarde aún, el mismo fenómeno transformó también la Península Británica en una isla; desde aquel entonces ambas islas dejaron de recibir cualquier aporte flotístico directo del continente.

Resulta menos clara la dinámica de la colonización de las Islas Británicas por los animales. Por ejemplo, hay algunas musarañas como *Sorex minutus* que alcanzaron Irlanda, mientras otras (*S. araneus*) nunca llegaron a esta isla. Se trataría quizás de episodios de dispersión aleatoria, por medio de troncos u otros materiales flotantes, o bien de algún transporte antrópico involuntario. Al contrario, sabemos que la presencia del venado (*Cervus elaphus*) en Irlanda se debe a su introducción por el hombre en épocas ya históricas.

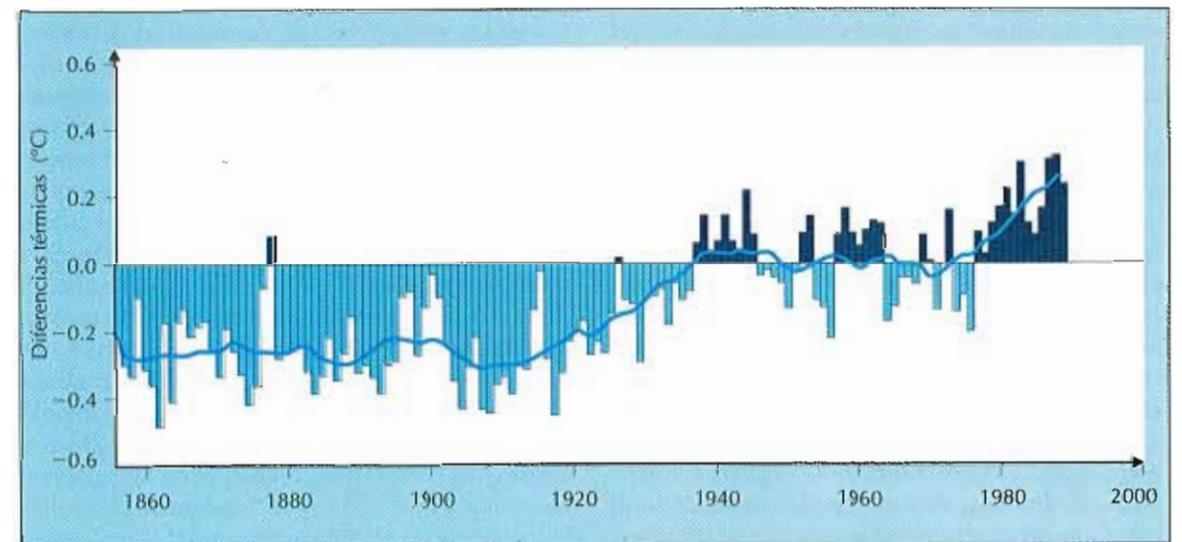


**7.17** Área de distribución del madroño (*Arbutus unedo*), árbol mediterráneo que se encuentra también en Irlanda (de C.B. Cox y P.D. Moore).

Una digresión metodológica: no es irrelevante señalar el hecho de que, además de la palinología y del análisis de la razón entre los isótopos de oxígeno  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ , también el análisis del carbono radioactivo ( $^{14}\text{C}$ ) y el estudio de los anillos de crecimiento de los troncos de los árboles suministran informaciones importantes para reconstruir en detalle los paleoclimas más recientes. Al mismo tiempo cabe recordar que las áreas de distribución

de las especies vegetales están estrictamente relacionadas con el perfil geográfico de las isotermas e isoyetas. En el área europea, la evolución del clima en los últimos milenios sigue estando marcada por una tendencia a la disminución de la humedad. Durante el Imperio Romano se presentó un aumento de las temperaturas, especialmente acusado en Europa Central. Según algunos autores, este fenómeno favoreció a las poblaciones bárbaras,

**7.18** Variaciones de las temperaturas medias anuales, a escala mundial, del aire (barras verticales) y de la superficie del mar (línea continua) con respecto al promedio del periodo 1951-1980 (de C.B. Cox y P.D. Moore).



actuando así como una de las causas de la declinación del Imperio. En los siglos que siguieron, los territorios del norte sufrieron cierto aumento de las temperaturas. Reverdecieron hasta las costas de Groenlandia (*groen* = verde), a tal punto que esta isla se convirtió en un lugar de colonización por los vikingos (año 1100). Alrededor del 1300, el clima volvió a enfriarse, y los colonos abandonaron Groenlandia. Temperaturas relativamente rígidas siguieron hasta el siglo XVIII (en la pintura flamenca de la época son frecuentes los paisajes invernales y las representaciones de los canales cubiertos por el hielo). Otra disminución bastante drástica de la temperatura se registró en 1812, cuando el “General Invierno” derrotó a Napoleón en Rusia. Entre 1870 y 1940, asistimos a un aumento generalizado de las temperaturas. En este periodo, muchas orquídeas —que son plantas termófilas— y otros organismos más como el coleóptero coprófago *Sisyphus schaefferi* —igualmente termófilo— extendieron sus áreas de distribución. Tras un intervalo no muy caluroso (1940-1980), las temperaturas volvieron a subir

debido, según parece, al efecto invernadero, mismo que ha sido favorecido por las emisiones de gas carbónico provocadas por las actividades humanas (fig. 7.18). Tómese en cuenta que, en el transcurso del Cuaternario, el elevado nivel de las temperaturas actuales es francamente excepcional.<sup>[178]</sup>

¿Qué nos reserva el futuro? El recalentamiento de la Tierra es uno de los grandes peligros que nos preocupan. Si, por ejemplo, la temperatura media subiera 5°C, y las lluvias aumentaran 10 por ciento, todas las formaciones vegetales del hemisferio boreal se desplazarían unos 1 000 km más al norte. El matorral mediterráneo ocuparía toda Europa Central, mientras los bosques templados reemplazarían la taiga en Escandinavia y Siberia. Si, al contrario, la humedad quedara en los niveles actuales, este mismo aumento de la temperatura provocaría la total desertificación de muchas áreas.<sup>[116]</sup>

Por otra parte, nadie sabe a ciencia cierta en qué proporción el efecto invernadero se debe a las actividades del hombre. De hecho, hace casi 11 000 años la temperatura subió siete grados en tan sólo 50 años, debido a causas puramente naturales.

La sistemática de los seres vivos y la biogeografía histórica se desarrollaron de manera totalmente paralela en el transcurso de los cien años que siguieron a la época de Darwin y Wallace, es decir, hasta mediados del siglo XX. Durante este periodo ambas ciencias, aunque con distinta suerte, acumularon una importante cantidad de datos e hipótesis más o menos puntuales. Sin embargo, el incremento de su contenido teórico fue muy escaso, con excepción de los problemas relacionados con la microevolución, que alcanzaron un gran desarrollo en la llamada “síntesis moderna”, es decir, al integrarse la genética al evolucionismo darwiniano. En cuanto a la biogeografía, el paradigma *centro de origen-dispersión*, como herramienta fundamental para interpretar en sentido histórico el poblamiento de las distintas partes del mundo, surgió en su formulación moderna ya con Wallace y Darwin (véase cap. 1), y permanece inalterado (¡y sin discutir!) en las obras de Matthew, Simpson, Darlington<sup>[146], [147], [340], [499]</sup> y muchos autores más.<sup>[xxiii]</sup> Al mismo tiempo, la **taxonomía**\* no se separó conceptualmente del paradigma seleccionista y a menudo rígidamente adaptativo del darwinismo.

A partir de 1950, y sobre todo de 1966, con la difusión de las ideas de W. Hennig, se inició un intenso debate —que aún sigue abierto— que culminó en una revisión teórica y metodológica profunda tanto en la taxonomía como en el análisis filogenético. A su vez, esto tuvo una repercusión inmediata en la manera de enfocar la biogeografía histórica ya en el propio Hennig,<sup>[257]</sup> pero sobre todo en L. Brundin,<sup>[74], [75], [76], [77], [78], [79]</sup> a quien podemos considerar el fundador de la corriente del

pensamiento biogeográfico conocida como *biogeografía filogenetista* (véase la tercera sección de este capítulo). En el mismo periodo, las ciencias de la Tierra vieron el reflorecimiento de las hipótesis movilizadas en geología. Este tipo de enfoque, que había sido prácticamente abandonado tras el corto periodo de éxito de la teoría de Wegener de la deriva continental (1915), retomó fuerza sobre todo a partir de la década de 1970 gracias a la elaboración de nuevos modelos de interpretación de los mecanismos de movimiento de las placas terrestres y, un poco más tarde, de las “microplacas”, y gracias también a los estudios de paleomagnetismo.<sup>[168], [244], [504]</sup> La visión ya no estática del panorama de las tierras firmes y sus relaciones recíprocas tuvo un enorme impacto en el pensamiento biogeográfico contemporáneo, en primer lugar porque permite formular hipótesis alternativas a las que se basan en la dispersión y comparatlas con las de la paleogeografía.

La crítica de Léon Croizat al enfoque tradicional de la biogeografía histórica y su propia obra científica fueron prácticamente ignoradas por la ciencia oficial hasta el año de 1974, cuando apareció, en *Systematic Zoology*, el famoso artículo de Croizat, Nelson y Rosen titulado “Centers of origin and related concepts”,<sup>[136]</sup> que marcó el nacimiento de la *biogeografía vicariancista* (véase, en este capítulo, la sección 4), donde se integran y complementan el principio de la coincidencia entre tipos de distribución, el análisis filogenético cladístico y la idea de la fragmentación de las biotas.

Sin embargo, el mismo Croizat se separó casi inmediatamente de esta línea de pensamiento, aclarando<sup>[134]</sup> los principios básicos de su propio enfo-



**Cuadro 8.1** DISTRIBUCIÓN EURASIÁTICA DE CUATRO GÉNEROS DE ANGIOSPERMAS

género	España	Italia	Grecia	Turquía	Turkestán	Japón
<i>Genista</i>	<b>47</b>	34	13	6	1	0
<i>Trifolium</i>	54	<b>98</b>	64	25	14	1
<i>Silene</i>	58	65	<b>86</b>	35	49	10
<i>Artemisa</i>	20	17	5	10	<b>68</b>	17

tentos de salvar este orden de dificultades mediante la búsqueda de los gradientes de diversidad o con intentos de distinguir centros de especiación primarios y secundarios. Por ejemplo, la distribución en Eurasia de cuatro géneros de angiospermas (dos leguminosas, una cariofilácea y una compuesta) implica la presencia de cantidades de especies diferentes (en el cuadro 8.1 resumimos en forma algo simplificada los datos del trabajo original),<sup>[524]</sup> región tras región, de acuerdo con gradientes homogéneos. La variación del número de estas especies a lo largo del eje este-oeste permite localizar el “baricentro” de la distribución y diferenciación del género. Por otra parte este enfoque, sin carecer de interés, deja sin solución el problema del centro de origen de los taxones. Las comparaciones entre especies y secciones<sup>1</sup> quizá sean más efectivas; según ciertos autores, este tipo de comparación podría utilizarse para distinguir centros primarios de origen y centros secundarios de diferenciación.

El género *Saxifraga*, por ejemplo (cuadro 8.2), está representado en Asia Oriental por el máximo número de especies; sin embargo, las secciones en las que se divide (que son más antiguas que las especies) son más abundantes en Europa. Según los mismos ciertos autores, ello haría más probable la hipótesis de un centro de origen europeo y de un centro secundario de diferenciación asiático.<sup>[87], [524]</sup>

(2) *El centro de origen de un grupo supraespecífico corresponde al área de la especie más reciente (más evolucionada) del propio grupo.* Este criterio se desprende directamente de la idea ya mencionada: cada especie nueva desplaza a la anterior (más primitiva) hacia zonas periféricas. Igual que el prime-

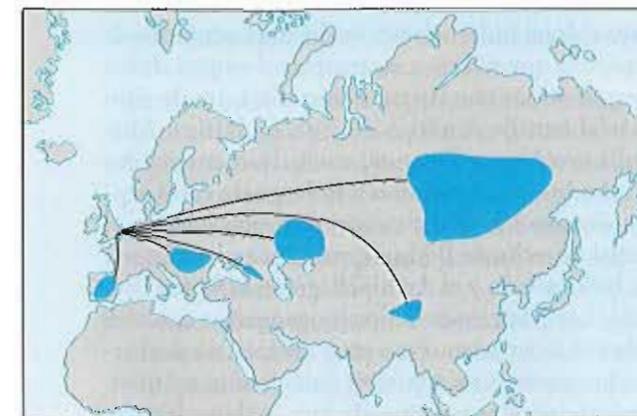
<sup>1</sup> La sección es una categoría taxonómica bastante utilizada por los botánicos, y corresponde a un nivel intermedio entre el género y la especie.

ro, este segundo criterio está viciado por cierto “actualismo”, pues pasa por alto la posibilidad de que, incluso en ausencia de cualquier variación en la fisiografía de la superficie terrestre, los cambios climáticos puedan afectar radicalmente la distribución de las especies en el transcurso del tiempo. Y de hecho, fenómenos de este tipo están bien documentados por las faunas y floras fósiles y subfósiles; basta pensar en los coleópteros subfósiles de un yacimiento hallado en el mismo centro de Londres (Trafalgar Square),<sup>[108], [109]</sup> cuyas áreas de distribución actuales abarcan de manera discontinua el territorio que se extiende entre la Península Ibérica y Siberia (fig. 8.3).

(3) *El centro de origen de un grupo supraespecífico está marcado por la localización de los fósiles más antiguos que corresponden al mismo grupo.* Este criterio, similar al que se utiliza con frecuencia para indicar la época de surgimiento de un taxón, está

**Cuadro 8.2** NÚMERO DE ESPECIES Y DE SECCIONES DE *SAXIFRAGA*

Región	especies	secciones
Europa Central y del Norte	84	12
Mediterráneo	54	10
Siberia	22	6
Asia Oriental	143	8
Este de América del Norte	21	7
Oeste de América del Norte	35	7
México	2	1
Andes	4	1
África tropical	1	1



**8.3** Distribución actual de seis especies de coleópteros que se hallaron en la fauna subfósil de Trafalgar Square, Londres (basado en datos de G.R. Coope).

viciado por un error lógico de cierta importancia. La presencia de los fósiles más antiguos (Cretácico superior) de coleópteros geotrupidos en Asia Central, por ejemplo, representa en realidad solamente el *terminus post quem* la existencia de esta familia está documentada, y no un *terminus ante quem non* el propio grupo existía. Además, estos fósiles no demuestran que el área de distribución de los geotrupidos durante el Cretácico superior se limitara a Asia Central, y menos que ese territorio pueda considerarse el “centro de origen” de la propia familia. Es por lo menos utópico esperar disponer, como escribía Darlington,<sup>[145]</sup> de “un registro fósil realmente satisfactorio”. Además, la idea de que “el fósil más primitivo del grupo se encontraría en el centro de origen, y los posteriores y derivados indicarían claramente la dirección del movimiento” no es fácil de conciliar con el criterio que expusimos en el punto 2.

(4) *El centro de origen de un grupo supraespecífico corresponde al área donde se encuentra el mayor número de formas fósiles.* Para este criterio valen las críticas que ya señalamos al examinar los puntos anteriores. Nótese, en particular, que no siempre la variedad y abundancia de los fósiles conocidos corresponden a la variedad y abundancia de los fósiles que realmente existen.

(5) *El centro de origen de un grupo supraespecífico corresponde al área donde se encuentran las especies que exhiben mayor número de caracteres plesiomorfos.* Este criterio, totalmente opuesto e irreconciliable con el del punto 2, ha sido utilizado, por

ejemplo por Brundin,<sup>[74]</sup> para localizar el centro de origen de algunos grupos de dípteros quironómidos.

Los criterios que se han utilizado para ubicar el centro de origen de un grupo de seres vivos son, en realidad, muchos más: Bueno Hernández y Llorente Bousquets<sup>[81]</sup> enumeran 13, y una búsqueda exhaustiva en la literatura permitiría reconocer todavía más. Entre ellos hay muchos francamente contradictorios: por ejemplo, el criterio de la correspondencia del centro de origen con el área de distribución del elemento subordinado más primitivo es antitético respecto del que sostiene que el centro de origen de un grupo está marcado por la presencia de “formas sintéticas” (término ambiguo con el que posiblemente se quiso indicar la especie o el grupo subordinado que comparte mayor número de características morfológicas y ecológicas con otros miembros del grupo principal).

El segundo elemento del paradigma de la biogeografía evolucionista es la dispersión. Las especies tienden a expandirse en el espacio en la medida que lo permiten las condiciones del medio ambiente y su propia vagilidad total. Este supuesto, junto con lo que acabamos de mencionar sobre el centro de origen, permite que la biogeografía evolucionista interprete la historia del poblamiento del planeta y hasta los casos más complejos de distribuciones disjuntas. Hasta el siglo XIX, este tipo de distribuciones había forzado a los biogeógrafos a elaborar hipótesis referidas a un sinnúmero de “puentes intercontinentales”, efímeros y multiformes o, al contrario, a una serie casi infinita de creaciones separadas en el tiempo y el espacio (véase cap. 1). La anisotropía de la superficie de la Tierra, sin embargo, implica limitaciones más o menos drásticas para la dispersión, muy evidentes sobre todo cuando nos encontramos con distribuciones ampliamente disjuntas. Basándose en este tipo de consideraciones, ya G.G. Simpson<sup>[494]</sup> distinguió tres tipos de posibles conexiones entre biotas diferentes: los corredores, los **filtros\*** y las rutas aleatorias. Cada una de ellas se define por el nivel de resistencia que opone a la dispersión.

Según Wiley<sup>[568]</sup> (quien como vicariancista se opone al paradigma de los biogeógrafos evolucionistas), el postulado según el cual cada taxón surgió en un limitado centro de origen desde donde alcanzó su distribución actual por fenómenos de dispersión también aleatorios, estaría subordinado a la idea de la inmovilidad recíproca de las tierras firmes o, por lo menos, a la convicción de que, si



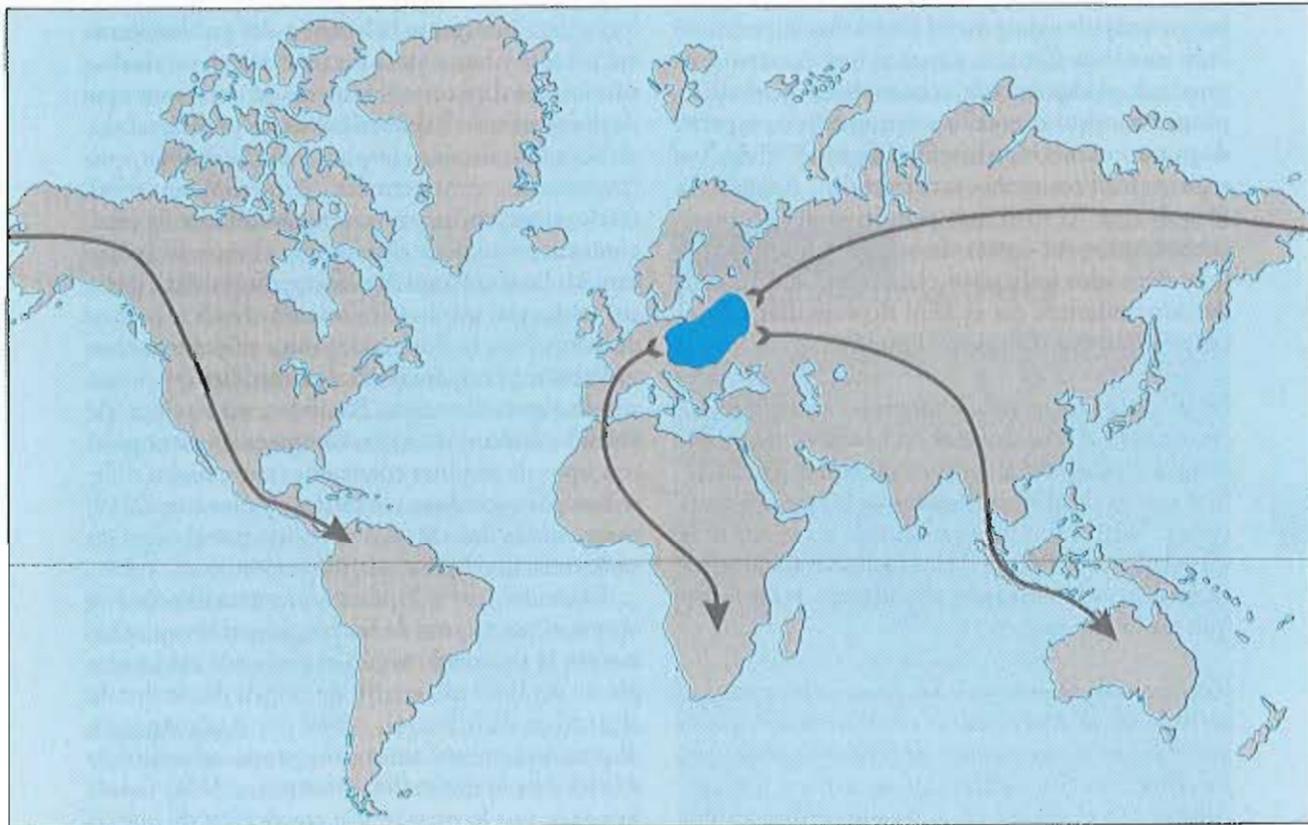
la configuración de la superficie de la Tierra ha variado a lo largo del tiempo, ello ocurrió en tiempos tan lejanos como para que no tuviera ninguna influencia sobre el arreglo espacial de la biosfera.<sup>[146]</sup> Si nuestro análisis de la evolución de las ideas (cap. 1) es correcto, la concepción de un origen de los seres vivos en un momento definido y en un lugar determinado, de donde habrían partido a la conquista del mundo, es en realidad mucho más antigua que la problemática geológica. Y tal vez de este “núcleo duro” (para utilizar un término de Imre Lakatos, filósofo de la ciencia), en torno al cual durante más de un siglo se construyó una ciencia sin duda fascinante, pero epistemológicamente débil, se derive la resistencia de muchos biogeógrafos evolucionistas a aceptar la deriva de los continentes y la tectónica de placas y sus consecuencias en la distribución de los seres vivos. Es por ello que no pudieron aprovechar las oportunidades teóricas y metodológicas que estas nuevas ideas brindaron a la biogeografía histórica.

La consecuencia más llamativa del enfoque evolucionista en biogeografía histórica posiblemente

haya sido el holarticismo, es decir, el conjunto de hipótesis que tiende a interpretar el origen de los grupos afines con distribución disyunta de tipo austral (sur de América del Sur, Sudáfrica, Australia y/o Nueva Zelanda) exclusivamente como resultado de dispersiones a lo largo de rutas septentrionales, que habrían comprendido Eurasia, el actual estrecho de Bering y, para Australia, el oeste de Indomalasia y el Archipiélago de la Sonda (fig. 8.4). Las posiciones de los biogeógrafos actuales sobre el holarticismo son muy críticas; sin embargo, los motivos no son metodológicos ni teóricos. En realidad, el paradigma fundamental queda prácticamente inmodificado, pero unas consideraciones de orden ecológico-evolutivo relacionadas más que nada con la distribución actual de la biodiversidad han hecho que los “centros de origen” se localicen más bien en la franja intertropical, mientras las ideas acerca de las rutas de dispersión, continentales y aleatorias, quedan prácticamente invariables.

Por otra parte, cabe resaltar que este panorama de uniformidad conceptual no fue realmente general. Algunos autores —además de Croizat, del que

8.4 Principales rutas de dispersión de los seres vivos, de acuerdo con el planteamiento holarticista.



volveremos a hablar— ya en las décadas centrales del siglo xx se separaron en forma más o menos tajante de la corriente principal, manifestaron su desacuerdo con el paradigma fundamental de las hipótesis holarticistas y con muchas de sus hipótesis accesorias, y elaboraron ideas originales que tuvieron mayor o menor fortuna. Entre ellos, recordaremos al francés René Jeannel y al mexicano Gonzalo Halffter.

Jeannel fue un profundo conocedor de la sistemática de varios grupos de coleópteros (carábidos, pseláfidos, etc.) y de las faunas cavernícolas. En 1942 publicó una obra de síntesis, *La gènes des faunes terrestres*, un verdadero tratado de biogeografía donde acumula centenares de ejemplos de distribuciones con los que fundamenta sus hipótesis generales. Su forma de proceder es parecida a la que poco más tarde utilizaría Croizat, y en muchos aspectos no se separa de una biogeografía vicariancista *ante litteram*, como resalta Peck en una síntesis reciente (1998). Lamentablemente, la obra de Jeannel apareció en plena guerra mundial, lo cual hizo que en Estados Unidos —bastión de la escuela holarticista— no se conociera sino hasta varios años después. Su trabajo se basa esencialmente en la distribución de los insectos, un grupo deliberadamente no utilizado por los biogeógrafos holarticistas con el argumento de que se conocen muy pocos fósiles y es difícil establecer las relaciones genealógicas. Además, el francés ya no era la lengua dominante de la biología; son conocidas las limitaciones lingüísticas de muchos científicos angloamericanos.

A la luz de las actuales tendencias en biogeografía, vale la pena revisar las ideas de Jeannel. En primer lugar, declara su convencimiento de que la biogeografía oficial —es decir, el análisis estadístico de floras y faunas actuales que concluye en una división del mundo en regiones y categorías subordinadas— recorre una ruta estéril, por lo que plantea abordar los problemas bajo un ángulo nuevo, y que en lugar de hacer una biogeografía estadística se haga una biogeografía histórica. Propone sustituir la noción de especie, que considera en muchos aspectos arbitraria, por la de “línea homogénea”. Después de varios intentos de explicar la distribución de distintas líneas de insectos mediante puentes oceánicos, Jeannel descubre la teoría de la deriva continental de Wegener y, tras señalar los muchos obstáculos que plantea la hipótesis de los puentes, destaca que las ideas de Wegener ofrecen una herramienta lógica y brillante para superarlos. La deriva de los continentes se

convierte así en el paradigma central de la teoría biogeográfica de Jeannel.<sup>[276]</sup> El dominio terrestre está constituido por tres áreas continentales muy antiguas y permanentes, tres grandes asilos donde la vida terrestre se ha mantenido en forma continua en su proceso evolutivo: Laurencia, Angaria y Gondwana. Entre los dos asilos del norte y la Gondwana existe una zona ecuatorial, inestable, frecuentemente cubierta por el mar, pero que en distintos momentos ha permitido el intercambio entre ambos hemisferios.

Al principio del Mesozoico las biotas del mundo estaban conformadas por una mezcla de líneas muy antiguas, originadas en los tres asilos. Estos elementos evolucionaron durante el Mesozoico y el Cenozoico bajo la influencia de un aislamiento geográfico creciente, pero con intercomunicación en algunos momentos (esta posibilidad de antiguos intercambios es un fenómeno que suele pasar inadvertido para varios de los autores vicariancistas contemporáneos). Siempre según Jeannel, en el Triásico estas líneas formaron tres grandes categorías: las líneas laurentinas, las gondwánicas y las angáticas; estas últimas tienen afinidades gondwánicas orientales.

Las líneas gondwánicas son las que ocuparon la Gondwana hasta el Triásico. Su actual distribución disyunta es evidente en muchos grupos, en distintos niveles taxonómicos. La Gondwana empieza a fragmentarse por la fractura meridional del canal de Mozambique (Pérmico), que no separa totalmente África de la India ni de Madagascar. En el Jurásico inferior, con la apertura del Océano Índico, la Gondwana se dividió en dos grandes fragmentos: Inabresia al norte y Paleantártida al sur. Las líneas paleantárticas se encuentran en la actualidad en el extremo sur de América del Sur (Chile), en Australia y Nueva Zelanda; algunas están representadas en Sudáfrica, otras sólo se presentan en América del Sur y en Nueva Zelanda. Son éstas, según Jeannel, las líneas paleantárticas más modernas, que acompañan la flora de *Nothophagus*, es decir, la flora paleantártica que alcanzó Nueva Zelanda en el Cretácico superior, cuando ya estaba separada del zócalo australiano.

La extremidad australiana de la Paleantártida se separa de la India y de Madagascar en el Jurásico superior. Por lo tanto, las líneas prejurásicas, como los marsupiales, han podido distribuirse libremente entre Australia y todo el hemisferio norte. A partir del Jurásico y hasta el Mioceno, Australia no conserva otras relaciones continentales que las que se dan por la Paleantártida. Más tarde,

en el Plioceno, entra en contacto con el área malaia y permite que se reanude el intercambio de líneas terrestres que, debido a motivos climáticos, no rebasan el norte de Australia.

En el extremo americano de la Paleantártida se encuentra el Arquipelago, separado del macizo Brasileño. El Arquipelago se prolongaba hacia el norte durante el Cretácico y principios del Cenozoico, permitiendo que los elementos paleantárticos se extendieran en la misma dirección.

El otro gran conjunto gondwánico, siempre siguiendo a Jeannel, es la Inabresia, integrada por el macizo Brasileño, África, Arabia, Madagascar, India y el macizo Chino-Malayo. En la Inabresia dominaba un clima cálido, así que fue en esa área donde se formaron muchas de las biotas que actualmente son más importantes en el trópico. En los 10 000 km de largo de Inabresia, sobre el paralelo 30° S, se diferenciaron dos centros de evolución separados por barreras de baja efectividad como mares epicontinentales: en el oeste, el que corresponde a las líneas brasileño-africanas, y en el este las líneas gondwánico-orientales, que más tarde se extendieron con frecuencia al hemisferio norte (Zona de Transición China).

Las líneas africano-brasileñas formaron un conjunto hasta el momento en que se produjo la fractura con que empezó a individualizarse, en el Cretácico superior, el Atlántico sur. Más tarde, ya aisladas en América del Sur, se extenderían por todo el continente a partir del Oligoceno. Las ramas africanas llegaron a Madagascar y la India, pero también pasaron a Angaria y, más tarde (Paleoceno-Eoceno), a América del Norte.

En relación con el poblamiento holártico y la penetración hacia América del Norte en distintos periodos del Cenozoico, hay cierta coincidencia entre las ideas de Jeannel y las hipótesis de la escuela holárticista. De hecho, los continentes del norte nunca han sido un problema para la biogeografía histórica —al menos en términos generales—; sin embargo, Jeannel señala una serie de grupos gondwánicos antiguos que llegaron a Angaria en distintos momentos. Son un ejemplo los coleópteros lucánidos del género *Chiasognathus* hallados en el ámbar báltico.

Halffter partió también de la consideración de que, ante la realidad de las áreas disjuntas del sur, no aceptar la deriva continental llevaba a explicaciones dispersionistas que terminaban en verdaderos absurdos. A partir de 1964, y en una serie de trabajos posteriores,<sup>[240], [241], [242]</sup> Halffter desarrolló una herramienta conceptual (el “patrón de distri-

bución”; véase cap. 4) que le permitió definir la Zona de Transición Mexicana como área con muy alto grado de endemismo, pero donde se superponen las afinidades de las biotas neártica y neotropical. En su integración intervienen tanto elementos geográficos (principalmente orográficos) y ecológicos como históricos. Estos elementos históricos no son los mismos para los vertebrados que para los insectos. Parte de los insectos (los elementos antiguos) habría encontrado un escenario geográfico-histórico distinto del actual. Siempre según el autor mexicano, su distribución reciente reflejaría distribuciones muy antiguas y fenómenos de vicarianza que tienen similitudes con los de las plantas, pero que no son iguales a los patrones de dispersión de mamíferos y aves —elementos más modernos—, especialmente en lo que atañe al gran Altiplano Central de México. Las distribuciones de los insectos ponen de manifiesto que existe una verdadera Zona de Transición (no en el sentido de Darlington de “transición-sustracción”, véase cap. 4), ya que los grupos más antiguos, si bien no se enmarcan en los límites definidos entre las regiones Neártica y Neotropical aceptados desde Sclater y Wallace, se superponen a un área más o menos extensa, pero en todo caso muy notable.

En su trabajo de 1964, Halffter realizó una revisión cuidadosa de lo que la biogeografía estadística, a partir de la zoogeografía —referida únicamente a vertebrados—, había producido sobre México. Especialmente desde 1974, el mismo autor ha tratado de elaborar una teoría de síntesis que explique la integración de la entomofauna neotropical tanto como su distribución en la Zona de Transición Mexicana y parte de Estados Unidos. Sus puntos de partida son los siguientes:

- El origen predominantemente gondwánico de la fauna antigua sudamericana.
- Las posibilidades de migración durante el Cenozoico y el Reciente entre América del Norte y América del Sur.
- El valor determinante de la orografía y la ecología de la Zona de Transición Mexicana en la vicarianza y la dispersión.

Desde el punto de vista del método, Halffter considera de importancia trascendente comparar y sintetizar, en vez de excluir, la información generada por las hipótesis de deriva continental y la generada por la concepción de los movimientos migratorios del Cenozoico, es decir, considerar que

ambos fenómenos reflejan situaciones que corresponden a tiempos distintos. De hecho, este autor considera que si se adopta una posición no dogmática, ambos tipos de explicaciones corresponden a tiempos geológicos diferentes y, por lo tanto, a condiciones paleogeográficas distintas. Los fenómenos de dispersión que pueden haber dado lugar a las distribuciones de origen gondwánico llegan hasta el Cretácico y a veces a principios del Cenozoico, aunque la ruta paleantártica permanece abierta hasta el Eoceno para los organismos adaptados a condiciones frías. Distribuciones que se hayan originado después deben explicarse por los fenómenos migratorios entre las masas terrestres americanas y los cambios que ocurrieron en las vías de comunicación entre ellas. En resumen, la teoría de Halffter supone:

(1) La integración, entre finales del Mesozoico y el Paleoceno, en América del Sur, de una biota formada por elementos gondwánicos muy antiguos, elementos africano-americanos y una porción muy importante de elementos claramente autóctonos (en muchos grupos de insectos, por ejemplo, América tiene el mayor porcentaje de endemismos en los niveles de tribu y subtribu).

(2) Entre el Jurásico y fines del Paleoceno hubo un flujo migratorio entre ambas Américas, tanto de vertebrados como de insectos. En los insectos fue dominante la corriente sur-norte, debido a la riqueza de la fauna del sur y a las condiciones tropicales que la favorecieron. Se originaron así los elementos antiguos de origen sudamericano y septentrional en la Zona de Transición Mexicana.

(3) Entre finales de Paleoceno y finales del Plioceno se acentuaron una vez más las peculiaridades de las faunas neotropical y neártica, debido al prolongado aislamiento recíproco de ambas partes del continente americano. En América del Norte el carácter holártico aumenta por los intercambios con el Viejo Mundo. En el altiplano mexicano, y en menor grado en el suroeste y otras regiones de Estados Unidos, parte de los antiguos inmigrantes sudamericanos persiste y tiende a divergir.

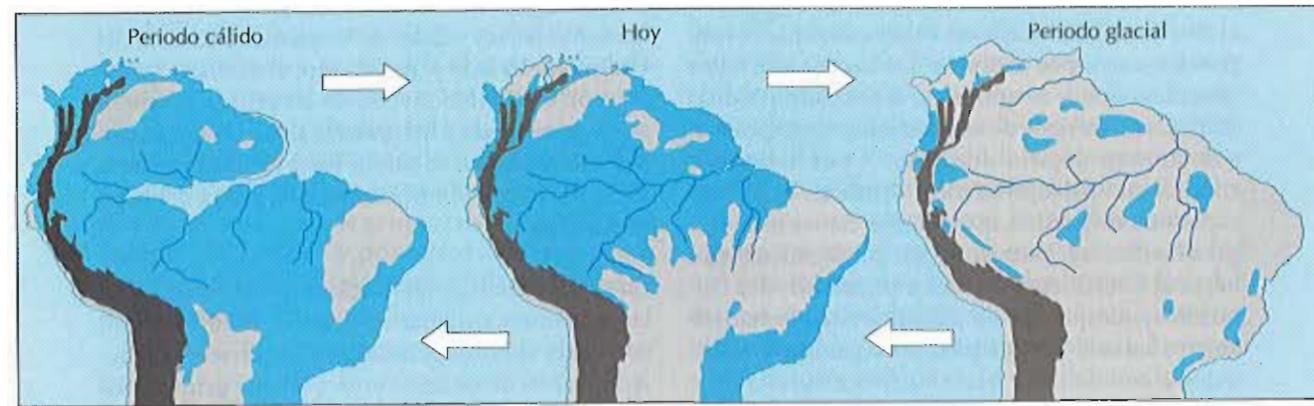
(4) A finales del Plioceno se restableció la comunicación a través del puente centroamericano. La fisiografía del altiplano mexicano y de las tierras altas del sur de México y el norte de América Central era semejante a la actual, lo que determinó dos rutas de difusión para los elementos neotropicales:

las tierras bajas y cálidas de las planicies costeras del Golfo por un lado y, por el otro, el Pacífico. La expansión en sentido inverso de los grupos neárticos se vio restringida a los grandes sistemas montañosos, sin exceder en su mayor parte el límite sur de la Zona de Transición Mexicana, a la altura del Lago Nicaragua.

En su valoración de las relaciones gondwánicas y de las relaciones antiguas en general, Halffter tomó en cuenta el rango genealógico de diferencia reflejado por el nivel taxonómico de los grupos, incluso si tenía que proceder con la máxima prudencia. En la Zona de Transición Mexicana los taxones antiguos pertenecen generalmente al mismo género que sus equivalentes autóctonos, aunque integran líneas de especies separadas. Los taxones modernos, al contrario, suelen pertenecer a las mismas especies que las del norte o el sur, o a especies muy próximas. Estas diferencias, junto con el análisis de la historia geográfica del continente americano, permiten a Halffter establecer un bosquejo de historia e integración de las biotas neártica y neotropical en su actual expresión y señalar, especialmente para los grupos antiguos, una marcada zona de solapamiento entre ambas.

Un desarrollo en cierta forma heterodoxo de la biogeografía evolucionista es la llamada “teoría de los refugios”. Un **refugio biogeográfico\*** o un “arca biogeográfica” es una fracción más o menos extensa de la biota de una región, algo así como una “isla” biogeográfica, que permanece estable respecto de otras colindantes, que por distintos motivos (fluctuaciones climáticas, formación de mares epicontinentales, etc.) sufren cambios o incluso extinciones masivas.<sup>[321]</sup> La hipótesis de la existencia de áreas refugio estables durante largos periodos está presente en forma más o menos explícita desde los comienzos de la biogeografía moderna, y se desarrolló en las décadas de 1930 y 1940 como “teoría de los asilos”.<sup>[274]</sup> En las últimas décadas la teoría de los refugios ha sido retomada, con una nueva formulación, sobre todo por Haffer y Müller. Con el fin de aclarar la importancia del concepto de refugio en biogeografía, señalamos tres ejemplos, empezando por una teoría sobre la biodiversidad de la pluvisilva.<sup>[238]</sup>

Como sabemos, la selva tropical húmeda, así como el arrecife de coral, se caracteriza por su gran riqueza taxonómica y alta diversidad ecológica (o biodiversidad: véase cap. 5). Muy a menudo los ecólogos clásicos explican esto en función de la gran estabilidad climática de estos ambientes durante los



**8.5** Extensión de la selva tropical (áreas en color en la cuenca amazónica y territorios limítrofes) durante distintas fases climáticas. En correspondencia del máximo

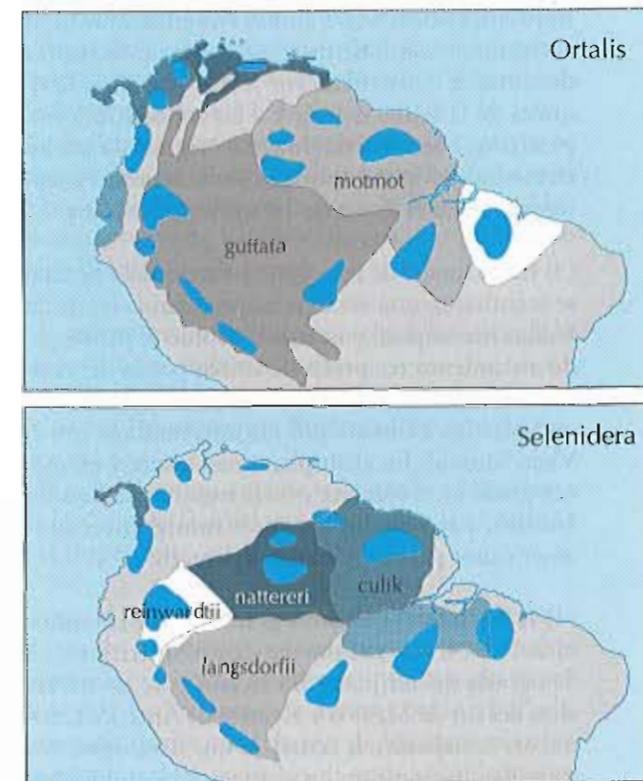
interglacial (a la izquierda) el mar invade una parte de la cuenca fluvial; durante las glaciaciones (a la derecha) la selva se fragmenta y el mar retrocede (de J.D. Lynch).

últimos millones de años. Al contrario, según Haffer, también las selvas tropicales han sufrido de alguna manera el efecto de las glaciaciones pleistocénicas. La cuenca del Amazonas, por ejemplo, se habría vuelto más árida durante los periodos interglaciales, convirtiéndose en una gran sabana. Tan sólo algunas áreas, aisladas entre sí, habrían conservado un nivel de humedad adecuado para que en ellas permaneciera la selva (fig. 8.5). En estas "islas de bosque" las poblaciones de plantas y animales habrían evolucionado en condiciones de alopatria, diferenciándose así nuevas especies. Al terminar cada glaciación, el clima volvía a ser húmedo y las áreas de selva se extendían hasta volver a ocupar todo el territorio de manera homogénea. La repetición de este esquema de alternancia entre especiaciones alopátricas —confluencia de áreas, en correspondencia con los distintos episodios de glaciación— sería responsable, según Haffer, de la extraordinaria riqueza en especies que se encuentra en la pluvisilva tropical. De acuerdo con esta teoría, las antiguas islas de bosque deben considerarse refugios biogeográficos. Su localización puede detectarse superponiendo en un mapa las actuales distribuciones de taxones diferentes (fig. 8.6). La base factual de la teoría se resume como sigue:

- Al patrón de los refugios, que se desprende del análisis de la distribución de ciertas aves, corresponden también las distribuciones de otros taxones diferentes (ranas, lagartijas, mariposas, plantas).
- Respecto de las demás regiones amazónicas, las antiguas áreas de refugio contienen en la actualidad mayor número de elementos endémicos.

- Las especies nuevas que se han diferenciado en los refugios forestales integran grupos que suelen relacionarse con la pluvisilva, prácticamente ausentes fuera de este tipo de ambiente.

**8.6** Distribución de las aves de una subespecie del género *Ortalis* (a) y de una superespecie del género *Selenidera* (b). Las áreas en color marcan los supuestos refugios forestales (de J.D. Lynch).



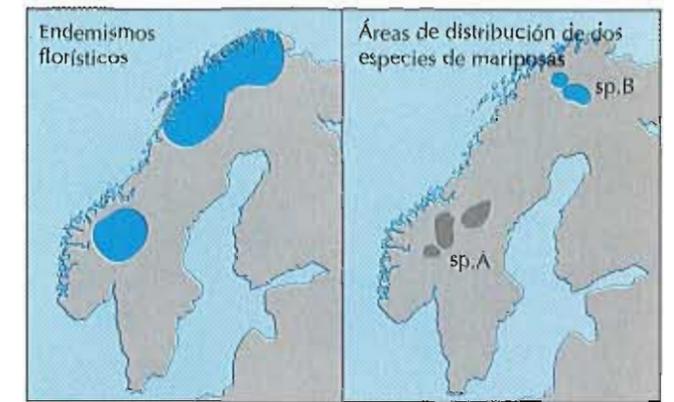
- Los suelos xéricos fósiles se han encontrado solamente allí donde, según las previsiones de la teoría, se hallaron las sabanas, es decir, fuera de las áreas de refugio.

La teoría que acabamos de resumir ha provocado un amplio debate y gran número de objeciones. Una posición de extrema oposición fue la de quienes sostuvieron que los cambios climáticos que sufrió la cuenca amazónica durante las glaciaciones fueron tan drásticos como para impedir incluso la supervivencia de pequeños manchones de selva: los refugios tampoco habrían existido. Sin embargo, actualmente parece demostrada la teoría de los refugios amazónicos.<sup>[560]</sup>

Otra serie de ejemplos concierne a los problemas biogeográficos relacionados con los *nunatak*. El término *nunatak* indica un refugio glacial. Durante las glaciaciones varias regiones de la Tierra quedaron cubiertas por capas de hielo que podían alcanzar espesores de 3 000 m. Tales capas, sin embargo, prácticamente nunca fueron continuas, así que muchas áreas quedaron libres debido a la configuración del relieve o a condiciones microclimáticas. Por ello, muchos organismos pudieron sobrevivir *in situ* y dejar una descendencia que aún perdura. La existencia de un antiguo *nunatak* puede manifestarse en la presencia de patrones de distribución coherentes de elementos filogenéticamente independientes entre sí (fig. 8.7).

Los *nunatak* alpinos estaban ubicados a lo largo de dos series paralelas (fig. 8.8): una próxima al límite norte del casquete glacial que recubría los Alpes y otra próxima a su frontera sur. Lo anterior se deduce de la distribución actual de muchas especies y subespecies endémicas. Un ejemplo muy claro son las cinco subespecies de amapola blanca (*Papaver alpinum*) que se hallan en los Alpes; su distribución corresponde bien a la de tres especies de *Saxifraga* y muchas otras. Estas correspondencias no podrían explicarse si no se admitiera la existencia de antiguos refugios glaciales (en gris en la figura), donde poblaciones aisladas de varios taxones podrían sobrevivir y sufrir un proceso de divergencia.

Otro caso interesante es el de un nematodo parásito de la vejiga natatoria de la trucha de lago americana (*Salvelinus namayush*). El parásito en cuestión, la *Cystidicola farionis*, es una forma especializada exclusiva de la trucha de lago. Durante la última glaciación, tanto el huésped como su parásito fueron borrados de toda América del Norte

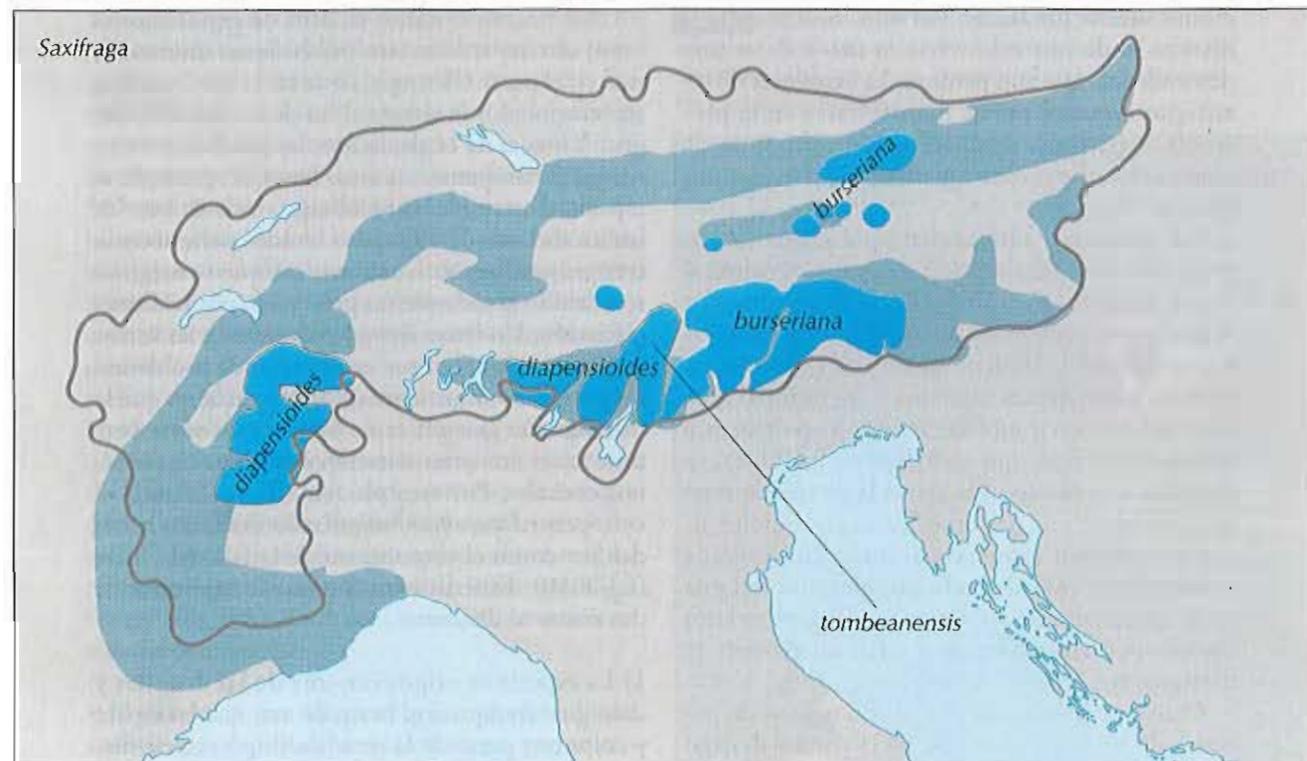
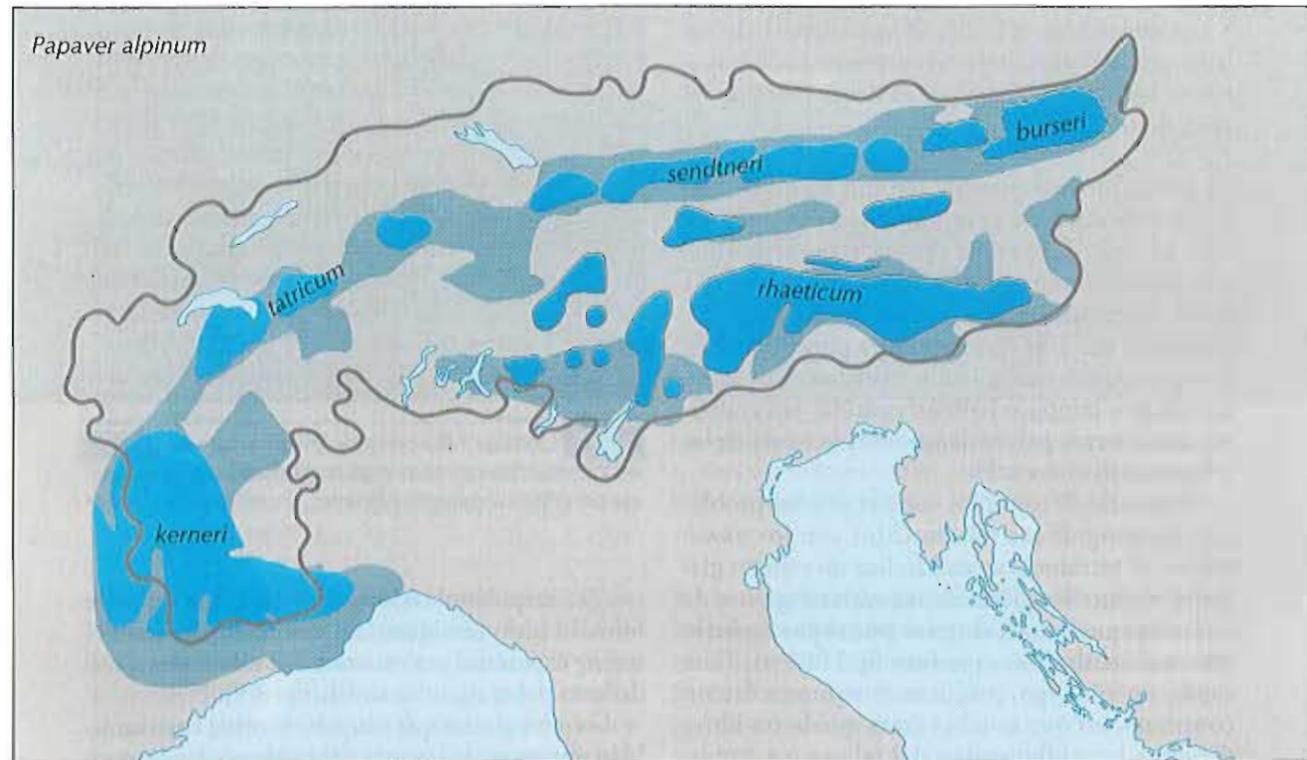


**8.7** Correspondencia entre los áreas de distribución de taxones distintos, pero igualmente debidos a la existencia de antiguos refugios glaciales.

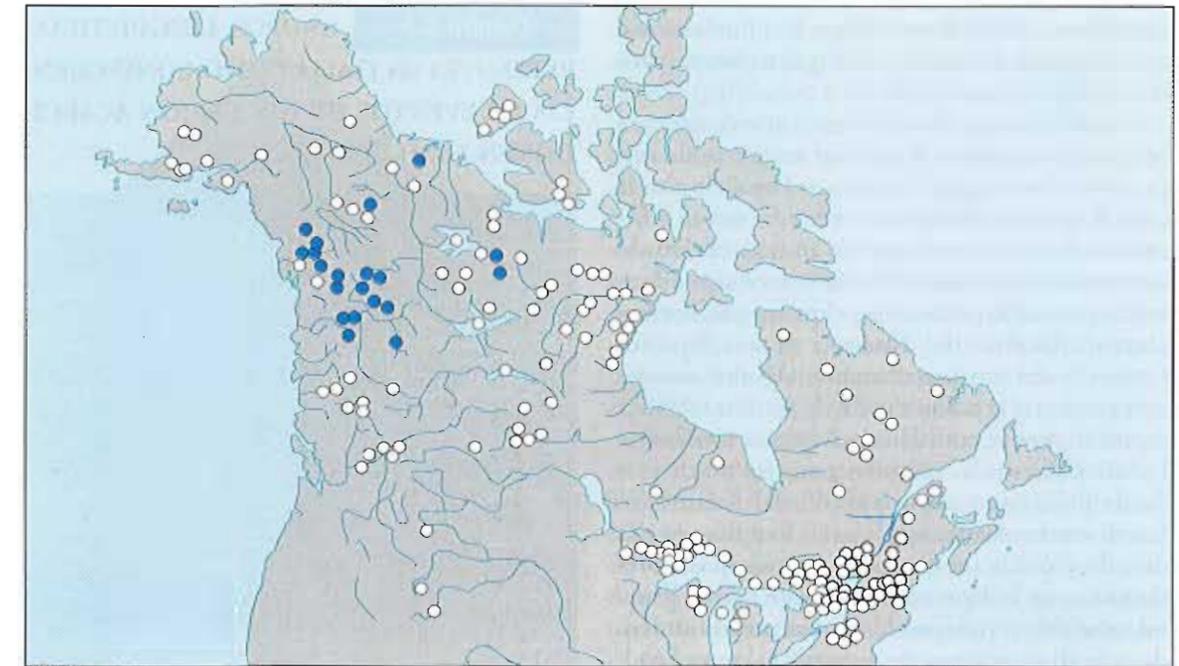
con la excepción de Alaska, donde la tierra quedó libre del hielo (*nunatak*). En consecuencia, actualmente el parásito se encuentra tan sólo en los alrededores del antiguo *nunatak* (fig. 8.9).<sup>[561]</sup>

Un gran glaciar que ocupaba Canadá tuvo también efectos en la historia del poblamiento humano. De hecho, durante cientos de generaciones mantuvo separadas tres poblaciones humanas: una en el norte (Beringia), otra en la costa pacífica septentrional, y la tercera al sur de los Grandes Lagos. A finales de la glaciación, las poblaciones humanas expandieron sus áreas hasta ocupar todo el espacio disponible; sin embargo, todavía hoy los indios de Canadá y Estados Unidos pertenecen a tres grupos lingüísticos distintos que se originaron debido al aislamiento provocado por la última glaciación. Un tercer ejemplo concierne a las llamadas "reliquias". Siempre en el orden de problemas al que nos estamos refiriendo, hay casos en que la distribución geográfica de los seres vivos no permite hacer una interpretación inmediata en términos causales. Por ejemplo, en Nueva Zelanda el coleóptero *Lyperobius huttoni* coloniza tanto la Isla del Sur como el extremo sur de la Isla del Norte (fig. 8.10). Esta distribución puede explicarse de dos maneras distintas:

- 1) La especie se originó en una de las dos islas y consiguió franquear el brazo de mar que las separa y colonizar parte de la otra isla (hipótesis de dispersión).
- 2) El extremo sur de la Isla del Norte tuvo en el pasado conexiones terrestres con la Isla del Sur y estuvo separado del resto de la Isla del Norte por alguna barrera. La actual población septentrional



**8.8** Distribución de cinco subespecies de la amapola *Papaver alpinum* y de tres especies del género *Saxifraga*. En ambas casos la distribución (en color) coincide con dos antiguos cinturones de refugios glaciales (en gris): uno se sitúa cerca del margen septentrional de los Alpes, el otro cerca del margen meridional. Lo línea gris indica el frente del glaciar alpina (de S. Pignatti).



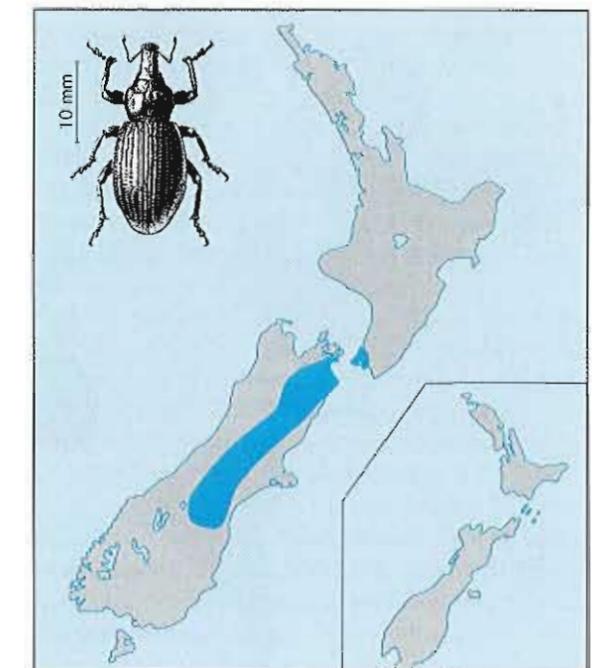
**8.9** Localidades donde se ha buscado la presencia del nematodo *Cystidicola farionis*, parásito de la trucha de lago *Salvelinus namayush*. Actualmente el parásito (círculos en color) se encuentra tan sólo en un área que corresponde al antiguo *nunatak* que comprendía la mayor parte de Alaska (de G. A. Block).

demonstraría la existencia de antiguas conexiones geográficas (hipótesis de población relictual).

Los datos que aquí resumimos no permiten *per se* elegir una de las dos hipótesis; sin embargo, el problema puede plantearse en términos de las distribuciones de otros organismos. Resulta así que el patrón de distribución del *L. huttoni* se repite en unas 60 especies más de distintos taxones, tanto animales como vegetales. Tomando en cuenta que dichas especies no integran un grupo filético homogéneo y que su poder de dispersión es muy diferente, es bastante difícil suponer algo así como 60 eventos de dispersión independientes (hipótesis 1). El criterio de parsimonia hace que sea preferible la idea de un evento único que pueda explicar por sí solo todos los casos (hipótesis 2).<sup>[372]</sup>

Los ejemplos que hemos analizado demuestran en diferentes escalas que es por lo menos posible, y a veces también muy oportuno, formular hipótesis alternativas a las basadas exclusivamente en la dispersión. En efecto, en los casos que mencionamos, el momento inicial de un proceso de evolución biogeográfica corresponde a un evento no de dispersión sino de fragmentación de una biota

**8.10** Distribución del curculiónido *Lyperobius huttoni*. Abajo a la derecha: reconstrucción paleogeográfica de Nueva Zelanda durante el Plioceno (de R.P. Suggate *et al.*, según R. Page).



inicialmente única. Este enfoque será fundamental en la biogeografía vicariancista y, con ciertos matices, en la panbiogeografía.

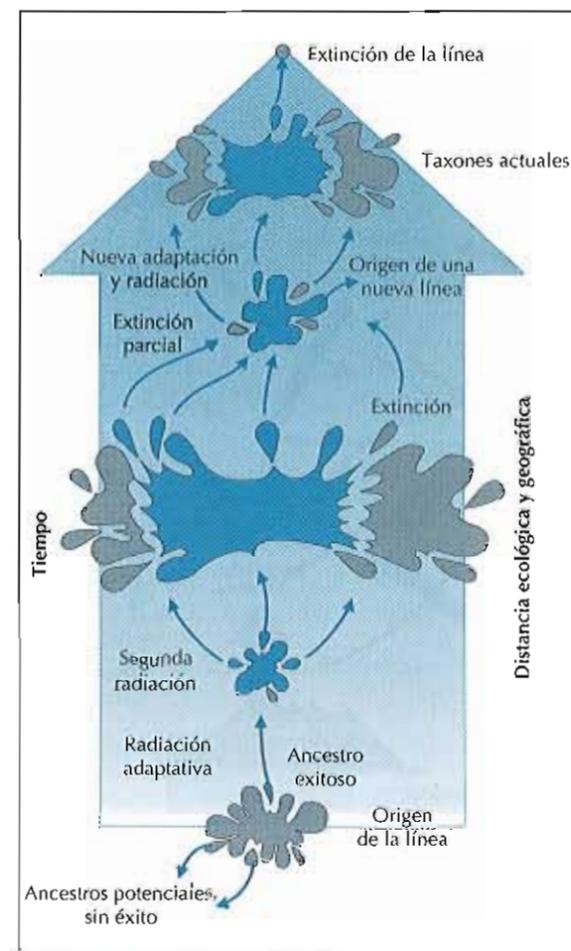
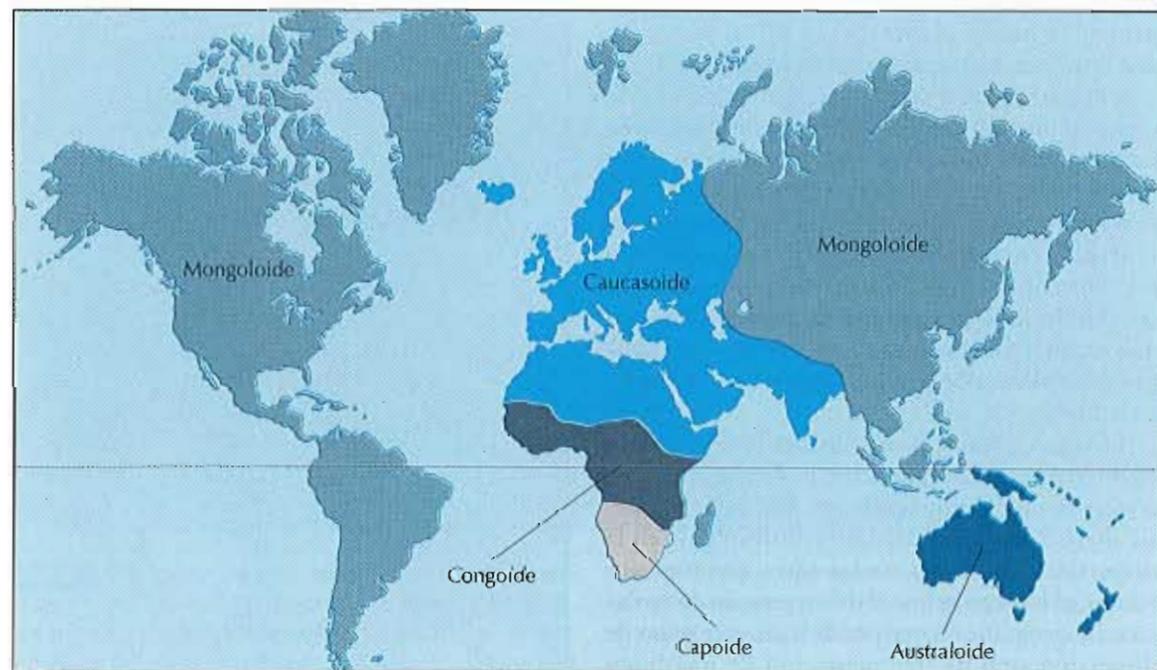
En otros casos, distribuciones aparentemente relictuales se deben en realidad a eventos de dispersión relativamente antiguos. Por ejemplo, la especie humana (*Homo sapiens*) se formó en África entre 0.2 y 0.1 millones de años atrás. De ahí se extendió primeramente a Eurasia y luego a Australia; posteriormente cruzó el puente de Bering, alcanzó América del Norte, y de ahí América Central y del Sur (no obstante, algunos autores sostienen que la colonización de América del Sur y posiblemente también de América Central se habrían efectuado también por vías marítimas desde Polinesia y acaso a través del Atlántico). Las distintas oleadas migratorias han llevado a la distribución de los grupos humanos que representamos en la figura 8.11. En este marco general, ocurrió en tiempos históricos un sinnúmero de episodios menores de dispersión, cuyos resultados actuales son asentamientos lingüístico-étnicos autóctonos que no pueden calificarse de verdaderas reliquias. A título de ejemplo, en el cuadro 8.3 presentamos los principales grupos lingüísticos de Italia, después de una inmigración acaecida en la Antigüedad o en la Edad Media.

**Cuadro 8.3 GRUPOS LINGÜÍSTICOS PRESENTES EN ITALIA COMO CONSECUENCIA DE EVENTOS DE DISPERSIÓN ACAECIDOS EN EL MEDITERRÁNEO**

Lengua	Núcleos históricos
Italiano	Todas las regiones
Provenzal	Piamonte
Ladino	Trentino/ Friuli
Catalán	Cerdeña
Alemán	Trentino/ Valle de Aosta
Esloveno	Friuli/ Venecia Julia
Serbo-croata	Molise
Griego	Puglia/ Calabria
Albanés	de Abruzzo a Sicilia

Otro desarrollo reciente de la biogeografía evolucionista —que por otra parte hasta ahora se ha aplicado solamente al análisis de diversos grupos sis-

**8.11** Distribución en 1492 de los principales grupos étnicos convencionales (de B. Chiarelli).



**8.12** Esquema general del fenómeno de la pulsación del taxón (de T. Erwin).

mismo tiempo el cambio evolutivo y su dimensión geográfica (fig. 8.12) a partir de un centro de origen (primario, o sucesivamente secundario) que experimenta una línea filética a lo largo de ciertas direcciones que son al mismo tiempo espaciales y ecológicas.

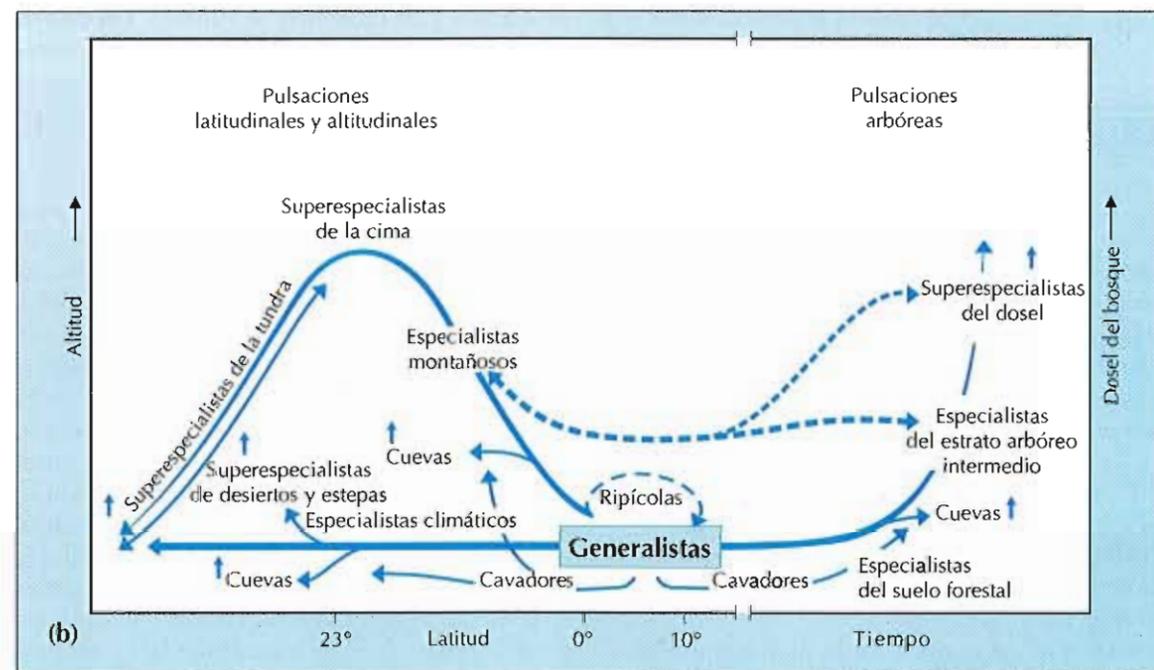
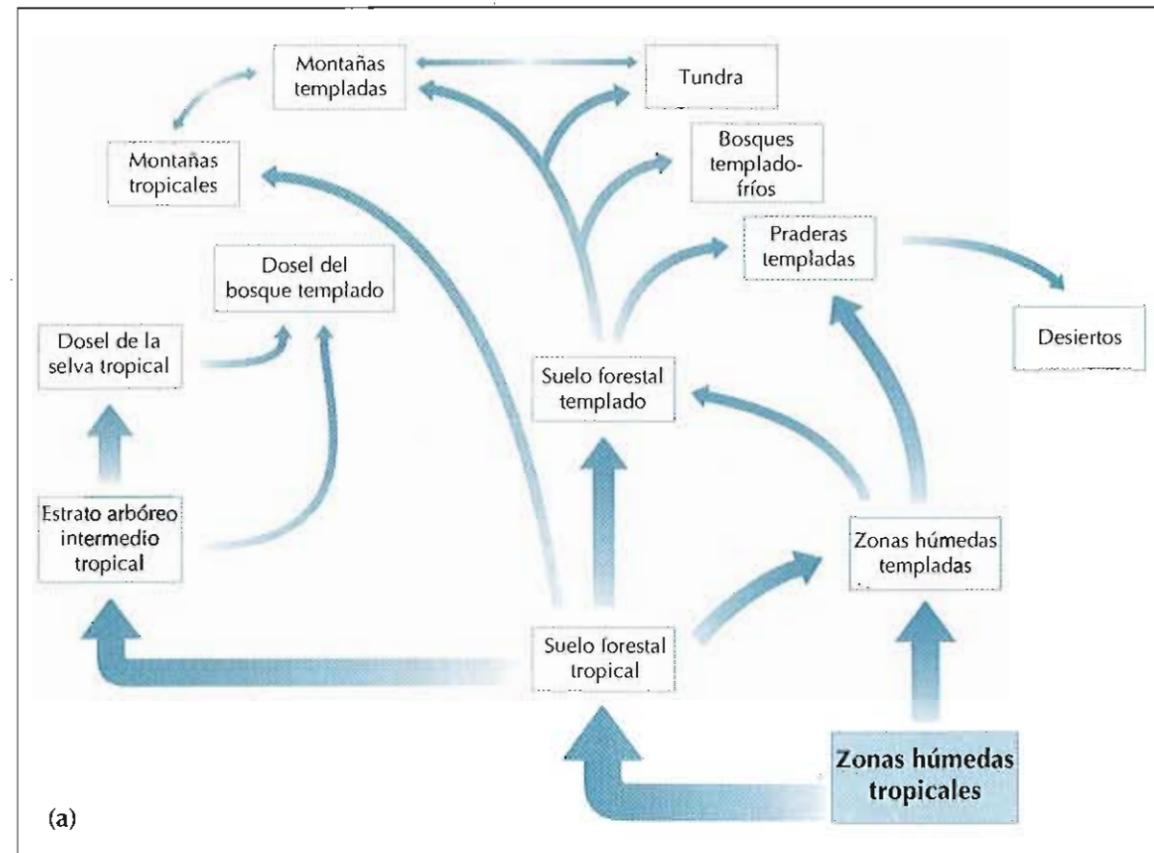
En lo que se refiere a los Caraboidea (fig. 8.13), a partir de algunos centros de origen ubicados en ecosistemas ecuatoriales húmedos ocupados por especies ecológicamente generalistas, se habría iniciado un proceso de expansión que se habría acompañado de la evolución adaptativa hacia distintas especializaciones.<sup>[185]</sup> Ello implicaría la sustitución de las líneas primitivas por elementos más recientes en el centro del área de distribución; estos últimos, a su vez, sufrirían luego otro proceso de diferenciación y dispersión en el espacio sobre las mismas direcciones. El desarrollo cíclico del fenómeno se debería a varios factores, relacionados tanto con el nivel de especialización alcanzado en un momento dado por las distintas ramas filéticas como con factores externos (fig. 8.14).

Un caso que podría interpretarse a partir de este esquema es el del grupo americano de *Onthophagus chevrolati*,<sup>[606]</sup> conjunto monofilético integrado por unas 30 especies de pequeños escarabajos coprófagos que se distribuye entre el sur de Arizona y las montañas de Panamá. Un núcleo ancestral (presente en la Zona de Transición Mexicana al menos a partir del Cenozoico superior) habría sufrido un proceso cíclico de expansión y contracción en el espacio geográfico y ecológico debido a los complejos fenómenos orogénicos y a las fluctuaciones climáticas que se produjeron en esos territorios.

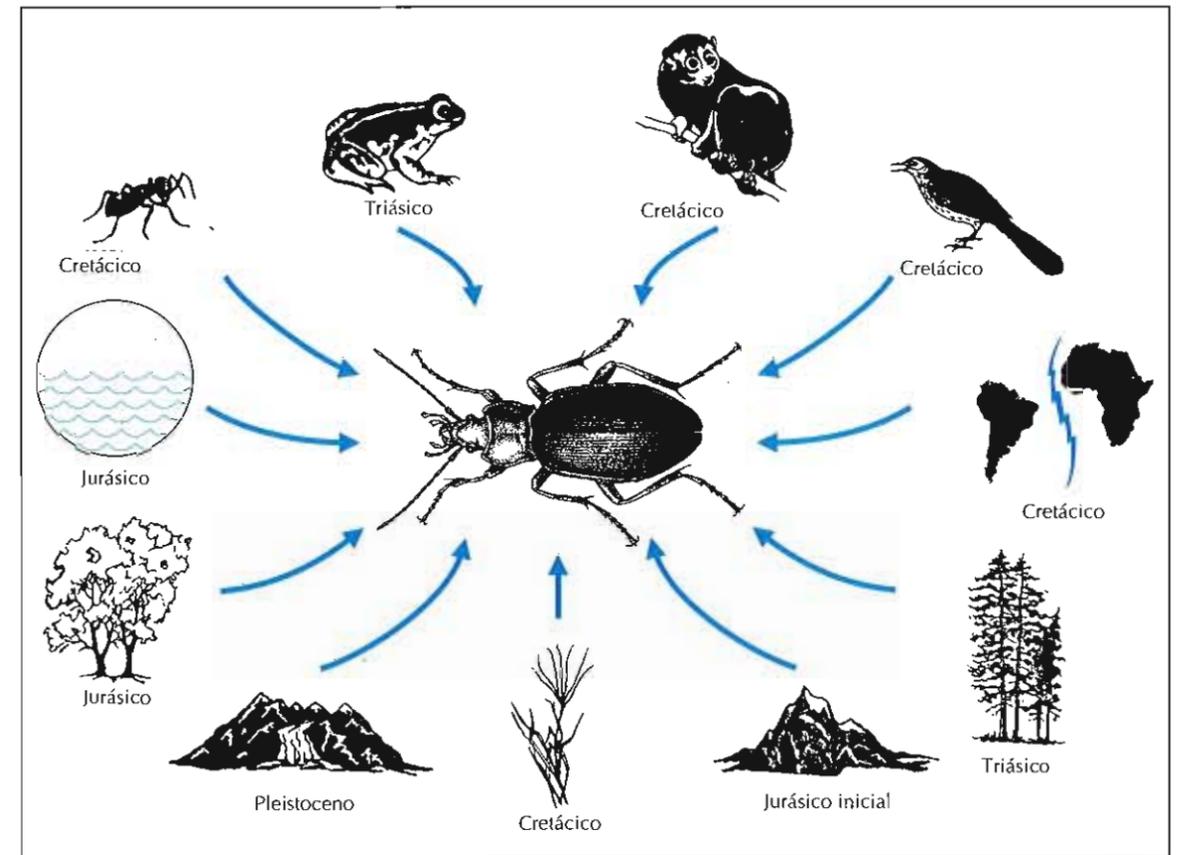
Las ramas filéticas representadas por especies ecológicamente generalistas se desarrollaron en las montañas, mientras dos ramas independientes se separaron en distintas épocas, evolucionaron como especialistas (también desde el punto de vista morfológico) y ocuparon el medio subterráneo, cuevas y madrigueras de los mamíferos. La rama más antigua, ya relictual, está representada por la única especie *O. vespertilio*, que habita una cueva de la parte sur del Eje Volcánico Transversal; las dos subunidades que representan la segunda y más reciente rama filética de especialistas —unas 10 especies, todas foleófilas o cavernícolas— ocupan áreas de distribución homogéneas, una de ellas corresponde al NE de México y a parte de Estados Unidos y la otra es de gravitación netamente más meridional.

temáticos— es la teoría de la *pulsación del taxón* que propuso Erwin;<sup>[184], [185]</sup> esta teoría se basa en el concepto de “ciclo del taxón” ya presente en la obra de Darlington,<sup>[144]</sup> retomado por Wilson<sup>[580]</sup> y vuelto a desarrollar mediante el análisis de un extenso grupo de coleópteros, los Caraboidea.

La teoría de la pulsación del taxón hace hincapié en la premisa de que cada tronco filético, y en su marco, cada rama filética, sufren un proceso de cladogénesis y de radiación adaptativa destinada antes o después a agotarse con la extinción de los grupos sistemáticos que se hayan formado. Esta teoría, que debe mucho a la de los equilibrios intermitentes,<sup>[176]</sup> implica que la evolución ocurre tanto en el tiempo como en el espacio, en ciclos donde se alternan periodos relativamente estáticos con otros de intensa diferenciación y expansión. El término “pulsación del taxón” significa al



8.13 Relaciones entre patrones ecogeográficos y grupos de coleópteros corábidos asociados, interpretados de acuerdo con la teoría de la pulsación del taxón (de T. Erwin).



8.14 Esquema de los principales factores que condicionaron la evolución de los coleópteros corábidos, también desde el punto de vista biogeográfico, a lo largo de su pulsación (de T. Erwin).

8.3 Biogeografía filogenética

El origen de la biogeografía filogenética se remonta a las obras de W. Hennig y especialmente de L. Brundin; su difusión en el ambiente científico empezó en la década de 1960. Desde el punto de vista del método, en términos generales, la biogeografía filogenética no se separa de la biogeografía evolucionista, dado que ambos enfoques implican hipótesis generales acerca de la historia biogeográfica de las áreas en cuestión, fundamentadas en la reconstrucción de las historias biogeográficas de elementos, correspondientes a las mismas biotas, considerados por separado. (Según Hennig,<sup>[258]</sup> si distintos grupos monofiléticos corresponden a un mismo patrón biogeográfico, probablemente compartan una misma historia biogeográfica.)<sup>(xxxv)</sup>

Esta línea de pensamiento se separa de la anterior no sólo porque sus análisis de las relaciones de afinidad entre los taxones se basan en principios y

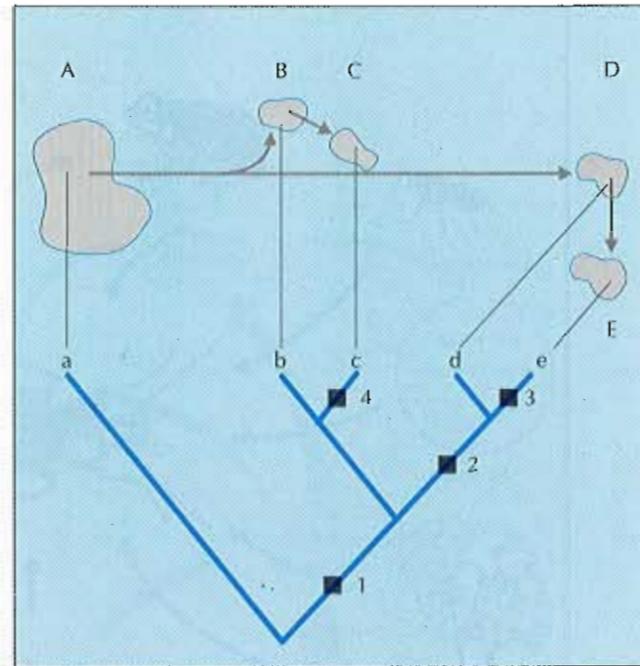
métodos diferentes, sino también por los siguientes criterios:

- *Regla de la progresión.* Se trata de un principio estudiado por Hennig<sup>[258]</sup> y desarrollado por Brundin,<sup>[74], [76], [78], [79]</sup> que representa la proyección en el espacio de la "regla de la desviación". Esta última considera que un evento cladogenético (siempre dicotómico) lleva a la formación de dos especies, de las cuales una se separa menos y la otra más respecto de la condición ancestral. Si admitimos, con los cladistas, que el modelo de especiación más común en la naturaleza es el alopátrico, y que ésta —al menos en términos probabilísticos— ocurre a partir de dos conjuntos poblacionales desiguales, ello sería el efecto de una modalidad de segregación de ambos conjuntos. En forma algo reduccionista, los críticos de la biogeografía filogenética afirman que en realidad esto ocurriría sólo

si la especiación empezara a partir de la separación de un núcleo poblacional periférico muy pequeño. Puesto que para los cladistas la especiación no tiene *forzosamente* implicaciones adaptativas, la rama derivada siempre es la que se origina en un conjunto poblacional periférico —no necesariamente muy asimétrico respecto de la población central—, mientras que la rama primitiva se desprende de la población central. En términos espaciales lo anterior significa admitir la ecuación apomorfa = **apocoría\***, y, más en general, invertir las relaciones tradicionales entre el centro de origen de un taxón (concepto que los biogeógrafos filogenetistas comparten con los evolucionistas) y las áreas de distribución de sus elementos subordinados. Para los biogeógrafos filogenetistas el área del elemento subordinado más primitivo de un taxón (fig. 8.15) es la que ha mantenido las relaciones más estrictas con el centro de origen, entendido éste como *el área de distribución del ancestro exclusivo del propio taxón*.

• **Vicarianza.** Otra diferencia importante entre ambas escuelas biogeográficas atañe al problema de la dispersión, sobre todo a la dispersión aleatoria y de grandes distancias. Los biogeógrafos filogenetistas,<sup>[32], [74], [117], [118], [121], [256]</sup> aun recurriendo con frecuencia a hipótesis de dispersión, no pasan por alto la hipótesis alternativa, es decir, que la presencia en áreas separadas de grupos hermanos puede resultar de la fragmentación de biotas previamente únicas. En otras palabras, sostienen la posibilidad de la *vicarianza*, que en la década de 1970 se convertiría en uno de los fundamentos conceptuales y metodológicos de la corriente del pensamiento biogeográfico que se conoce, precisamente, como vicariancismo (véase la siguiente sección). En realidad, este enfoque plantea una diferencia profunda entre la biogeografía evolucionista y la filogenetista; de hecho, mientras el biogeógrafo evolucionista se ciñe a una visión ecológico-evolutiva en la que la superficie de la Tierra se considera poco más que el mero soporte físico donde se desarrolla la vida y su historia, para el biogeógrafo filogenetista las relaciones entre evolución de la vida y la de la Tierra son más estrictas y menos casuales.

Finalmente, según los principios de la taxonomía filogenetista, los biogeógrafos de esta escuela admiten cierta correspondencia entre el nivel taxonómico de un grupo y su edad relativa: en un ámbito comparable, por ejemplo en el marco de una misma clase u orden (es obvio cuando se trata de grupos estrictamente monofiléticos), una familia o una



**8.15** Según los biogeógrafos filogenetistas, debido a las relaciones entre los taxones (los ramas filéticas derivadas están marcadas por los cuadrados negros) el área A es la que mantiene las relaciones más estrictas con el centro de origen del grupo. Las flechas indican la dirección de la dispersión o lo secuencia de los eventos de vicarianza.

tribu son más antiguas que un género, etc. Los biogeógrafos evolucionistas ortodoxos, que en principio reconocen también grupos parafiléticos, están en desacuerdo con este postulado.

Desde el punto de vista metodológico, podemos resumir como sigue los pasos de un análisis biogeográfico filogenetista:

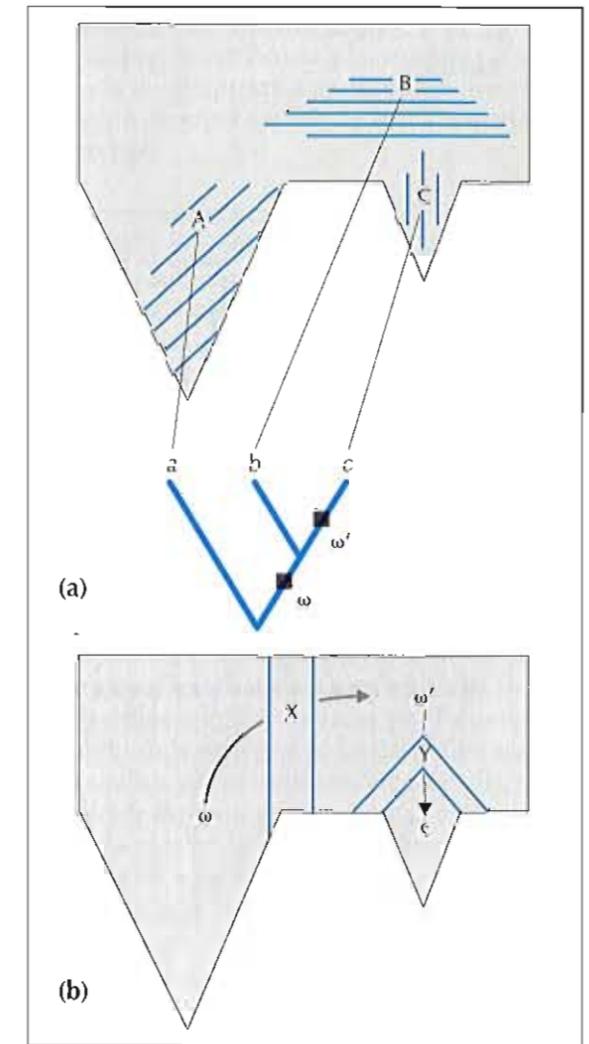
- Identificación de grupos monofiléticos y análisis de las relaciones entre elementos subordinados, de acuerdo con procedimientos cladísticos.
- Proyección de los cladogramas obtenidos sobre el mapa de las áreas implicadas.
- Identificación de centros de origen de los grupos subordinados mediante la regla de progresión e identificación de la dirección o las direcciones de su difusión.
- A partir de lo anterior, formulación de hipótesis sobre la historia biogeográfica del grupo o de los grupos analizados y sus entidades subordinadas.
- Comparación con datos de la geología. El significado de tal comparación es múltiple: la congruencia entre hipótesis sobre historia biogeográfica de

los seres vivos e hipótesis concernientes a la historia de las áreas implicadas se utiliza, en primer lugar, como “test externo” para contrastar hipótesis filogenéticas que se desprendan del análisis de los caracteres. De no encontrarse incongruencias, la historia geológica puede permitir la datación absoluta de los eventos de cladogénesis que determinan la filogenia de los grupos estudiados, así como la localización de los posibles eventos de vicarianza relacionados con el surgimiento de barreras biogeográficas en el transcurso del tiempo.

No consideramos innecesario aclarar lo acabamos de resumir mediante un ejemplo hipotético: sea *A-us* un grupo monofilético representado actualmente por las tres especies *a*, *b*, *c*, cuyas áreas de distribución sean *A*, *B* y *C* (fig. 8.16). Las relaciones filéticas entre las tres especies son las del cladograma de la figura. Tomando en cuenta lo anterior (y la distribución, no ilustrada, del grupo hermano de *A-us*), podemos inferir que la distribución del ancestro  $\omega$  correspondería a *A*. Del área  $\omega$  se habría extendido hacia *B*, sufriendo un primer evento de cladogénesis debido a la intervención de una barrera en *X*, que provocaría la separación entre *a* y  $\omega'$ . La dispersión posterior de  $\omega'$  hacia el sur, y el efecto de otra barrera (*Y*), provocarían finalmente la diferenciación de  $\omega'$  en sus descendientes actuales, *b* y *c*.

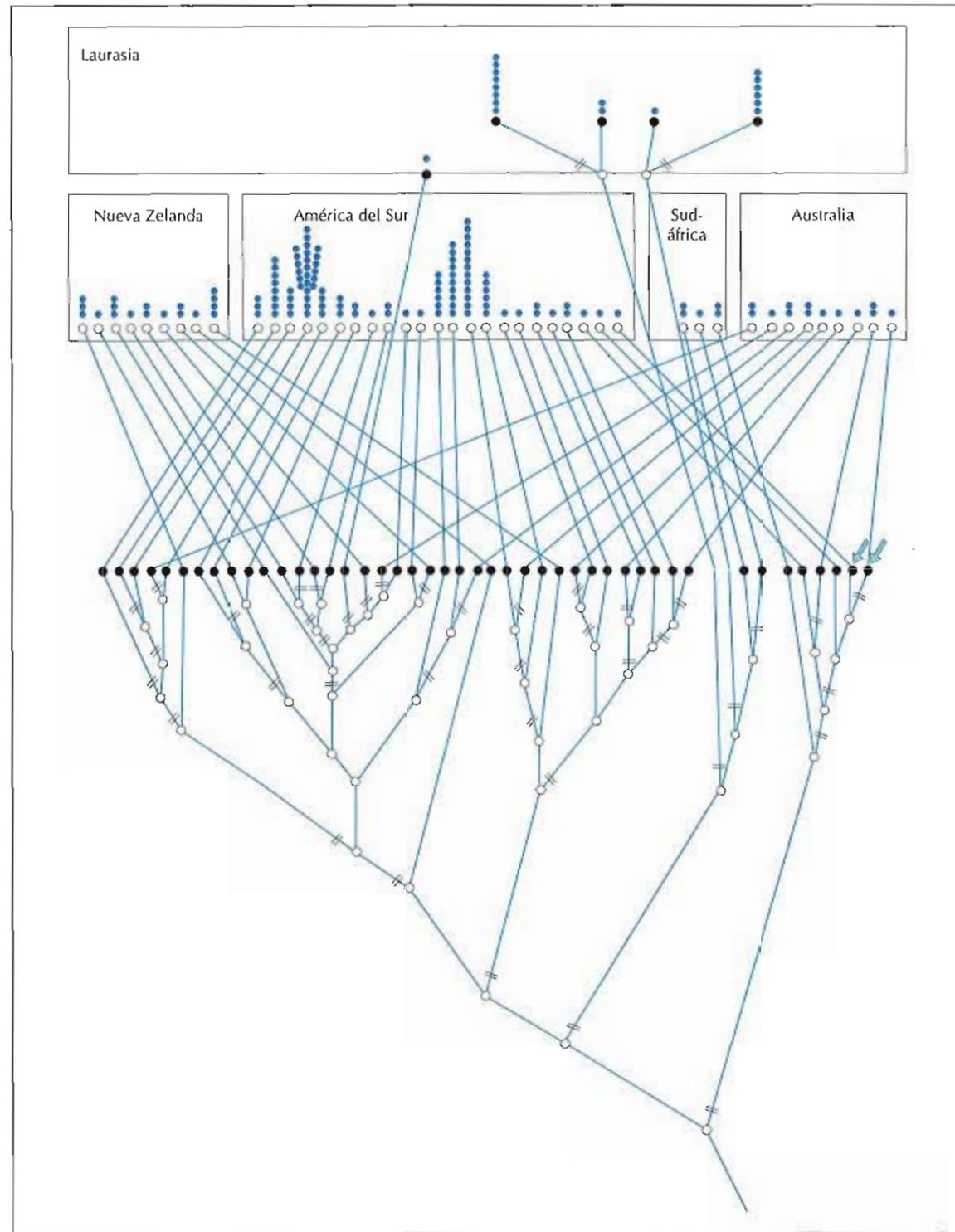
Es evidente que la comparación entre este esquema y la reconstrucción de la historia geográfica de las áreas contempladas permite elegir entre vicarianza y dispersión como causas de los eventos cladogénéticos e intentar una datación absoluta del fenómeno. Además, esta comparación es un test externo para la hipótesis filogenética de la figura 8.16a. En caso de conflicto entre ambas hipótesis, la decisión puede basarse en la comparación con otros grupos monofiléticos distribuidos en las mismas áreas. Es evidente que cladogramas topológicamente iguales, pero con diferentes relaciones de apomorfa-plesiomorfía entre las distintas ramas, llevarían a formular hipótesis biogeográficas distintas.

Un ejemplo clásico de análisis biogeográfico filogenético es el trabajo de Brundin<sup>[74]</sup> referido a algunos grupos de dípteros quironómidos del hemisferio austral, cuyos resultados están resumidos en la figura 8.17. De la figura se desprende que: (1) no hay relaciones filogenéticas directas entre las especies australianas y las de Nueva Zelanda. (2) Los grupos hermanos de algunos taxones australianos se hallan en América del Sur. (3) América del Sur y Nueva Zelanda están en situaciones



**8.16** De la distribución actual de las tres especies *a*, *b* y *c*, vicariantes geográficas en las áreas *A*, *B* y *C*, y de sus relaciones filéticas esquematizadas en el cladograma, se obtiene la hipótesis de una historia biogeográfica de dispersión hacia el este y el sur, o de una serie de especiaciones, que sucesivamente se comporo con lo historio de las líneas de onisotropía del área en cuestión (*X*, *Y*: borreiros;  $\omega$ ,  $\omega'$ : oncestros) (modificado de Zunino, 1988).

análogas. (4) Las especies australianas exhiben siempre características apomorfas respecto de las sudamericanas: desde un enfoque filogenetista, esto significa que Australia siguió recibiendo inmigrantes sin enviar taxones desde ella. (5) La Antártida, en conclusión, actuó como un doble corredor para la expansión de los elementos sudamericanos: hacia Australia y, separadamente, hacia Nueva Zelanda.



**8.17** Esquema de las relaciones filéticas y biogeográficas de los dípteros quironómidos Podonominae y Aphroteniinae, en la interpretación de L. Brundin. Las líneas filéticas relativamente apomorfas están señaladas por el símbolo =; la consistencia específica de los distintos gru-

pos está indicado por los puntos en calor asociados a la proyección geográfica del cladograma. Los dos taxones marcados por flechas son un ejemplo de vicarianza biogeográfica (de L. Brundin).

Además, de las relaciones trasantárticas entre las biotas de tierras firmes australes el autor deduce que:

- Las relaciones trasantárticas entre las biotas de las tierras firmes australes se desarrollaron durante un periodo en el que tales tierras estaban directamente unidas entre sí.
- Las conexiones entre esas tierras se interrumpieron durante una secuencia temporal cuyo inicio corresponde a la separación de África del Sur. En nuestro caso, entre los grupos apomorfos es en África donde se encuentran los más plesiomorfos. El evento siguiente fue la interrupción de las conexiones entre el continente Antártico y Nueva Zelanda —que nunca tuvo conexiones directas con Australia—. Más tarde, se interrumpió también la continuidad entre Australia y la Antártida; finalmente, la Antártida se separó también, quizás en tiempos relativamente recientes, de la Patagonia.
- Esta secuencia de acontecimientos, cuyo fundamento procede de la secuencia de las relaciones filéticas entre los elementos que integran las biotas de las áreas consideradas, es coherente con los datos de la geología (fig. 7. 6). Además, la sucesión de eventos paleogeográficos permite interpretar algunas cladogénesis como efectos de eventos vicariantes —las fragmentaciones de la Gondwana que acabamos de estudiar—, que correspondían respectivamente al Jurásico superior, al Cretá-

cico inferior y al Cretácico medio. Otras cladogénesis no pueden atribuirse a las mismas causas, y por ende se interpretan a partir de fenómenos de dispersión aleatoria a través de barreras marinas o de otro tipo.

Es evidente que el procedimiento de análisis de la biogeografía filogenerista, desde el punto de vista metodológico, es mucho más riguroso que el de la biogeografía evolucionista; sin embargo, pueden hacerse varias críticas. Por parte de la escuela evolucionista debe mencionarse al menos la de Darlington,<sup>[148]</sup> quien califica de simplistas y apriorísticos tanto el enfoque rígidamente dicotómico del proceso de cladogénesis como la regla de la progresión y, en particular, el nexa entre el elemento más primitivo y el centro de origen. Además, de acuerdo con el postulado de que la dispersión estaría condicionada por variaciones ecológicas que implican grupos distintos e independientes, considera carentes de fundamento, o en todo caso apriorísticas, las relaciones entre la historia biogeográfica de los grupos estudiados por Brundin y la posible historia geológica de las tierras australes.

El análisis y la polémica en biogeografía, sobre todo desde el punto de vista teórico, se han incrementado más en los años siguientes, debido en gran medida a las nuevas escuelas y corrientes de pensamiento, a las que dedicamos las secciones que siguen.

#### 8.4 Biogeografía vicariancista

El famoso y polémico trabajo de Croizat, Nelson y Rosen<sup>[136]</sup> representa el nacimiento de la biogeografía vicariancista, aunque debe señalarse que fue rechazado casi inmediatamente después de su publicación por Croizat,<sup>[134]</sup> quien criticó duramente muchos de sus aspectos y reivindicó al mismo tiempo la originalidad e independencia del enfoque panbiogeográfico que él mismo había elaborado con anterioridad.

En el trabajo en cuestión, se intenta por primera vez una síntesis entre el principio de Croizat de la búsqueda de patrones de distribución congruentes con las biotas y sus áreas de distribución (*general tracks*; véase la siguiente sección), y los de Hennig de la sistemática filogenética. Vale señalar la diferencia conceptual entre la biogeografía vicariancista (y la panbiogeografía) y las escuelas que analizamos en las secciones precedentes: mientras la biogeografía evolucionista y la filogenetista in-

tentan reconstruir la historia biogeográfica de las biotas a partir de las *historias biogeográficas de los distintos grupos de organismos* que las integran, la biogeografía vicariancista y la panbiogeografía tratan de reconocer *patrones de distribución* y reconstruir *historias biogeográficas generales* capaces de explicar las distribuciones correspondientes. En otras palabras, las dos primeras escuelas intentan establecer un patrón mediante la suma de diversos procesos históricos no forzosamente interdependientes; las otras dos buscan reconocer procesos causales comunes que puedan explicar la existencia de patrones homogéneos.

Desde el punto de vista metodológico (no teórico), para la biogeografía vicariancista (o clado-vicariancismo), resulta fundamental el fenómeno de la vicarianza. En otra ocasión ya hemos aludido a este fenómeno; sin embargo, consideramos oportuno desarrollar algo más el tema en el contexto



presente. El término “vicariante” se usa con significados distintos en la biología. En un marco biogeográfico puede tomar tres significados diferentes. Mediante *especie* (o *taxón*) *vicariante* se indica con frecuencia el taxón hermano del elemento considerado, independientemente de su distribución geográfica y las características ecológicas de ambos. Por *vicariantes geográficos* (o simplemente “vicariantes”) entendemos generalmente los grupos hermanos, o en todo caso elementos estrictamente afines entre sí, con *distribuciones geográficas diferentes y separadas* (por ejemplo, en la figura 8.17, la especie australiana y la sudamericana indicadas por flechas, o la nutria eurasiática *Lutra lutra* y la americana *L. canadensis*). Finalmente, el término *vicariante ecológico* se aplica a dos o más especies o grupos ecológicamente equivalentes que integran biotas diferentes, independientemente de sus posibles relaciones filéticas mutuas (los rumiantes del Viejo Mundo y los canguros australianos son de los pocos herbívoros que pueden digerir la celulosa; sin embargo, los nexos de parentesco entre ambos grupos son relativamente lejanos). Es patente que los tres significados del término “vicariante”, aun siendo distintos, no son mutuamente excluyentes: los zopilotes y demás aves carroñeras americanas son vicariantes ecológicos (y geográficos) de los buitres del Viejo Mundo, mientras el elefante africano y el de la India (aunque fuera algo incierta su condición de especies o géneros hermanos) pueden considerarse vicariantes desde todo punto de vista pues, además de sus relaciones filéticas exclusivas, ocupan nichos ecológicos homogéneos, pero áreas geográficas distintas.

Es evidente que en un contexto biogeográfico histórico, y en el marco de un enfoque donde predominan los aspectos genealógicos, es necesario distinguir la vicarianza como efecto de un *proceso filogenético* de la que resulta de un *proceso adaptativo* que podría producir convergencias o divergencias “espurias”. Si nos mantenemos en un ámbito supraespecífico, esta discriminación no suele implicar dificultades mayores, por lo menos desde el punto de vista conceptual. No ocurre lo mismo en el nivel de especie. Es casi trivial recordar que los individuos y las poblaciones no son todos iguales en toda el área de distribución. Por ejemplo, una especie dada de árbol puede estar representada por individuos muy altos en las llanuras, y por otros más bajos, de aspecto distinto, en las montañas. Se nos plantea, pues, la pregunta siguiente: ¿A qué se deben estas diferencias que aparecen en fracciones del área de distribución distintas tanto desde el

punto de vista espacial como ecológico? ¿El fenómeno se debe tan sólo a causas selectivas, de orden meramente ecológico, como un clima suave que favorece el crecimiento o un clima severo que actúa en sentido opuesto? O ¿se trataría de dos conjuntos poblacionales que (en alguna etapa de un proceso de divergencia) se han diferenciado debido a cierto periodo de aislamiento, independientemente de una posible (pero no necesaria) presión selectiva divergente? En otras palabras, nos planteamos el interrogante de si las variaciones geográficas de una especie deben considerarse *ecogenéticas* (relacionadas con las condiciones ecológicas todavía actuales), *filogenéticas* (es decir, genealógicas y debidas a acontecimientos históricos previos), o ambas. Como ejemplo de variación ecogenética recordaremos el caso del díptero *Drosophila buzzatii*, de introducción paratropical accidental en Australia con la importación de una suculenta en el siglo XIX. A pesar del tiempo relativamente corto que ha transcurrido desde su introducción, las poblaciones australianas de esta especie han desarrollado una notable variación de su patrón isoenzimático que sigue un gradiente N-S sobre los 2 000 km de las costas orientales de Australia que han logrado colonizar. La comparación entre estas poblaciones, que se llevó a cabo mediante análisis de componentes principales, demostró que existe un gradiente enzimático que corresponde al gradiente climático latitudinal: es patente, en este caso, que las diferencias entre poblaciones locales tienen un origen ecogenético, es decir, se deben a adaptaciones moleculares a las condiciones ecológicas actuales.

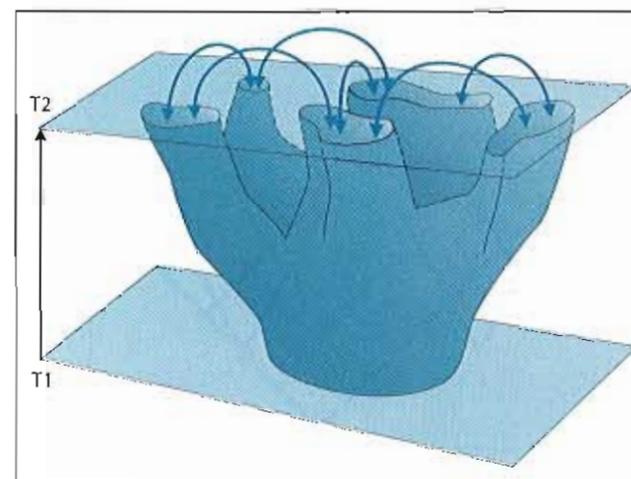
Como ejemplo de variaciones filogenéticas podemos mencionar el caso de la cobra de anteojos (*Naja naja*). En las Filipinas, esta serpiente está representada por tres grupos de poblaciones (que los herpetólogos consideran otras tantas subespecies). El primer grupo ocupa Luzón y otras islas del norte, el segundo Mindanao y las islas del SE, y el tercero coloniza Palawan y otras islas del SO. En todo el archipiélago de las Filipinas no se dan diferencias ecológicas que justifiquen esta situación; sin embargo, la distribución de los tres conjuntos poblacionales coincide con los tres bloques emergentes, de los que, según los paleogeógrafos, se habrían diferenciado las Filipinas actuales. Lo anterior permite plantear la hipótesis de que el poblamiento original de las Filipinas habría sido homogéneo y se habría fraccionado primeramente en tres subunidades; luego, el aumento del nivel del mar habría fraccionado esos bloques, creando un

archipiélago formado por gran número de islas más pequeñas. El antiguo patrón geográfico sigue siendo reconocible en la distribución actual de las subespecies de la cobra de anteojos, cuyo origen se remonta a un proceso filogenético más que a uno ecogenético.<sup>[530]</sup>

En ausencia de un análisis cladístico riguroso, no siempre es fácil discernir entre ambos procesos que, por otra parte, pueden coincidir en un mismo grupo. En primera instancia puede aplicarse el criterio que sigue: las variaciones ecogenéticas corresponden a gradientes de selección que no tienen por qué ser forzosamente congruentes: de la variación de un conjunto de caracteres no es posible inferir el patrón de variación de otro conjunto. Por lo tanto, en general no es posible reconocer subunidades sistemáticas definidas a partir de estos caracteres. Por el contrario, en el caso de las variaciones filogenéticas, conjuntos diferentes de caracteres son mucho más congruentes entre sí y, por ende, permiten individualizar subunidades sistemáticas que son efecto de un proceso de especiación a distintos niveles de divergencia. El caso de la cobra de Filipinas es un ejemplo típico de proceso filogenético desencadenado por eventos de vicarianza.

Cabe subrayar que no es cierto que la biogeografía vicariancista asigne *a priori* mayor peso al fenómeno de la vicarianza que al de dispersión en el proceso de formación de las biotas (fig. 8.18).

**8.18** Vicarianza: una población ancestral (tiempo 1) puede dar origen a poblaciones aisladas por fragmentación de su área de distribución primitiva (tiempo 2). Dispersión: en alternativa, poblaciones separadas pueden formarse por dispersión y colonización de áreas adecuadas (flechas) (de T. Racheli y A. Zilli).



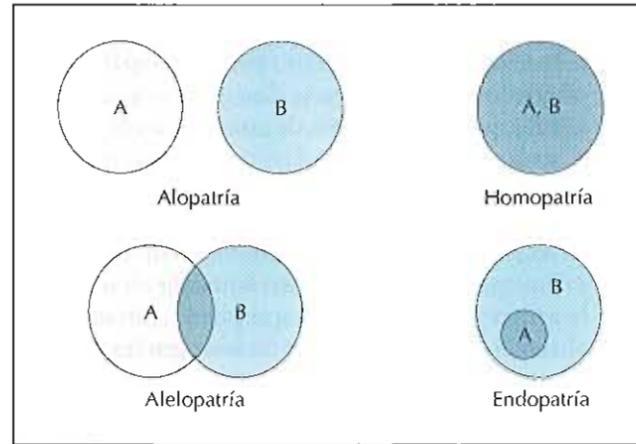
Desde el principio los biogeógrafos vicariancistas<sup>[422], [459], [460], [568]</sup> declararon explícitamente que en los análisis de biogeografía histórica no debe postularse *a priori* nada sobre dispersión, centros de origen, posibilidad de comparar taxones de distinto nivel, e incluso vicarianza. La elección de la vicarianza como primera hipótesis es puramente *metodológica* y se fundamenta en una evaluación de tipo epistemológico. De hecho, si admitimos que — pese a todas las excepciones posibles — hay cierto paralelismo que se debe a factores causales, entre la evolución de la vida y la de la Tierra, es tarea del biogeógrafo buscar interpretaciones generales que expliquen los patrones de distribución de los que se ocupa. Si de entrada elegimos las hipótesis de dispersión, siempre corremos el riesgo de encontrar una explicación *ad hoc* para la distribución de cada taxón. Este tipo de hipótesis tiene la desventaja de que no puede someterse a comparación con hipótesis alternativas o, si se quiere, no puede someterse a intentos de refutación<sup>2</sup> de acuerdo con el procedimiento de comprobación de científicidad de hipótesis propuesto por el epistemólogo sir Karl Popper, a cuyas ideas con frecuencia recurren los biogeógrafos vicariancistas. Si, en cambio, decidiéramos considerar como primera explicación posible una hipótesis de vicarianza, dejaríamos abierta la posibilidad de compararla — o de intentar refutarla — mediante hipótesis homogéneas sobre otros elementos de las mismas biotas. Además, una hipótesis de vicarianza puede contrastarse por medio de un test externo: los datos y las interpretaciones de la paleogeografía y de la geología. Solamente si la hipótesis de vicarianza pudiera ser refutada acudiríamos a hipótesis específicas de dispersión. Por lo tanto, los biogeógrafos vicariancistas atribuyen mayor valor heurístico a las hipótesis de vicarianza puesto que, al contrario de las de dispersión, no “enmascaran” desde el principio las posibles explicaciones de orden general.

Desde el punto de vista del procedimiento, el análisis biogeográfico vicariancista implica los pasos siguientes:

(1) Búsqueda de grupos monofiléticos distintos e independientes cuyos elementos subordinados tengan distribuciones geográficas coherentes.

<sup>2</sup> El término original de Popper es “*to falsify*”. Consideramos que su traducción correcta es “refutar”, aunque en mucha literatura contemporánea se utiliza el neologismo “falsear”.

(2) Reconocimiento de “áreas de endemismo”, es decir, zonas de superposición de áreas de distribución donde se encuentre un solo elemento subordinado de cada uno de los grupos monofiléticos considerados (fig. 8.19). (En realidad, es probable que tal situación sea tanto menos frecuente cuanto mayor sea el número de los raxones y las áreas consideradas: del análisis de los puntos sucesivos se desprende que este hecho y, más en general, las respuestas a las incongruencias biogeográficas entre cladogramas de distintos taxones se planteen mediante criterios y técnicas diferentes.) El patrón de superposición de las áreas de distribución también es tema de debate. En el capítulo 3 resaltamos que las relaciones espaciales entre áreas de distribución pueden variar de manera continua de la separación completa a la completa superposición, simétrica o asimétrica. Según Papavero (en Espinosa y Llorente),<sup>[186]</sup> la superposición parcial de dos áreas de distribución de tipo “alelopátrico” (fig. 8.20) no debería considerarse cuando se trate de reconocer las áreas de endemismo, puesto que, de acuerdo con el autor brasileño, procedería de un fenómeno de dispersión secundaria a partir de áreas disyuntas. Los

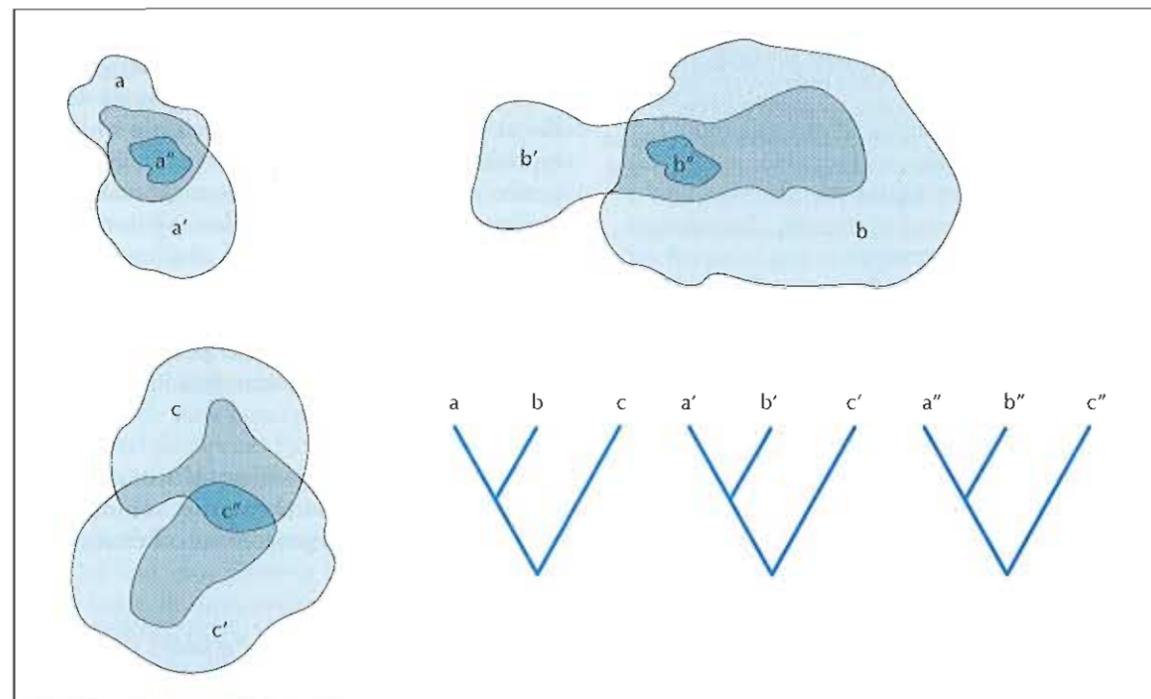


**8.20** Modelos de relaciones espaciales entre áreas de distribución, según Papavero (modificado de D. Espinosa y J. Llorente Bousquets).

casos de alelopatria, por lo tanto, deberían ser considerados (y, por tanto, utilizados) como casos de alopatria virtual: A y B pertenecerían así a conjuntos de áreas en cuyo ámbito se reconocen áreas de endemismo distintas.

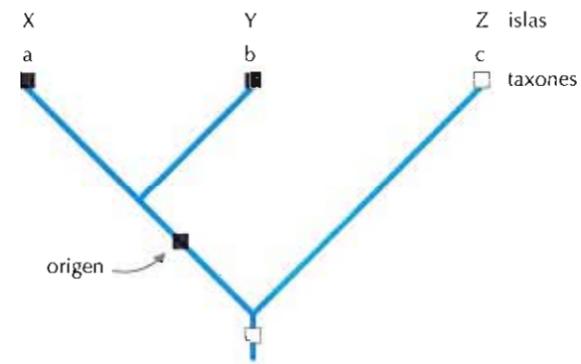
**8.19** Áreas de endemismo (color más oscuro). En el caso teórico de la figura, hay una correspondencia perfecta entre la ubicación de los áreas de distribución y las re-

laciones filéticas entre sus ocupantes, que pertenecen a tres grupos sistemáticos distintos (cladogramos).

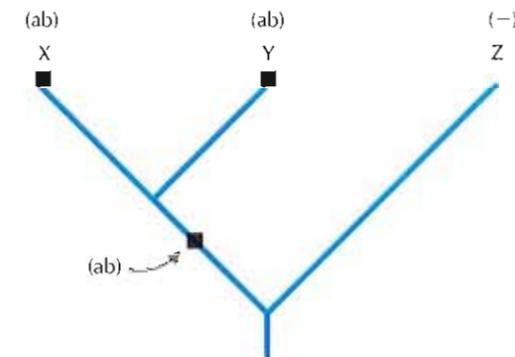


- (3) Análisis cladístico de cada grupo monofilético implicado.
- (4) Elaboración de un “cladograma de áreas” a partir de las relaciones filéticas de los taxones utilizados consideradas como *atributos*, o sea *caracteres*, de las propias áreas. Este paso, y los problemas que acarrea, pueden explicarse mediante algunos ejemplos hipotéticos.

Pongamos el caso de los taxones *a*, *b* y *c*, cuyas relaciones filéticas y geográficas corresponden al esquema que sigue.



La hipótesis de relaciones genealógicas está respaldada por la presencia del carácter compartido en estado apomorfo (sinapomorfía) en *a* y *b*, y plesiomorfo en *c*. Si los taxones *a*, *b* y *c* se distribuyen respectivamente en las islas X, Y y Z, la presencia del monofylum (*ab*) en X y Y, y el hecho de que *c*, presente en Z, forme a su vez un monofylum con (*ab*) permiten exponer el agrupamiento geológico (XY)Z. En otras palabras, puede formularse la hipótesis de que inicialmente las tres islas habrían formado un conjunto único, que un primer



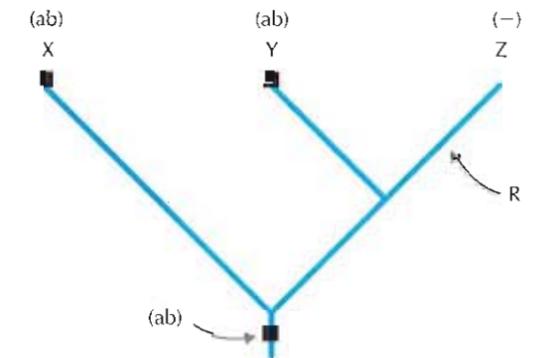
suceso paleogeográfico sería responsable de la separación de Z, y un segundo de la fragmentación de (XY) en X y Y. Paralelamente, (*ab*) y *c* se habrían originado como consecuencia del primer evento vicariante ocurrido a cargo del ancestro común, mientras el segundo habría causado la separación entre *a* y *b*. Esta secuencia de acontecimientos puede representarse como en el esquema anterior.

Lo que acabamos de decir respalda la idea de que hay un *paralelismo geográfico de la filogenia*. Sin embargo, la relación entre vicarianza y dispersión no es simple. Trataremos de analizar algunos aspectos del tema con algunos ejemplos más.<sup>[510]</sup>

**Caso 1.** De tres islas X, Y y Z, las dos primeras están ocupadas por (*ab*). En Z, *c* puede estar presente o faltar. Este caso no contradice la primera interpretación, pues queda la posibilidad de que la separación entre X y Y todavía no haya provocado una especiación, y la ausencia de cualquier representante del monofylum en Z puede deberse a extinción secundaria (de *c* o de (*ab*); en este caso, es evidente que el monofylum realmente estaría integrado por sólo dos elementos subordinados).

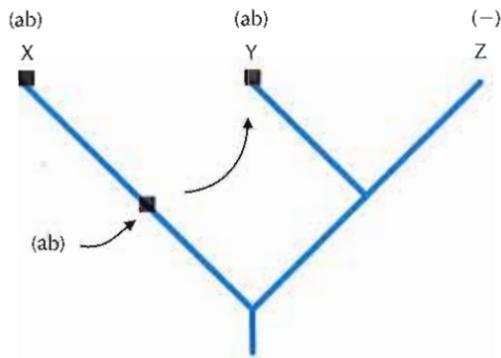
**Caso 2.** La situación es la del caso 1, en ausencia de *c*. Si supusiéramos que las relaciones geológicas entre las tres islas fueran del tipo X(YZ), no habría congruencia entre los patrones filogenético y geológico. Sin embargo, tal contradicción puede solucionarse recurriendo a dos hipótesis distintas: la “transmisión vertical” y la “transmisión horizontal”.

**Caso 2a.** Transmisión vertical:



El monofylum (*ab*) habría ocupado inicialmente la isla (XYZ) y se habría mantenido como tal en X y en Y, extinguiéndose en Z (la letra R en la figura indica “reducción”, es decir, desaparición de un elemento del sistema).

Caso 2b. Transición horizontal:



En este caso la presencia de (ab) en la isla Y se debería a dispersión aleatoria a partir de X, y la ausencia de c en Y (o de un posible d, adelphotaxon de c) debería explicarse mediante otra hipótesis *ad hoc*: extinción, fallida colonización de la fracción "Y" de (YZ), u otra.

El caso 1, es evidente, es el que resulta más favorecido en un enfoque vicariancista, pues permite

formular mejor la hipótesis de partida desde el punto de vista metodológico e implica menor número de hipótesis *ad hoc* accesorias.

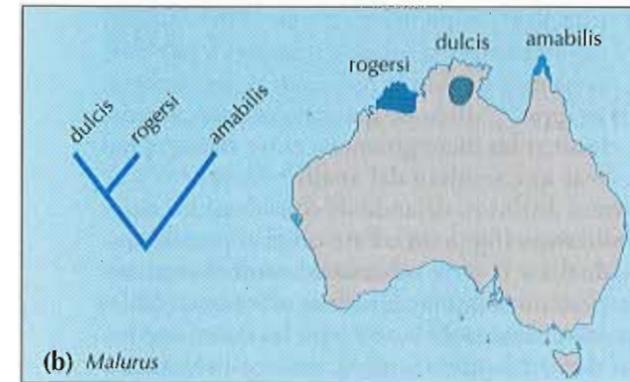
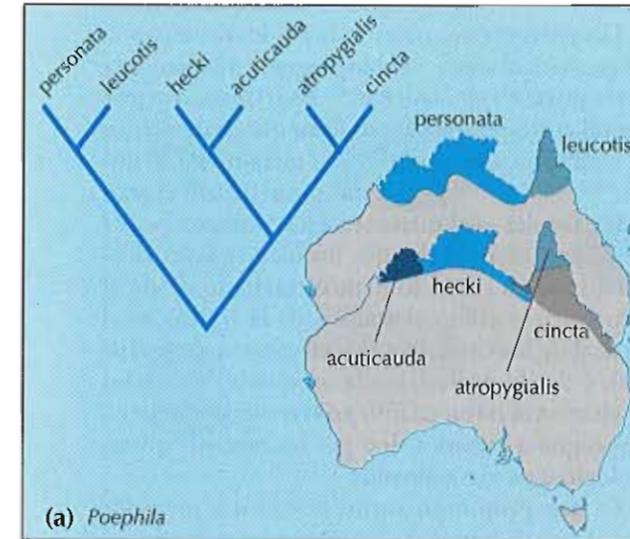
Todos los ejemplos que hemos esbozado apenas se refieren a situaciones posibles (independientemente de qué tan probables sean). Un ejemplo que concierne a un caso concreto puede tomarse de la biogeografía de algunas aves australianas. Se analizaron 26 caracteres pertenecientes a seis especies del género *Poephila*, determinando el estado en cada uno de ellos (0 = plesiomorfo; 1 = apomorfo) (cuadro 8.4). Luego de procesar la matriz mediante un algoritmo de cladística, se obtuvo el cladograma de la figura 8.21a. De la misma manera se procesaron los datos relativos a tres especies del género *Malurus*, obteniéndose el cladograma de la figura 8.21b. Finalmente, se compararon los cladogramas con las áreas de distribución de las especies. Las conclusiones sobre los procesos de aislamiento responsables de los distintos eventos cladogenéticos son muy interesantes. Las barreras más antiguas (reveladas por la superposición de las áreas de distribución) son las siguientes (fig. 8.22):

**Cuadro 8.4** ESTADO DE LOS CARACTERES PARA SEIS ESPECIES DE *POEPHILA*

Taxones	Caracteres																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>personata</i>	2	1	2	1	1	2	3	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>leucotis</i>	2	1	2	1	1	2	3	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>hecki</i>	0	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>acuticauda</i>	0	1	1	2	2	1	2	2	2	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>atropygialis</i>	1	1	1	3	2	3	2	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>cincta</i>	1	1	1	3	2	3	2	2	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0

Información correspondiente al estado de los caracteres para el género *Poephila* para 21 caracteres (números de 1 a 21 = caracteres; número entre paréntesis = estado del carácter). 1 Color del dorso: (0) gris claro, (1) bermejo, (2) negruzco. 2 Rayado dorsal: (0) ausente, (1) ligeta. 3 Estría lateral: (0) ausente, (1) sutil, (2) gruesa. 4 Coloración del pecho: (0) clara, (1) beige, (2) leonada, (3) oscura. 5 Rayado pectoral: (0) marcada, (1) ligera, (2) ausente. 6 Color del pico: (0) azuloso, (1) rojizo, (2) amarillo, (3) negro. 7 Negro facial: (0) ausente, (1) franja sutil, (2) sólo cerca del ojo, (3) extendido hacia el pico. 8 Garganta: (0) clara, (1) mentón negro, (2) mentón y garganta negros. 9 Corona: (0) gris oscuro, (1) gris claro, (2) rojiza. 10

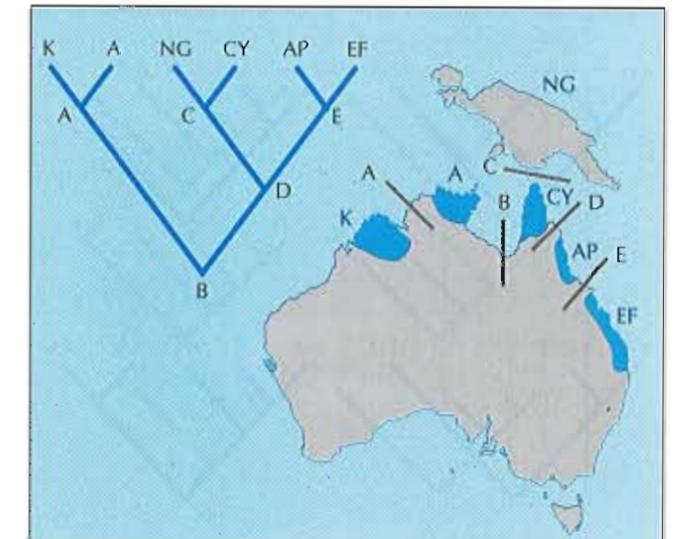
Frente: (0) negra, (1) no negra. 11 Cola: (0) breve y no puntiaguda, (1) breve y puntiaguda, (2) larga y puntiaguda. 12 Rabadilla: (0) clara, (1) negra. 13 Plumitas de contorno supra-caudales: (0) negras, (1) blancas. 14 Cana: (0) blanca, (1) beige. 15 Plumitas de contorno subcaudales: (0) blancas, (1) negras. 16 Primarias: (0) margen moreno, (1) margen castaño. 17 Secundarias: (0) no manchada, (1) manchada. 18 Flancos: (0) color igual al vientre, (1) color diverso. 19 Franjas o manchas entre la garganta y el pecho: (0) ausentes, (1) presentes. 20 Franjas o manchas entre el pecho y el vientre: (0) presentes, (1) ausentes. 21 Dimorfismo sexual: (0) escaso, (1) marcado (de J. Cracraft).



**8.21** Hipótesis filogenética y distribución geográfica de seis especies del género *Poephila* (a), hipótesis filogenética y distribución geográfica de seis especies del género *Malurus* (b) (de J. Cracraft).

- Barrera B (golfo árido de Carpentaria): separa Kimberley (K) + Arnhem (A) de la zona oriental de Cabo York (CY) + Atherton Plateau (AP).
- Barrera C (Estrecho de Torres): este brazo de mar, que se remonta a 7000 años atrás, separa NG de CY.
- Barrera D (sabana baja árida): separa CY + Nueva Guinea (NG) de los dos bosques sudorientales (AP + East Forest).
- Barrera A (valle seco): separa las dos regiones húmedas y montañosas del norte (K y A).
- Barrera E (sabana): región relativamente seca, que se interpone entre las dos selvas pluviales orientales, la de Atherton Plateau (AP) y la East Forest (EF).<sup>120</sup>

Es obvio que en una serie de biotas reales se dató una cantidad de casos problemáticos tanto más

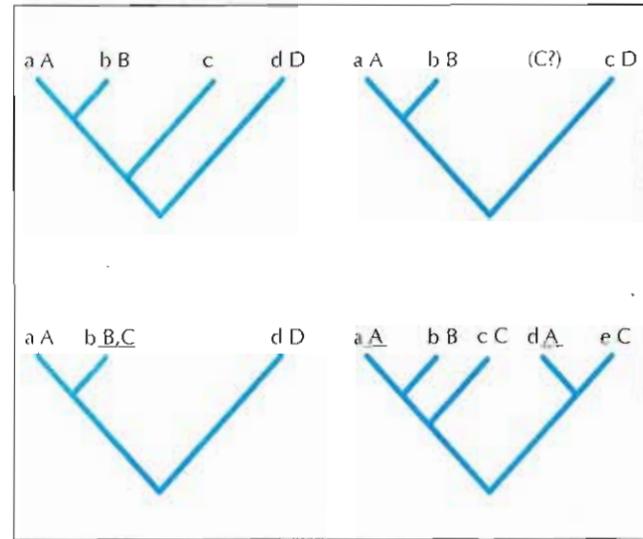


**8.22** Hipótesis general acerca de las relaciones históricas entre las áreas estudiadas (véase fig. 8.21) (de J. Cracraft).

grande cuanto mayor sea la complejidad de las propias biotas y de su historia biogeográfica y ecológica. Desde el punto de vista de la biogeografía vicariancista, esto acarrea una serie de dificultades que resumimos en la figura 8.23.

No es muy fácil entender los motivos profundos que hacen que tales situaciones representen otros tantos problemas para la biogeografía vicariancista sin tomar en cuenta la *Weltanschauung*<sup>3</sup> en que se funda esta corriente de pensamiento y, sobre todo, sus relaciones con la filogenética cladística. De hecho, el primer objetivo del cladista es la reconstrucción de la *genealogía* de los taxones que estudia a partir de la transmisión de los caracteres del ancestro a sus descendientes. Sólo en una segunda etapa pueden "corregirse" los cladogramas, tomando en cuenta también los datos no estrictamente relacionados con la genealogía y representándolos mediante la longitud diferente de las ramas del cladograma, o de alguna otra manera. Según los cladistas, los únicos caracteres satisfactorios son los llamados "hennigianos perfectos", en los que siempre es posible reconocer simplesiomorfias, sinapomorfias y series de transformación. Las homoplasias son, en cierta forma,

<sup>3</sup> Este término, que comúnmente se usa en filosofía y psicología en alemán, podría traducirse como "visión (general) del mundo".



**8.23** La construcción de un cladograma de áreas no implica ningún problema, cuando cada área (A, B, C, D) está ocupada en exclusiva por un taxón endémica (a, b, c, d) (a). Cosos como la falta de ocupación de un área (b), la presencia de taxones con distribución amplia (c), o de distribuciones redundantes (d), lleven a construir cladogramas de áreas incompletos (b), no resueltos (c) o contradictorios (d) (modificado de D. Espinosa y J. Llorente Bousquets).

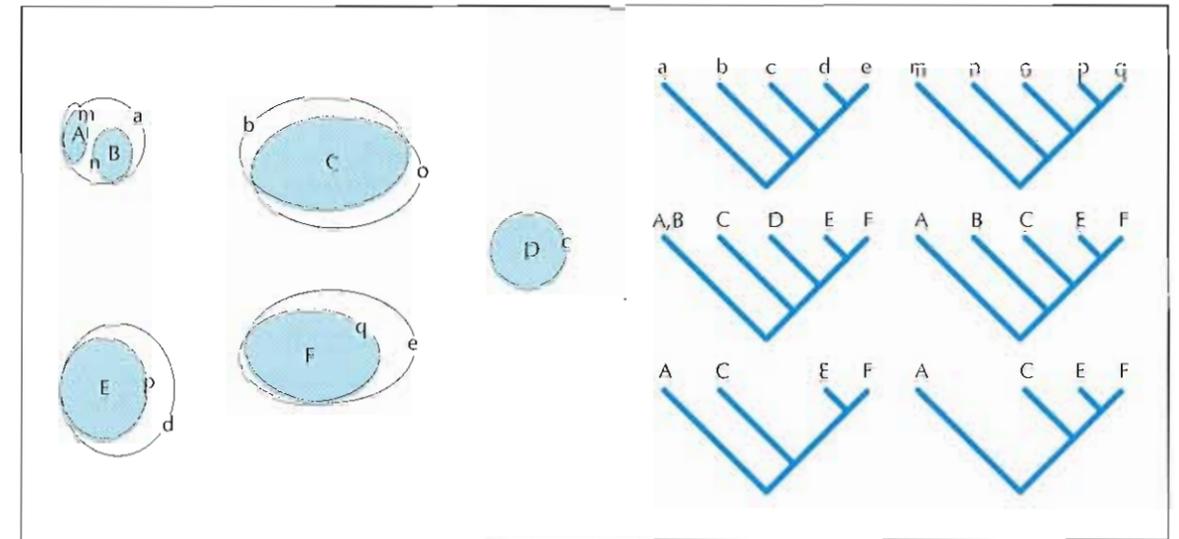
ruido molesto de fondo, mientras las autapomorfias son datos “no informativos”. La primera tarea del biogeógrafo vicariancista es reconocer las posibles relaciones genealógicas entre los sistemas integrados por las biotas y las áreas que ocupan, explicables en función de la historia de la transmisión de elementos (taxones) de las biotas ancestrales a las biotas descendientes.

Las correspondencias más evidentes entre la filogenética cladista y la biogeografía vicariancista se resumen en el cuadro 8.5. Podríamos discutir si estas correspondencias indican que ambas series de conceptos son homólogas o meramente análogas,<sup>[186], [383], [510], [570]</sup> pero sería como discutir el sexo de los ángeles —al menos en este contexto—. Por otra parte, es un hecho que los biogeógrafos vicariancistas, tal como lo hemos resaltado desde el principio, se ciñen al análisis de la transmisión vertical de los caracteres (los elementos sisremáticos), y de ahí proceden a la búsqueda de eventos de vicarianza *no* en cuanto *proceso más probable* en biogeografía histórica sino por los motivos epistemológicos ya mencionados.

Se han propuesto varios criterios y métodos con objeto de franquear los obstáculos naturales en las situaciones esquematizadas en la figura 8.23.

Históricamente, la primera respuesta a esta clase de problemas ha sido la *reducción de los cladogramas de áreas*,<sup>[460]</sup> método que consiste básicamente en eliminar las incongruencias entre cladogramas de áreas que resultan del análisis filogenético de taxones distintos, dejando de considerar los datos conflictivos (fig. 8.24). Este criterio permite individualizar la serie *mínima* de eventos vicariantes, pero no formular hipótesis sobre las posibles fragmentaciones de biotas para las que no se hayan detectado efectos filogenéticos evidentes y simétricos.

Diferentes autores han elaborado procedimientos más sofisticados, que implican el uso de computadoras y programas adaptados de la cladística, a partir del análisis de componentes,<sup>[269], [271], [422], [569], [570], [571]</sup> y los métodos de parsimonia<sup>[68]</sup> y compatibilidad.<sup>[596]</sup> Estos y otros métodos similares aún



**8.24** Ejemplo de aplicación del método de la reducción de los cladogramas de áreas (A ... F: áreas; a-q: taxones). Los relaciones entre los taxones (cladogramas de arriba) llevan o formulor hipótesis en mutuo conflicto (cladogramas centrales). Omiliendo las áreas B y D de ambos conjuntos de datos se obtienen hipótesis compatibles (cladogramas de abajo) (según E.O. Wiley, modificado de D. Espinosa y J. Llorente Bausquets).

son objeto de críticas y debate, por lo que los trataremos en forma resumida.

El método de análisis de componentes (término que indica las hipotéticas áreas ancestrales, que en un cladograma de áreas están representadas por los nodos), igual que el método de Rosen,<sup>[460]</sup> empieza por la construcción de un cladograma de áreas para cada taxón considerado (véase asimismo Apéndice, p. 288). Luego se utilizan técnicas de **consenso\*** entre árboles, que una vez más se derivan de los procedimientos de la cladística, para individualizar el o los árboles que con mayor probabilidad representan las relaciones ente las áreas consideradas. Estas técnicas implican añadir al sistema taxones hipotéticos para solucionar los problemas que surjan por la falta de elementos en algunos cladogramas, así como introducir todas las soluciones posibles (monofiletismo, parafiletismo, polifiletismo) en los casos de elementos con amplia distribución. La desventaja de este método<sup>[571]</sup> es, sobre todo, cierta pérdida de poder de resolución, imprescindible al utilizar el procedimiento de búsqueda de consenso.

El método de la parsimonia, del que existen diversas variantes, difiere del anterior en que los datos de distribución de los taxones (en términos de presencia *versus* ausencia, o de endemismos *versus* áreas) se analizan *conjuntamente*, al igual que los caracteres en la filogenética cladista, mediante pro-

gramas basados en algoritmos de parsimonia. Los elementos faltantes (extintos) se consideran como si fueran reversiones de estado de caracteres, mientras que las distribuciones amplias (debidas a ausencia de cladogénesis consecutiva a eventos vicariantes o a dispersión) se consideran paralelismos o convergencias.

El método de la compatibilidad (o de congruencia) está sometido al mismo principio que los análisis cladistas, donde se postula que la más probable filogenia de un grupo es la representada en el cladograma compatible con el mayor número de cladogramas de caracteres distintos. En biogeografía, se postula que la mejor hipótesis de *relaciones entre áreas* es la representada por el cladograma congruente con el mayor número de cladogramas de grupos monofiléticos independientes.

La biogeografía vicariancista se encuentra actualmente en etapa de discusión y revisión crítica de sus bases tanto teóricas como metodológicas.<sup>[72], [129], [397], [569]</sup> Sin embargo, actualmente podemos vislumbrar la posibilidad de elaborar un método de análisis que, a partir de las hipótesis que obtenemos por medio de distintos procedimientos, evalúe en términos estadísticos las probabilidades de correspondencia que se deben a motivos estocásticos, y finalmente reduzca el número de soluciones no casuales diferentes, pero equiparables, utilizando las técnicas de análisis del consenso.<sup>[186]</sup>

**Cuadro 8.5** CORRESPONDENCIA ENTRE FILOGENÉTICA CLADÍSTICA Y BIOGEOGRAFÍA VICARIANCISTA

FILOGÉNESIS	BIOGEOGRAFÍA
Taxón	Área
Carácter	Taxón
Sinapomorfia	Distribución ancestral exclusiva
Autoapomorfio	Especiación simpátrica
Sister-group	Grupo hermano
Especiación alopátrica	Vicarianza (o dispersión)
Homoplasia o convergencia	Dispersión, extinción, ausencia de cladogénesis

### 8.5 Panbiogeografía

Los orígenes de la escuela panbiogeográfica se remontan a las ideas de Léon Croizat.<sup>[252], [601]</sup> El enfoque panbiogeográfico experimentó un importante desarrollo en los últimos años, gracias al redescubrimiento de las obras de este autor a quien la ciencia académica pasó por alto, cuando no menospreció llanamente,<sup>4</sup> durante un largo periodo. El redescubrimiento se debe a G. Nelson y D.E. Rosen (véase la sección anterior), pero sobre todo a un grupo de biogeógrafos neozelandeses: R.C. Craw, J.R. Grehan y M. Heads.

El principio básico de la panbiogeografía es la idea de que “*flesh and rocks evolve together*”;<sup>[132]</sup> el espacio, el tiempo y lo que el autor llama “la forma”, es decir, las expresiones de la diversidad de los seres vivos, son tres aspectos inseparables de un proceso único que es el devenir histórico. Croizat considera que la especie es un conjunto de formas que no sólo comparten una historia común sino también un mismo espacio biogeográfico. En otras palabras: dos organismos integran una misma especie si pueden intercambiar su información genética y, además, *si comparten el mismo espacio y el mismo tiempo*.

Croizat no sostiene simplemente la estricta correlación entre la historia de las biotas y la historia del espacio físico, sino además la identidad de las dos historias, es decir, que son una historia única. La sistemática nos proporciona elementos para entender las relaciones entre áreas, pero éstas nos suministran igualmente herramientas para entender las relaciones entre las especies. Por ejemplo, un taxón puede considerarse monofilético solamente tras averiguar la congruencia entre sus elementos subordinados y el espacio que ocupan. Una clasificación puede considerarse natural, o sea, realmente basada en grupos monofiléticos si, y solamente si, hay congruencia entre forma, espacio y tiempo. De ahí la crítica, a veces desmesurada, al paradigma *centro de ori-*

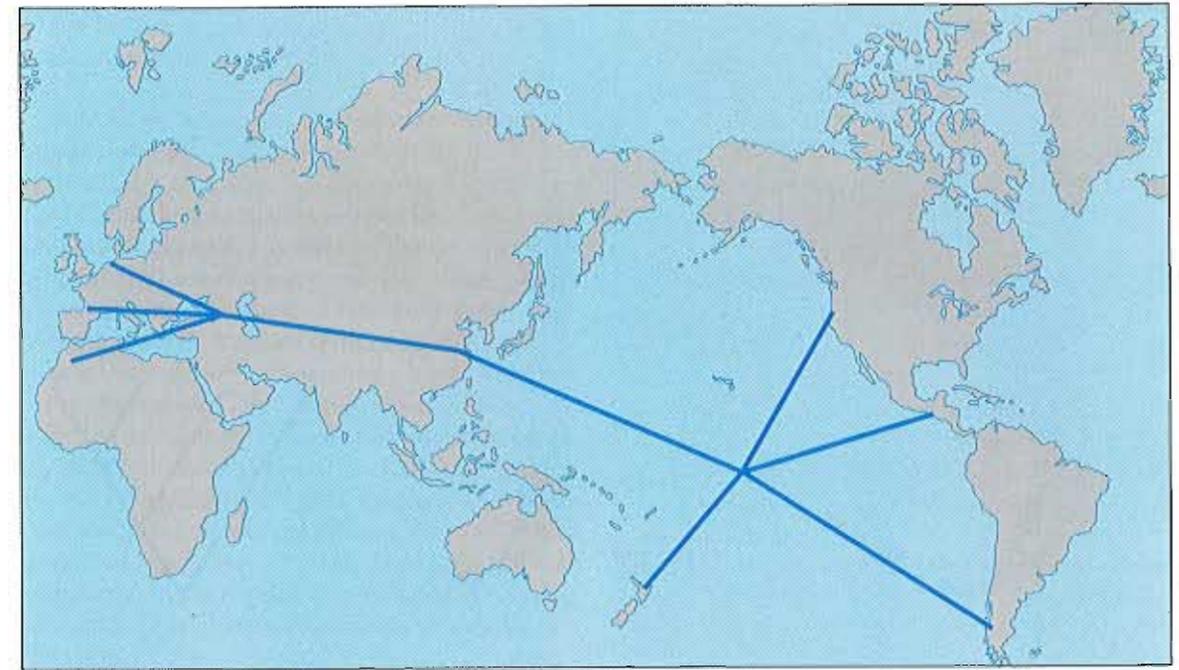
*gen-dispersión*, que se encuentra en toda la obra de Croizat.<sup>5 (xxvi)</sup>

Es preciso señalar que, a pesar de algunas interpretaciones algo forzadas de la literatura actual, en su formulación original la panbiogeografía no admite más suposiciones teóricas que la que acabamos de resaltar. Según Croizat,<sup>[133]</sup> “la panbiogeografía [...] no es una teoría, es decir, un conjunto de hipótesis de las que posiblemente se desprendan conclusiones que dependen íntimamente de ella”. La panbiogeografía surge esencialmente como *método* —“METHOD [...] it is by no means a THEORY (notice the difference, please)”—, y solamente de los resultados de su aplicación a la realidad se desprenden “los principios y leyes que regulan las relaciones mutuas entre el espacio, tiempo y forma, entendida ésta en un sentido filogenético amplio, al mismo tiempo fenotípico y genotípico”.<sup>[135]</sup>

El método que Croizat siguió en una serie impresionante de rigurosos trabajos se basa en la búsqueda *ad nauseam* de distribuciones geográficas coherentes de organismos y grupos, tanto animales como vegetales (el autor habla con frecuencia de “estadística”, y sin embargo nunca utiliza herramientas realmente estadísticas). A través de una búsqueda tal Croizat logra elaborar su concepto fundamental de los *procesos* biogeográficos: cada área biogeográfica pasa, una o más veces, por las etapas siguientes: (1) *Fase de movilidad*. En condiciones favorables y en ausencia de barreras los organismos y biotas siguen extendiendo su área de distribución a lo largo de las generaciones. (2) *Fase de inmovilidad*. Tras alcanzar los límites máximos de su expansión, marcados por barreras

<sup>5</sup> Léon Croizat (Turín, 1894-Caracas, 1982) fue una de las figuras más conflictivas de la biogeografía y de la biología del siglo xx. Su formación fue jurídico-humanística. Sin embargo, como naturalista aficionado, desde su primera juventud sufrió la influencia del herpetólogo M.G. Peracca, con quien tuvo una larga amistad, y de las ideas de Daniele Rosa. Después de dejar Italia y tras varias peregrinaciones entre Estados Unidos y Francia, se radicó finalmente en Venezuela, donde elaboró la mayor parte de su monumental obra biogeográfica, un *corpus* que rebasa las 8 000 páginas. Su actitud fue de constante, y a veces también dura, polémica con los ambientes académicos, dominados en biogeografía por las ideas de los “evolucionistas” (quienes casi siempre ignoraban su trabajo o lo calificaban de anticientífico y de ser el producto de una “lunatic fringe”), y también con quienes, como L. Brundin y más tarde G. Nelson y N. Platnick, aceptaron en parte sus ideas.<sup>[2], [128], [134], [252], [601]</sup>

<sup>4</sup> Esta actitud está todavía presente incluso en la literatura más reciente: Brown y Lomolino<sup>[72]</sup> dedican dos páginas (de 624) a un análisis muy superficial de las ideas de Croizat y de los desarrollos contemporáneos de la panbiogeografía, aseverando que “Today, except for a few zealous disciples of panbiogeography [...] most biogeographers recognize Croizat's approach as being flawed by its unrealistic and idiosyncratic assumptions”. No obstante, al menos reconocen el mérito de Croizat en señalar la necesidad de métodos rigurosos para inferir las distribuciones del pasado a partir de las actuales.



8.25 Trazo individual obtenido de la distribución del género *Leiopelma* y de grupos afines (onfibios) (modificado de J.J. Morrone y J. Crisci).

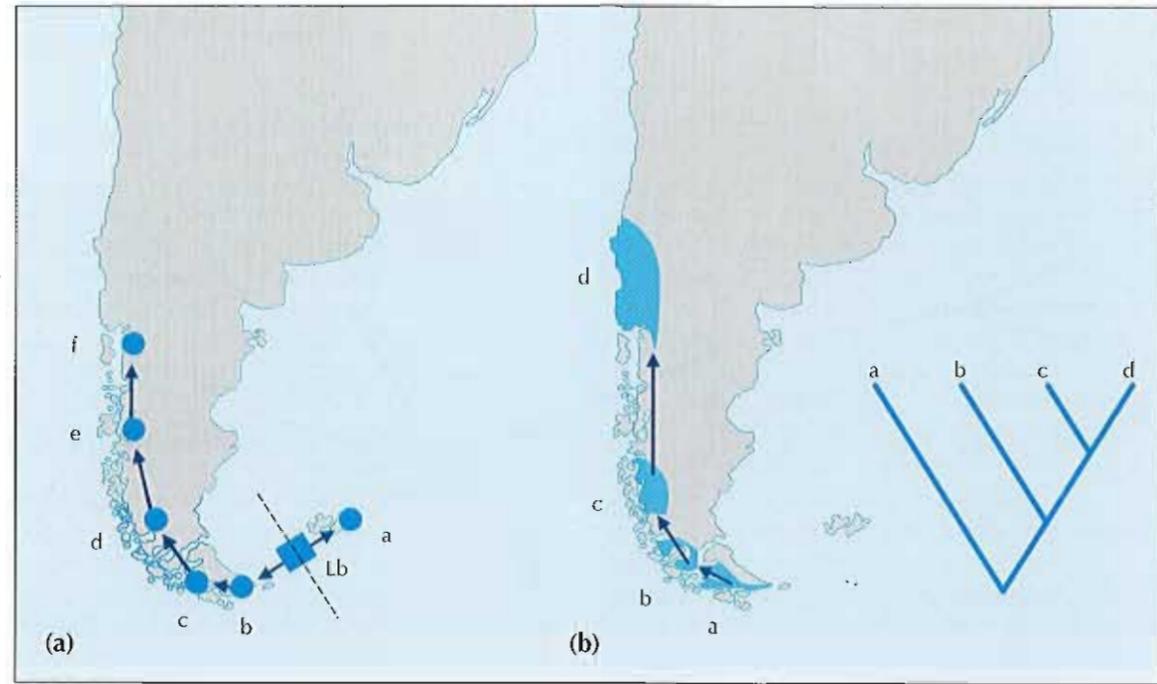
geográficas y/o climáticas, un área de distribución puede fragmentarse debido a la formación de barreras internas. Al pasar el tiempo, la vicarianza puede desencadenar el proceso de especiación.

Desde el punto de vista del procedimiento analítico, el método de la panbiogeografía puede resumirse como sigue:

- Transcripción en un mapa de las distribuciones de especies y/o grupos suptaespecíficos por medio de la técnica del trazo (*track*; véase sección 4.7), es decir, de una línea que une todas las localidades separadas donde está presente el taxón. El resultado de esta operación, es el **trazo individual\*** (*single track\**; fig. 8.25). Es importante insistir en que no se trata de una manera de *describir áreas de distribución*, sino de una forma de *representar su ubicación en el espacio geográfico*. Esta representación es más simbólica que otras transcripciones de las distribuciones geográficas, puesto que a cada subunidad del área corresponde un punto geométrico en un mapa caracterizado por sus coordenadas geográficas pero no por sus dimensiones. En otras palabras, cada punto marcado en el mapa indica la *presencia* de un taxón en una parte dada del mundo, pero excluye cualquier información sobre la *cantidad* del espacio ocupado. La línea que une

los puntos es la representación gráfica de una hipótesis relativa a sus relaciones en el espacio en el marco del área donde, y en relación con la cual, el grupo evoluciona. La transcripción de los trazos se hacía originalmente a mano, y los puntos se conectaban en general por el camino más corto. Los puntos no se elegían a partir de criterios explícitos (debido también a la escala del mapa). Actualmente estos últimos aspectos son objeto de discusión, y serán examinados más adelante.

• Orientación de los trazos (fig. 8.26). Esta operación no difiere conceptualmente de la que se hace en los análisis cladísticos al realizar un cladograma radicado. Su significado principal es transformar una hipótesis de relaciones espaciales en una de relaciones espacio-temporales. La orientación de un trazo consiste en encontrar su centro, no en el sentido geométrico sino como punto inicial, tanto en el espacio como en el tiempo, del desarrollo del propio trazo. Los criterios que utilizó Croizat para orientar un trazo<sup>[124], [229], [396]</sup> son esencialmente dos: el de la **línea de base\*** (*baseline*) y el del **centro de masa\*** (*main massing*). A este propósito debe destacarse que el criterio principal al que recurrió Croizat para orientar un trazo es el de la línea de base. Ésta se busca, en una primera aproximación, donde el trazo está cruzado por la máxima aniso-



**8.26** Orientación de un trazo individual por medio del criterio de la línea de base (b) y de las relaciones filéticas entre los taxones en cuestión (b) (modificado de J.J. Morrone y J.V. Crisci).

tropía fisiográfica (cuencas oceánicas, brazos de mar, cadenas de montañas, etc.) (fig. 8.26a). La línea de base representa, según Croizat, la huella del primer evento posible de fragmentación del área ancestral del taxón al que se refiere el trazo. En mucha de la literatura actual, aparentemente no se ha notado un principio que se desprende de la lectura (no muy fácil, en realidad) de las obras de Croizat: la línea de base de un trazo individual es una hipótesis preliminar susceptible de corregirse una vez comparada con hipótesis similares formuladas para trazos individuales semejantes, pero basados en grupos distintos. Otro criterio para orientar un trazo es su intersección con un posible "centro de masa". Éste es la fracción del área de distribución donde el grupo está más diferenciado (desde el punto de vista sistemático, morfológico, genético, etc.). Es muy fácil encontrar en este criterio un elemento de contradicción en las ideas de Croizat; ya Platnick y Nelson<sup>[423]</sup> consideraron que el concepto de centro de masa es equivalente al de centro de origen de los biogeógrafos evolucionistas. El propio Croizat a veces utiliza términos como "lugares de origen", "centros de dispersión", "centros ancestrales de radiación" e incluso "centros de origen", asociados al concepto de centro de masa. Todo ello haría pen-

sar en una aceptación, al menos implícita, de la biogeografía dispersionista. Se deja ver que la literatura contemporánea se limita a registrar esta aparente contradicción,<sup>[1186], [364]</sup> cuando no pasa el problema sencillamente por alto.<sup>[129]</sup> Consideramos que, en realidad, la contradicción es mucho más cuestión de términos que de sustancia. El enfoque espacio-temporal del proceso evolutivo, tal como lo plantea Croizat a partir de sus análisis panbiogeográficos, implica la alternancia entre periodos de evolución y expansión de las biotas en el espacio isotrópico (difusión), y otros donde la formación de nuevas líneas de anisotropía provoca la fragmentación y el cambio del panorama de las interacciones entre la Tierra y la vida (vicarianzas). Los centros de masa (intracontinentales) y las líneas de base demostrarían así, respectivamente, la presencia de las antiguas biotas y su fragmentación.

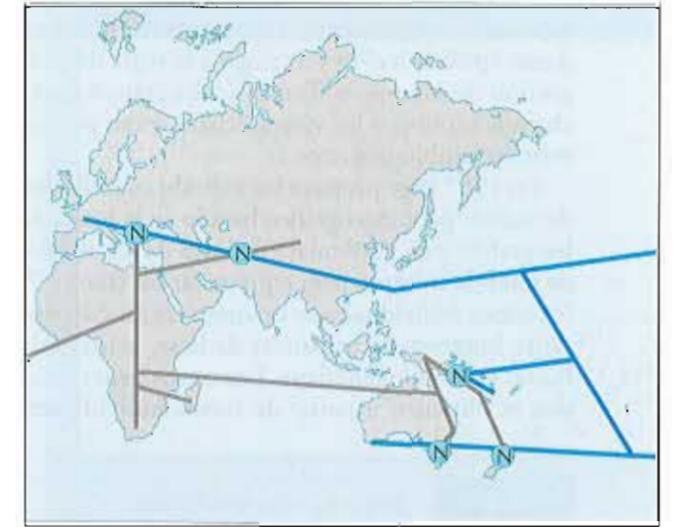
• Reconocimiento de trazos generalizados mediante la comparación y compactación de trazos individuales que conciernen a las mismas áreas y comparten líneas de base y/o centros de masa homogéneos. De las premisas resulta evidente que, así como el trazo individual es una hipótesis sobre la historia biogeográfica del taxón al que se refiere, un trazo generalizado representa una hipótesis so-

bre la historia biogeográfica de la biota de la que forman parte los taxones estudiados.

Esta hipótesis se considera tanto más corroborada cuanto más elevado es el número de los trazos individuales en que se fundamenta. Y de hecho, tanto más elevado resulta el número de eventos coincidentes cuanto menos probable es que su coincidencia se deba a la mera casualidad y no al efecto de causas comunes.<sup>6</sup> Este punto puede someterse a dos órdenes de críticas: de manera análoga a lo señalado<sup>[491]</sup> en cuanto a la coincidencia entre cladogramas, un trazo generalizado se individualiza de manera intuitiva y no estadística. La solución a este problema podría ser análoga a la que propuso Simberloff<sup>[489]</sup> para los cladogramas, la cual implica el cálculo del número mínimo de cladogramas que deben coincidir para que su correspondencia no sea imputable a fenómenos casuales. Este número es función del número total de los cladogramas posibles para un número dado de taxones terminales<sup>[190]</sup> (véase sección 2.6).

La segunda objeción es de orden epistemológico y se basa en el principio popperiano de que acumular pruebas a favor de una hipótesis dada no la corrobora ni demuestra su cientificidad. Pero ¿cómo es posible someter la hipótesis representada por un trazo generalizado a un intento de refutación? No puede utilizarse la intersección de trazos generalizados diferentes ("nodo": véase más adelante), puesto que se le interpreta como efecto de la hibridación de biotas alocrónicas. Un criterio de refutación podría fundamentarse en la comparación con "trazos" basados en datos puramente geológicos y paleogeográficos, considerados de manera independiente (véase cap. 9).

• Comparación entre trazos generalizados que se refieren a un mismo sistema de áreas. Por medio de este procedimiento se manifiestan **nodos\*** biogeográficos (fig. 8.27), zonas que según Croizat indi-



**8.27** Trazos generalizados obtenidos mediante la compactación de trazos individuales coherentes, relativos o taxones diferentes. Nótese la presencia de los nodos (N), puntos de confluencia o de intersección entre trazos generalizados distintos (modificado de R.C. Crow).

can áreas de convergencia tectónica cuyas biotas resultan de la fusión de remanentes de biotas ancestrales, originalmente separadas en el espacio y el tiempo. Es importante subrayar que el concepto de nodo permite que el método panbiogeográfico contribuya a la solución del problema de las biotas híbridadas (uno de los puntos de mayor controversia metodológica de la biogeografía vicariancista) de manera no meramente intuitiva, como suele ocurrir en la biogeografía evolucionista ortodoxa. Por último, cabe recordar que Croizat —al contrario de lo que ocurrió con Jeannel— casi desde los comienzos de sus investigaciones sostuvo, apoyándose en la biogeografía, que a lo largo del tiempo las relaciones entre las tierras firmes están sujetas a variaciones muy relevantes.<sup>[130]</sup>

Como ya dijimos, en los últimos años algunos autores han reconsiderado la panbiogeografía mediante el análisis de las bases teóricas implícitas en la obra de Croizat (para una síntesis actualizada, véase Crow, Grehan y Heads, 1999) y produjeron, entre otros avances, interesantes propuestas para informatizar los análisis panbiogeográficos. En particular, Crow<sup>[124]</sup> propone orientar los trazos generalizados utilizando las relaciones filéticas de los taxones en cuestión, es decir, uniendo el área de distribución de cada elemento subordinado con la de su grupo hermano. Algunos autores han adop-

<sup>6</sup> La idea de reunir distribuciones vicariantes separadas actualmente por barreras de alta efectividad y considerar como factor unificador la homogeneidad de sus "ejes" antes que la verdadera coincidencia entre áreas, para llegar a interpretar el fenómeno como consecuencia de factores históricos, fue elaborada también por el entomólogo triestino Edoardo Gridelli. Gridelli aplicó este enfoque en un extenso trabajo de síntesis (*Mem. Biogeog. Adriatica*, 1: 7-229, 1950) a grupos diferentes de coleópteros cuyas distribuciones están orientadas en sentido latitudinal, al este y al oeste del Mar Adriático meridional (elementos transadriáticos).

tado este procedimiento, mientras otros lo consideran apriorístico<sup>[423]</sup> y análogo a la regla de progresión de Hennig y Brundin, abiertamente rechazada tanto por los vicariancistas como por los mismos panbiogeógrafos.

En 1987 Page propuso un método cuantitativo de análisis panbiogeográfico basado en la teoría de los grafos, y en particular en el uso de los árboles de tendido mínimo para representar los trazos;<sup>[396]</sup> los trazos individuales se orientan según criterios tanto biogeográficos (líneas de base, centros de masa) como filogenéticos. Los trazos generalizados se obtienen a partir de trazos individuales,

mediante el procesamiento de los datos previamente volcados en matrices de conectividad, el cálculo del nivel de congruencia entre tales matrices y la evaluación estadística de las probabilidades de que la correspondencia entre trazos no sea casual.

Otro procedimiento<sup>[127]</sup> implica la codificación de los datos en matrices simples, donde las líneas recogen las localidades y las columnas los trazos individuales. Los trazos generalizados se obtienen mediante un programa de compatibilidad y se orientan según los criterios ya mencionados. Por último, los trazos individuales incompatibles se interpretan como resultado de dispersión aleatoria o extinción.

### 8.6 Biogeografía feneticista

El lector atento ya se habrá dado cuenta de que el título de esta sección es algo anómalo. De hecho, es sumamente difícil, si no imposible, encontrar en la literatura la expresión “biogeografía feneticista”, aun si las imputaciones de **feneticismo\*** rebotan de vez en cuando entre vicariancistas y panbiogeógrafos. Patterson<sup>[407]</sup> considera que varios de los distintos enfoques biogeográficos, entre los que incluye los de Ball, Croizat, Simpson y otros más, son en realidad feneticistas —opinión que no podemos compartir del todo—. Como es bien sabido, el feneticismo<sup>[508]</sup> es un enfoque taxonómico cuyos principios pueden resumirse de la manera que sigue:

- Las clasificaciones deben basarse en el máximo número posible de caracteres *holomorfológicos*, es decir, correspondientes tanto a la morfología como a la fisiología, ecología, comportamiento, etcétera.
- Ningún carácter tiene “peso” taxonómico mayor o menor que cualquier otro carácter.
- La clasificación se fundamenta en la “semejanza total” (*overall similarity*) entre los objetos que se estudian, que a su vez procede de la sumatoria de sus semejanzas en el nivel de cada carácter.
- La taxonomía feneticista, si bien reconoce que la similitud entre organismos puede ser resultado de relaciones de tipo distinto (de parentesco, paralelismo, convergencia), excluye toda inferencia referida a cualquier *proceso*, y se basa exclusivamente en los *patrones*.

En los capítulos anteriores hemos intentado aclarar que la biogeografía es el estudio de la dimensión espacial de la evolución orgánica, es decir, de un *proceso* histórico donde la secuencia de los acontecimientos no es mera contingencia ni en sentido

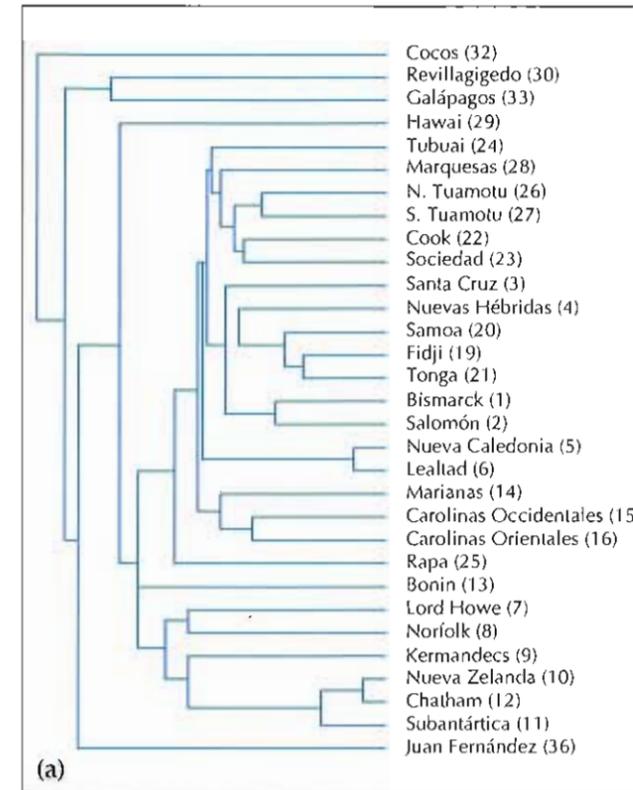
vertical (a lo largo del tiempo) ni horizontal (entre organismos, entre áreas y entre ambos). Nos resulta, pues, algo problemática la lógica en que se basa la más reciente versión de la “biogeografía dinámica”,<sup>[255]</sup> correspondiente a Hengeveld,<sup>7</sup> que en nuestra opinión es sustancialmente feneticista.

El punto de partida conceptual de la “biogeografía dinámica” es que muchas leyes biológicas (y, *a fortiori*, biogeográficas) son en realidad resultado de los vínculos que las leyes no biológicas (físicas) imponen al devenir biológico; de ahí que su interés para la biología no rebase el que pueden tener las constricciones externas. Este principio justifica el intento de explicar los patrones y procesos biogeográficos a partir de las propiedades e idiosincrasias de cada especie. Por ende, se admiten los siguientes postulados:

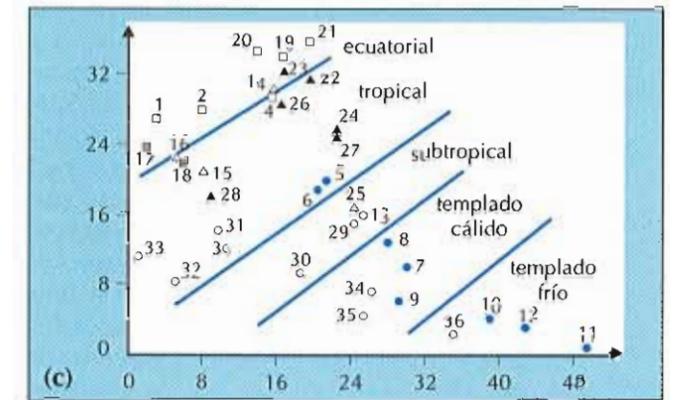
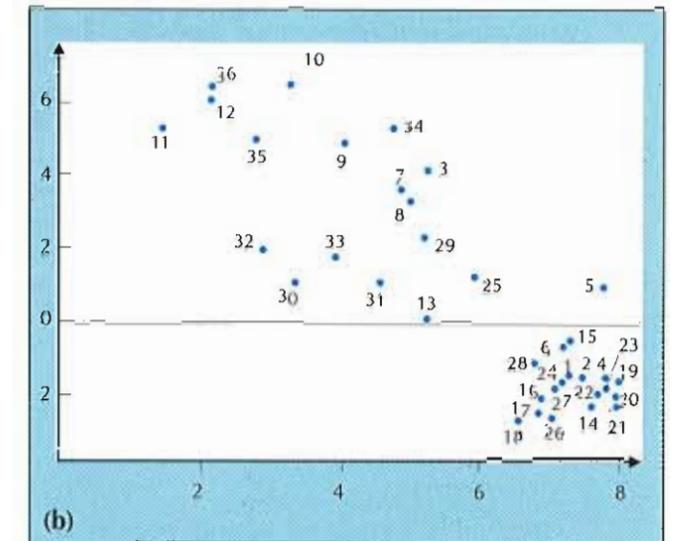
- (1) Cada especie se adapta a las condiciones vigentes en su propio ambiente, de acuerdo con una modalidad particular propia.
- (2) Cada especie está adaptada actualmente a las mismas condiciones ecológicas que se daban cuando se originó.
- (3) Las especies no ocupan sus áreas de distribución de manera uniforme, si bien exhiben estadísticamente una distribución óptima en el centro y una rarefacción hacia la periferia.

A partir de estos postulados, el autor sostiene que la mayor parte de la biogeografía histórica no toma

<sup>7</sup> La expresión “biogeografía dinámica” ha sido utilizada anteriormente por Udvardy<sup>[533]</sup> en un contexto evolucionista más tradicional.



**8.28** Esquemas de clasificación biogeográfica de 36 islas o conjuntos de islas del Pacífico, basados en su respectiva composición florística. Los datos se ordenaron mediante análisis de *clusters* a partir de una matriz de similitud (a), al análisis de componentes principales (b), y de acuerdo con clases latitudinales (c) (de R. Hengeveld).



en cuenta las exigencias ecológicas de las distintas especies, las condiciones ambientales con las que interactúan ni los posibles cambios de las últimas. Propone entonces una serie de técnicas y metodologías estadísticas para describir “el proceso biológico de adaptación espacial de las distintas especies” a partir de sus propiedades individuales, así como un enfoque cuantitativo de la *clasificación* de las áreas biogeográficas mediante la comparación entre distintos coeficientes de similitud y el uso de técnicas de análisis de *clusters* para ordenar las unidades obtenidas (fig. 8.28). Este tipo de análisis permitiría detectar “tendencias” biogeográficas coherentes. Todo ello contribuiría a generar hipótesis sobre los procesos causales subyacentes.

Consideramos que algunas de las conclusiones de este enfoque son totalmente aceptables: en particular, la necesidad de que el biogeógrafo, y más aún quien se ocupa de la biogeografía histórica, no pase por alto los factores y procesos ecológicos

que intervienen en los elementos bióticos que analiza. “A toda escala, las áreas de distribución de las especies no deben considerarse como entidades estáticas y homogéneas, que integran comunidades ecológicas estables de especies coadaptadas, sino estructuras flexibles altamente dinámicas y particulares, en un estado dinámico continuo”.

Sin embargo, esta visión de la biogeografía es criticable desde muchos puntos de vista, incluso porque hoy en día es difícil afirmar que un biogeógrafo histórico, independientemente de la escuela en la que se ubique, considere las áreas de distribución como “estáticas y homogéneas”. Otra objeción podría ser que el declarado actualismo<sup>8</sup> del

<sup>8</sup> El actualismo, en sentido biológico, es un principio generalmente no aceptado, según el cual las propiedades que caracterizan una entidad sometida al devenir histórico —por ejemplo, la especie en una etapa dada de su existencia— corresponderían sencillamente a, o podrían deducirse en for-

postulado 2 contradice tanto el postulado 1 como los desarrollos que el propio autor elabora a partir del mismo postulado. Nuestra afirmación de que se trata de un enfoque esencialmente feneticista de la biogeografía se justifica porque, al igual que la taxonomía feneticista, produce *patrones de similitud* entre objetos, los clasifica y los ordena según los mismos criterios, pasando conscientemente por alto las relaciones histórico-genealógicas que se dan entre ellos, aun admitiendo su existencia. La

“biogeografía dinámica” a la que nos estamos refiriendo trabaja con objetos (áreas de distribución) que agrupa y ordena sin tomar en cuenta las relaciones verticales que existen entre sus atributos principales: las especies. La historia evolutiva de los patrones biogeográficos en el espacio y el tiempo se confía a una interpretación ulterior de las semejanzas y propiedades de los distintos objetos biológicos: de nuevo, las especies. El paralelismo con la taxonomía feneticista parece profundo.

ma automática de, las propiedades de la etapa actual (o incluso, de una etapa posterior) en la que se encuentra la misma entidad.

## HACIA UNA SÍNTESIS DE CONCEPTOS Y MÉTODOS

Hace años, uno de los más grandes ecólogos de nuestra época, Ramón Margalef, escribía que las relaciones entre ecología y biogeografía son a menudo confusas.<sup>[327]</sup> Si examinamos el desarrollo histórico del pensamiento biogeográfico, percibimos con toda claridad que las dos almas de la biogeografía (la ecológica y la histórica) han coexistido durante largo tiempo —y en muchos casos, siguen coexistiendo (véase por ejemplo, el planteamiento del último libro de Blondel<sup>[58]</sup>)— sin que sus contradicciones salieran realmente a flote. Mientras la biogeografía se basó primero en el paradigma darwiniano y luego neodarwiniano del *centro de origen-dispersión*, toda interpretación histórica en biogeografía fue marcada por fuertes matices eco-evolutivos. Con gran frecuencia, y con muy pocas excepciones, el elemento *espacio* se consideró como el sustrato inerte de los procesos biogeográficos, el escenario —o la secuencia de los escenarios— donde aparecían, interactuaban y desaparecían los actores de cada etapa de la evolución orgánica.

Esta visión de la biogeografía se fractura dramáticamente con la revolución conceptual del cladismo y la difusión de las ideas de Hennig y Brundin. El proceso filogenético se aparta de la anagénesis o, si se quiere, surgen serias dudas acerca de que la multiplicación de las especies y su evolución adaptativa estén axiomáticamente unidas por relaciones de necesidad. Esta duda acarrea la reivindicación del papel que el espacio tiene *por sí mismo* en el proceso histórico del devenir orgánico, que está a la base del cambio teórico y metodológico que sufre la biogeografía a partir de la década de 1970. Es una reivindicación que ya Croizat, por su parte, no se había cansado de proclamar en voz alta desde su desatendida soledad caraqueña.

La relación entre las dos almas de la biogeografía se volvió conflictiva de inmediato, y todavía en la actualidad la polémica compromete diferentes escuelas que se oponen a los viejos paradigmas. El paralelismo con el desarrollo de una revolución es notable: jacobinos, girondinos, moderados, unidos tan sólo por oponerse al *ancien régime*, luchan muy pronto entre sí a golpes de guillotina para determinar quiénes son los más auténticos revolucionarios. La polémica en biogeografía sube de tono de inmediato, al punto que un agudo observador europeo publica un ensayo, cuyo título emblemático es *Biogeografía histórica ¿o biogeografía histórica?*

La situación actual, esperemos no temeraria ni, lo que sería peor aún, bonapartista, se caracteriza por un intento de *síntesis* (no de mediación) entre la biogeografía ecológica y la histórica, y entre conceptos y métodos de diferentes escuelas. Acerca de la posibilidad de realizar una síntesis más o menos general hay quien es fundamentalmente escéptico<sup>[460]</sup> y quien demuestra un prudente optimismo.<sup>[364], [488]</sup> Sin embargo, en la actualidad, la fase de la polémica entre escuelas está convirtiéndose en una etapa de crítica constructiva y de autocritica por parte de cada una de ellas.<sup>[186]</sup>

En nuestra opinión, si las premisas que hemos resaltado desde el principio son verdaderas, la biogeografía es una ciencia de síntesis en la que confluyen y se integran los aspectos espaciales y temporales de la evolución. Por lo tanto, consideramos posible y hasta necesaria la unificación (no la homologación de los distintos rópicos) de sus aspectos tanto teóricos como metodológicos.

En la literatura no faltan intentos en este sentido; sin embargo, en general, suelen referirse a as-



pectos que a pesar de su relevancia no dejan de ser puntuales, sin comprometer nuestra ciencia en su conjunto. Hace algunos años, en el marco de una tesaña sobre criterios y métodos de biogeografía contemporánea, V. Vomeró<sup>(54)</sup> subrayaba “la enorme cantidad de trabajo que todavía queda por lle-

varse a cabo en el campo de la filogenia, y todavía más en el campo de mayor integración de la biogeografía”. Tampoco nosotros hemos resistido la tentación de aporrear algunas contribuciones puntuales a este debate; nos ocuparemos de ello en las páginas que siguen.

### 9.1 El centro de origen

En su último trabajo científico, el finado Paolo Brignoli<sup>(65)</sup> escribía que ninguna de las escuelas biogeográficas contemporáneas niega que “all species have been born somewhere from other species”. Y ello vale para cualquier modelo de especiación que admitamos, incluido el de la autotetraploidía, o sea, la multiplicación del número de los cromosomas y la consecuente especiación que se da con cierta frecuencia en las plantas. Es cierto que este fenómeno *puede* ocurrir más de una vez y en puntos separados del área de distribución original (pero podríamos discutir cuán probable es el fenómeno, y qué tan probable es la supervivencia de más de una línea autoploidíde); sin embargo, ello no significa que carezca de una dimensión espacial y temporal, aunque no sea estrictamente unitaria.

En términos generales, consideramos que de lo expuesto sobre los conceptos de especie, especiación y área de distribución, pueden surgir algunas ideas acerca del concepto de centro de origen. Las propiedades ontológicas del área de dis-

tribución nos inducen a sostener que el centro de origen de una especie es la fracción del espacio donde *en un periodo histórico dado* se ha originado la especie *como tal* (área ancestral). De ello derivan dos corolarios:

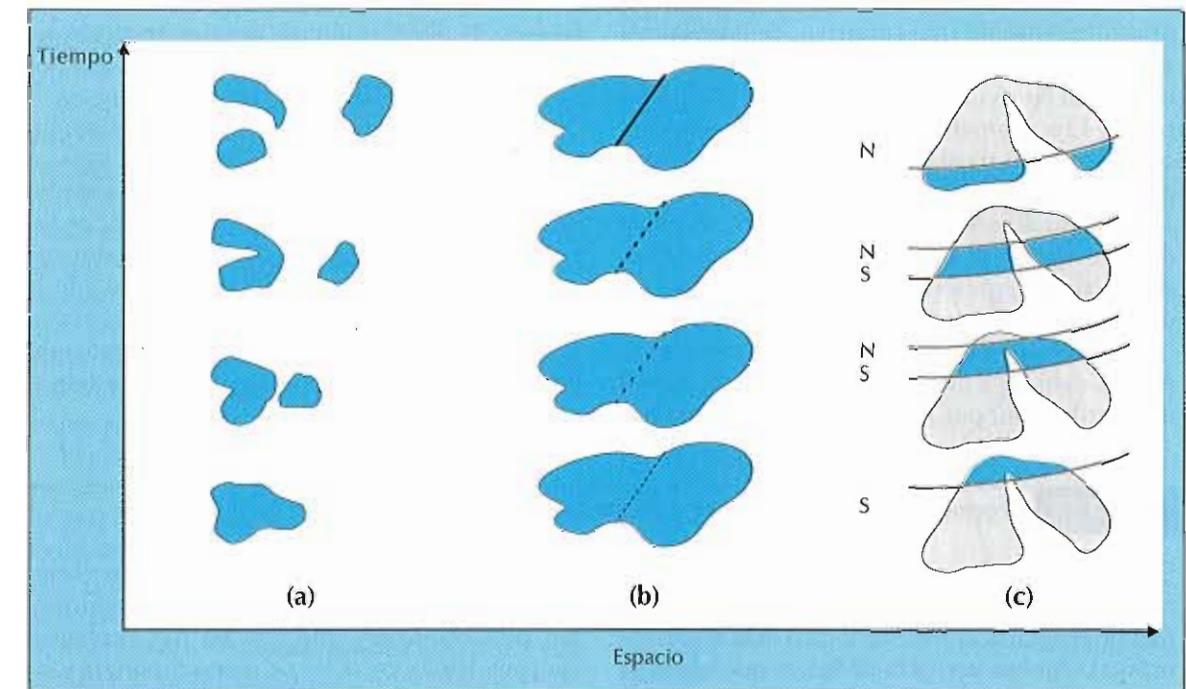
(1) El centro de origen de una especie corresponde forzosamente a una fracción de la superficie de la Tierra, cualquiera que sea su configuración actual.

(2) El centro de origen de un grupo monofilético supraespecífico corresponde al área de distribución de la especie ancestral común y exclusiva del propio grupo *en la etapa*, que sería la última, de su vida filogenética y biogeográfica, en la que sufre un proceso de fragmentación, mismo que corresponde a un proceso de cladogenénesis. Tomando en cuenta las propiedades genealógicas de las áreas de distribución, las propiedades del centro de origen son las mismas que las del área de distribución de cualquier especie.

### 9.2 Una vez más, vicarianza y dispersión

El argumento epistemológico en favor de que se formulen en primer lugar hipótesis de vicarianza para interpretar las distribuciones disyuntas (véase el capítulo anterior) es muy tajante. Sin embargo, opinamos que el fenómeno de la vicarianza, tal como se le considera en las interpretaciones clásicas, implica todavía un postulado innecesario. Del examen de la literatura, tanto vicariancista como panbiogeográfica, se desprende que la vicarianza biótica siempre se considera estrictamente relacionada con la disyunción de áreas, es decir, con la intervención de una barrera que fragmenta un territorio inicialmente único y (relativamente) homogéneo, por lo menos en cuanto a su biota. Puede tratarse de continentes (fig. 9.1a) que se separan debido a eventos geológicos, del levantamiento de una cordillera, de la irrupción de un mar epicontinental, o de territorios donde alguna línea

de anisotropía negativa preexistente —una cadena montañosa, una franja árida u otro— se hace cada vez más efectiva hasta convertirse en una verdadera barrera (fig. 9.1b). Ambos modelos postulan, implícitamente, un nexo estable (sin tomar en cuenta las posibles fluctuaciones) entre el área geográfica y las áreas de distribución que la ocupan. Consideramos que es posible elaborar un modelo hipotético de vicarianza que no implique necesariamente una relación estable entre área geográfica y áreas de distribución. Por ejemplo, en una situación como la de la figura 9.1c, una biota (representada por la franja en color) alcanza hacia el sur una latitud S a cuya altura encuentra uno o más parámetros climáticos limitantes. Si en el transcurso del tiempo los límites climáticos de la misma biota se desplazan hacia el sur, la propia configuración geográfica del territorio puede hacer que



9.1 Tres posibles casos de vicarianza. Nótese que en (a) (fragmentación de un continente) y en (b) (aumento de la efectividad de una línea de anisotropía negativa) la vicarianza entre las biotas está determinada por variaciones de la configuración de las áreas geográficas. En

(c) (vicarianza dinámica) la configuración de las áreas geográficas permanece constante, mientras la vicarianza entre biotas está determinada por la fragmentación de las áreas de distribución (se indican los límites norte y sur).

tarde o temprano una barreta —en este caso, un brazo de mar— separe esa biota inicialmente única en dos subunidades aisladas. Este modelo de evento vicariante (al que ya aludió Croizat en su crítica a la dispersión aleatoria) no se separa aparentemente de los modelos dispersionistas que han sido propuestos, por ejemplo, para interpretar ciertas afinidades bióticas entre áreas tropicales y subtropicales de Asia y América, sobre todo de sus vertientes del Pacífico. En realidad nuestra interpretación no se basa en ninguna consideración referida a la *vagilidad* de los elementos bióticos implicados, y menos en la comparación entre diversos eventos de *dispersión aleatoria*, sino en la

relación, dinámica y dialéctica (sobre la que es bastante difícil opinar) entre *condiciones climáticas y fisiográficas* y *biotas*. Tomando en cuenta lo que ya mencionamos sobre la naturaleza del área de distribución y sus propiedades ontológicas, este modelo describe un evento de vicarianza entre *áreas de distribución* que no implica la vicarianza entre *áreas geográficas*, y que ha sido descrito<sup>(60)</sup> con el término de “vicarianza dinámica”. Consideramos que un desarrollo ulterior de este concepto podría suministrar una herramienta teórica útil para solucionar algunas de las contradicciones entre hipótesis de dispersión e hipótesis de vicarianza.

### 9.3 Trazos generalizados versus patrones de distribución

En el capítulo 4 (véase también el cap. 8) hemos señalado que los patrones de distribución —en el sentido de Halffter, es decir, de distribuciones actuales de cenocrones— se han utilizado hasta ahora solamente en los análisis de las zonas de transición (que, cabe recordarlo, consideramos

áreas de superposición, integración parcial y evolución *in situ* de cenocrones que difieren desde los puntos de tanto espacial como temporal). El empleo del concepto de patrón de distribución, a pesar de haber permitido resultados realmente brillantes (véase cap. 8), sigue estando basado en un

procedimiento de tipo intuitivo. Pensamos que se podría adquirir mayor claridad y rigor si se integraran las técnicas más recientes de análisis de trazos. Efectivamente, desde un punto de vista conceptual, un trazo generalizado o varios trazos generalizados sincrónicos total o parcialmente coincidentes no difieren en sustancia de un patrón de distribución. Si se quiere, un patrón de distribución sería la representación (bidimensional) de uno o más trazos generalizados contemporáneos (más los posibles aportes, igualmente contemporáneos, debidos a dispersión aleatoria). El patrón de distribución, por lo tanto, queda *descrito* por

las áreas de distribución de sus integrantes con los parámetros ecológicos relativos, pero *definido* por sus relaciones espaciales, temporales y filogenéticas. En este sentido, el patrón de distribución, aunque se basa en la coincidencia en el espacio de áreas de distribución (se transcribe por medio de áreas y no de líneas, tal como ocurre con los trazos), al igual que el trazo, difiere radicalmente de las demás unidades de “clasificación” de la biosfera (categorías corológicas, unidades regionales, unidades bióticas), de las que ninguna implica necesariamente un proceso histórico subyacente.

#### 9.4 Forma y espacio ¿o espacio y forma?

Consideramos que uno de los puntos de mayor conflicto entre la biogeografía vicariancista y la panbiogeografía es metodológico más que conceptual. Ambas escuelas admiten que entre la evolución de la vida y la de la Tierra se dan relaciones necesarias; sin embargo, los vicariancistas sostienen que todo análisis (no la etapa preliminar de recolección de los datos) debe comenzar por la formulación de hipótesis sobre las *relaciones entre seres vivos* (cladogramas de taxones), que una vez corroboradas permiten formular hipótesis sobre las *relaciones entre áreas* (cladogramas de áreas); al contrario, los panbiogeógrafos toman como punto de partida las hipótesis relativas a las *relaciones entre áreas de distribución* (trazos individuales) para llegar a formular hipótesis sobre las relaciones entre biotas (trazos generalizados).

Ambos procedimientos son de carácter “asimétrico”, pues la secuencia del análisis que proponen siempre hace que un conjunto de hipótesis esté más o menos subordinado a las hipótesis formuladas con antelación. Las hipótesis sobre la “forma” preceden —y condicionan— las hipótesis sobre el “espacio” en biogeografía vicariancista; lo opuesto ocurre en panbiogeografía.<sup>1</sup> Ambas escuelas, y no solamente ellas, recurren explícitamente al principio de elucidación recíproca entre los conjuntos de datos y de hipótesis diferentes relativos a un mismo problema. Sin embargo, a

pesar de ello, en ambos procedimientos los distintos conjuntos de hipótesis no solamente se formulan sucesivamente, sino que no hay verdadera independencia entre las primeras hipótesis y las posteriores, con las que debe establecerse la comparación. Todo ello reduce la efectividad del método de elucidación recíproca, y más aún la posibilidad de comprobar si un conjunto de hipótesis puede refutar otro.

Partiendo de las ideas sobre la especie y la especiación examinadas en el capítulo 2, concebimos el área de distribución específica como *la máxima secuencia de nemoforontes que mantienen entre sí una relación exclusiva ancestro-descendiente*. La interrupción de esta continuidad vinculada con la especiación<sup>[602]</sup> coincide con la extinción del área de distribución como entidad, y convierte los espacios ocupados por las poblaciones en proceso de divergencia en los nemoforontes ancestrales de dos nuevas áreas de distribución. Aunque podría parecer casi trivial, consideramos importante subrayar una vez más que las relaciones de la especie —y las de cada uno de los nemoforontes que la integran durante su vida filogenética— con su entorno son verdaderas interacciones, o sea, un conjunto de fenómenos cuyos efectos se reflejan —*ceteris paribus*— en las modificaciones de la especie relacionadas con los parámetros, bióticos y abióticos, del espacio que ocupa, pero también en las modificaciones que la especie provoca en este mismo espacio multidimensional.

Partiendo de las ideas que acabamos de tratar, y especialmente de las interacciones entre la especie y su entorno, podemos afirmar que la presencia de la especie otorga el estatus de área de distribución al espacio que ocupa y, como consecuencia de

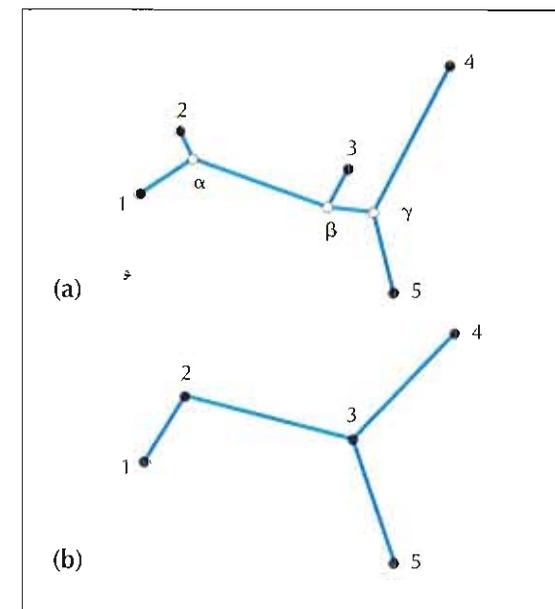
<sup>1</sup> Aun teniendo en cuenta que uno de los criterios propuestos por Page y retomado por Morrone y Crisci (fig. 8.26) para orientar un trazo es introducir casi de inmediato las hipótesis filogenéticas. Es un criterio criticable, por limitar demasiado pronto las oportunidades de elucidación recíproca entre ambos aspectos del fenómeno, el filogenético y el biogeográfico.

ello, el área de distribución está provista de realidad tanto ontológica como genealógica.

Lo anterior permite enfocar la evolución del área de distribución no simplemente como mera sucesión cronológica de las variaciones de la proyección de la especie sobre el espacio físico, sino como secuencia de sucesivas etapas (fig. 3.1) entre las que se dan nexos que comprenden, entre otros factores, algunos de orden causal: ni la estructura ni la extensión ni la ubicación de cada etapa de la evolución del área de distribución de una especie son independientes de las características de las etapas anteriores.

El enfoque del problema de las relaciones especie-área que aquí se propone y el propio concepto de área de distribución recién mencionado no carecen de consecuencias para la biogeografía teórica y, consecuentemente, para la metodología biogeográfica. En primer lugar, reconocer que el área de distribución tiene una realidad histórica y está provista de propiedades tanto ontológicas como genealógicas hace que sea correcto hablar de historia de áreas de distribución y de relaciones genealógicas entre áreas de distribución. Lo anterior, a su vez, constituye el fundamento teórico que hace legítimo formular hipótesis independientes sobre las relaciones genealógicas y evolutivas entre las subunidades que integran un conjunto coherente de áreas de distribución y contrastarlas de manera completamente paritaria con las hipótesis sobre la filogenia de sus ocupantes y con las referidas a la historia geográfica —en el sentido más amplio de la palabra— y climática de los territorios en cuestión, las tres formuladas con total independencia.

Desde el punto de vista metodológico, hemos propuesto<sup>[608], [609]</sup> analizar las relaciones filéticas entre las áreas de distribución subordinadas que integran el área de un conjunto homogéneo (en el caso estudiado, la de un género euromediterráneo de coleópteros Geotrupidae, el *Typhaeus* Leach) utilizando un solo parámetro, el de la cercanía de sus nemoforontes actuales. Este criterio se fundamenta en un principio probabilístico: al menos en ausencia de perturbaciones en el escenario físico considerado y/o de evolución convergente de áreas de distribución, la cercanía en el espacio es producto de una separación temporalmente reciente.<sup>2</sup> El anterior no es un postulado *a priori*, sino una hipótesis de trabajo que puede someterse a un intento de refutación comparando el resultado de este análisis con los que se desprendan del análisis filogenético de los ocupantes y del estudio histórico de las áreas geográficas consideradas.



9.2 Árbol de Steiner (a) y árbol de tendido mínimo (b) que unen los mismos puntos 1 ... 5. Nótese en el primer árbol los puntos adicionales  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  (modificado de R.D. Poge).

Tomando en cuenta este criterio, la forma habitual de medir distancias —o de conectar áreas de distribución— mediante cualquier variante de un grafo planar que minimice la distancia entre un punto y cualquier otro punto del sistema (árbol de tendido mínimo: *minimum spanning tree*, en inglés, fig. 9.2) no es la más satisfactoria en análisis biogeográficos históricos. En realidad, ese tipo de árboles representa relaciones meramente sincrónicas entre nemoforontes: relaciones de “semejanza espacial” de las que no es posible inferir posibles nexos de afinidad biogeográfica de manera autónoma sin apelar a elementos de juicio externos, tomados de la filogenia de los ocupantes o de la historia geográfica del área en cuestión. En otras palabras, obedecen a una lógica de tipo fenético, pero se presentan como hipótesis de tipo filogenético. Debe recordarse a este propósito que los métodos propuestos por la panbiogeografía para orientar un trazo —o sea, para formular hipótesis sobre la secuencia espacio-temporal de los acon-

<sup>2</sup> Consideramos también que algunos parámetros ecológicos del área ocupada por el nemoforonte, sobre todo de orden bioclimático, podrían tomarse en cuenta en esta etapa del análisis, lo que todavía no se ha hecho. Pero tales parámetros deberían elegirse con el máximo cuidado para mantener la independencia entre los tres tipos de hipótesis que se busca comparar.

tecimientos que han marcado la evolución de una serie de áreas ancestrales, lo que conceptualmente corresponde a reconstruir una filogenia de áreas— se fundamentan en el uso de un criterio externo (fig. 8.26), sea tomado de la geografía física (la línea de base de Croizat, 1964), del resultado actual de la evolución del grupo taxonómico implicado (el centro de masa, también de Croizat, 1964) o, finalmente, de la filogenia de los ocupantes.<sup>[128], [132], [186], [364]</sup>

De acuerdo con todo lo anterior, Zunino *et al.*<sup>[608]</sup> y Zunino y Zullini<sup>[609]</sup> han propuesto un criterio de transcripción cartográfica de las distribuciones actuales de los elementos subordinados de un grupo monofilético con el objeto de representar también una hipótesis autónoma de relaciones histórico-genealógicas entre los nemoforontes implicados. Desde el punto de vista metodológico se plantean dos problemas principales: ¿cómo medir las distancias entre nemoforontes? y ¿por medio de qué tipo de árbol conectarlos? Entre las diferentes opciones posibles, representar el nemoforonte como una nube de puntos parece ser la que mejor corresponde a nuestras exigencias, pues no introduce ningún elemento de subjetividad aparte de los que inevitablemente proceden de deformar una superficie esférica al proyectarla en un plano. Además, a partir de las coordenadas de todos los puntos disponibles, es posible calcular las coordenadas  $X_b$  y  $Y_b$  del “baricentro” (véase cap. 3) para cada nemoforonte mediante el teorema de Varignon.

Puesto que en nuestro problema cada “partícula” es un punto (hallazgo), todos los puntos tienen el mismo valor convencional ( $m = 1$ ).<sup>3</sup> En cierta forma, el baricentro compacta la información sobre la ubicación geográfica, la forma, la extensión y la densidad del nemoforonte, representando así el punto de partida más adecuado para conectar los propios nemoforontes y medir las distancias que los separan.<sup>4</sup>

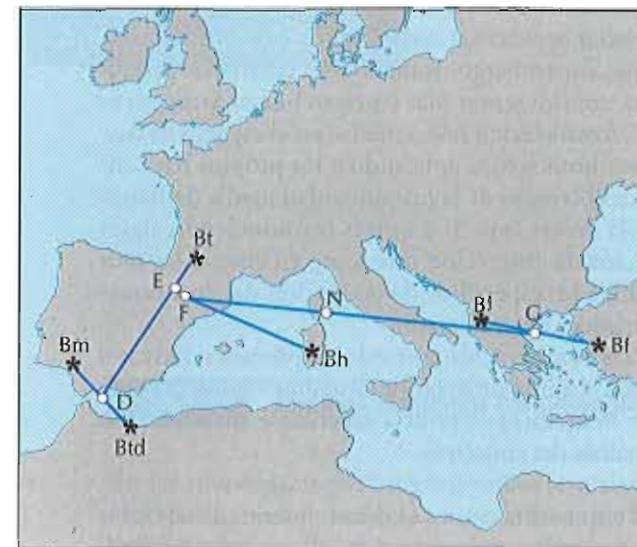
En este contexto, tal como ocurre con las hipótesis sobre filogenia de organismos, la forma gráfica más conveniente de conectar los baricentros es un

árbol de Steiner modificado. De hecho, los puntos adicionales que lo integran representarían otras tantas hipótesis sobre eventos de cladogénesis de áreas de distribución. De acuerdo con este criterio, ha de considerarse también que los puntos adicionales no deben localizarse de manera convencional y homogénea— como ocurre en los árboles de Steiner clásicos—, sino que su ubicación tiene que ser función del distinto “peso” de los nemoforontes— o de los subconjuntos de nemoforontes— que vienen conectándose. De esta forma, dado un árbol de Steiner donde todos los puntos no adicionales (“puntos corona”) tuvieran igual peso, podría elegirse, de entre todas las hipótesis referidas a relaciones biogeográficas entre elementos del sistema que dicho árbol permitiera, la más parsimoniosa.

El procedimiento de Zunino *et al.* (1996) consistió en calcular el “peso” de cada nemoforonte a partir del promedio de las tres deformaciones mayores en relación con el modelo circular (“direcciones preferenciales” de Rapoport<sup>[440]</sup>). De esta manera, si bien las áreas de distribución se representan mediante puntos (los baricentros), cada baricentro está asociado a un valor numérico que es función del tamaño y la forma del área de distribución a la que corresponde. Los puntos adicionales del árbol no se marcan en correspondencia con el punto medio del segmento que une dos baricentros o dos de los subconjuntos que paulatinamente se forman en el marco del conjunto general, si bien su distancia de los extremos del propio segmento es inversamente proporcional al “peso” relativo de las entidades que vienen conectando (tanto mayor es el peso de un baricentro cuanto menor su distancia del punto adicional). Tales subconjuntos, a su vez, representan áreas hipotéticas que procederían de la fragmentación de los distintos nemoforontes ancestrales y que tienen por baricentro el punto adicional. El último punto adicional que se produce durante el procedimiento de formación del árbol representaría, por lo tanto, el primer evento de fragmentación del nemoforonte ancestral de todo el conjunto. Por ejemplo, el árbol de la figura 9.3 se obtuvo conectando en primer lugar los dos baricentros más cercanos; el punto adicional D está separado de los extremos del segmento Bm-Btd por distancias que son proporcionales al peso de ambos baricentros. El paso siguiente fue conectar con D el baricentro más cercano Bt y medir la distancia que los separa. En el marco de los baricentros que todavía no han sido conectados, se comprobó que la distancia entre Bt y Bf es menor que el segmento

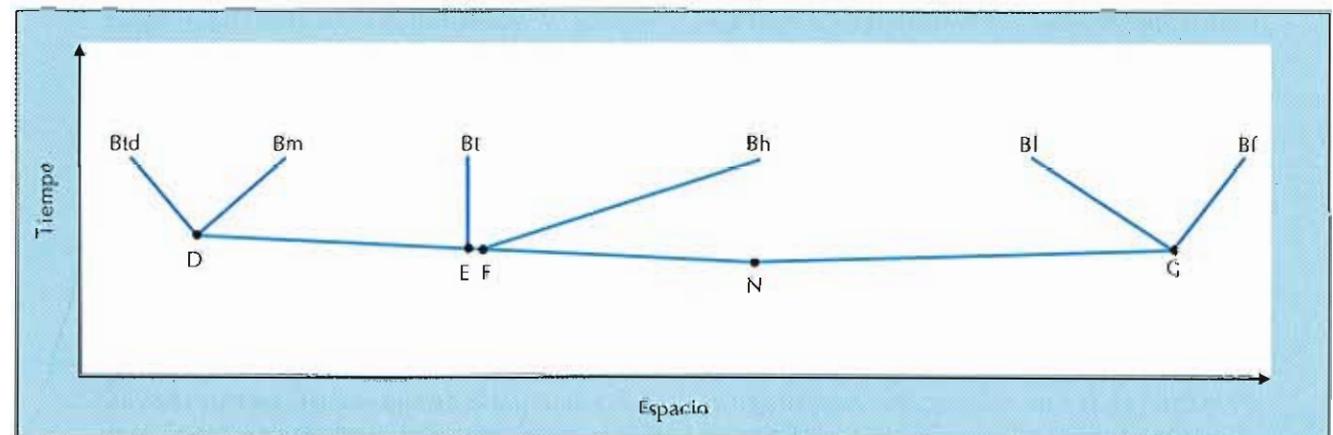
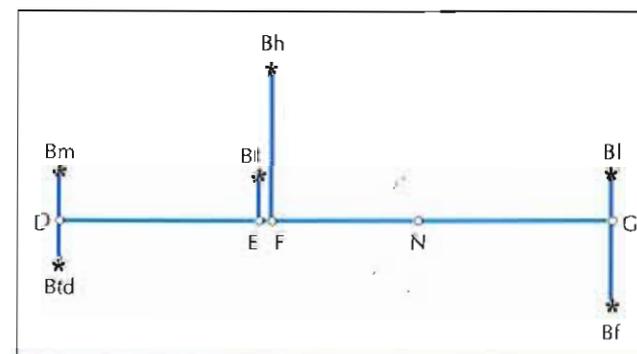
<sup>3</sup> En realidad, un número diferente de hallazgos por localidad podría indicar una ponderación diferencial de los puntos; pero tal cosa no implicaría riesgo de errores en la estimación del “peso” de cada punto únicamente si el esfuerzo de muestreo hubiera sido homogéneo en toda el área.

<sup>4</sup> Un criterio análogo para conectar áreas ha sido utilizado por Page.<sup>[97]</sup> A partir de “centroides” de áreas de distribución, este autor construye trazos que corresponden a árboles de tendido mínimo, y no a árboles de Steiner.



**9.3** Relaciones espaciales entre los baricentros de las áreas de distribución de las seis especies del género *Typhoeus* (coleópteros geotrípidos), trazadas por medio de un árbol de Steiner (D, E, F, N y G = puntos adicionales) (modificado de Zunino *et al.*).

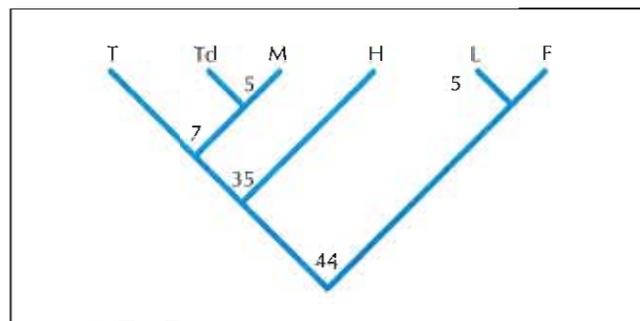
**9.4** Etapas sucesivas de la transcripción del árbol de la figura 9.3 en forma comparable con un cladograma (modificado de Zunino *et al.*).



D-Bt; por lo tanto estos puntos se unieron directamente, y se marcó el punto adicional G. El último baricentro (Bh) resultó ser más cercano a E, por lo que se unió con este último y se marcó el punto adicional F. Los baricentros de los subconjuntos Bm, Btd, Bt, Bh y Bf se unieron finalmente conectando F con G y determinando el punto N. No consideramos irrelevante señalar que conceptualmente este árbol equivale a un trazo individual, orientado sin recurrir a ningún dato externo, filogenético o geológico.

Un sencillo artificio gráfico (fig. 9.4a, b) permite transformar el árbol de Steiner obtenido en una forma que representa una secuencia hipotética de relaciones genealógicas entre áreas de distribución, y que es directamente comparable tanto con un cladograma convencional como con un esquema gráfico de la secuencia de las relaciones geológicas y paleogeográficas entre las áreas implicadas. En el caso al que nos referimos, se obtuvo la hipótesis que resumimos en la figura 9.5.

Cabe insistir en que, al basarse en el concepto de área de distribución como entidad real provista de propiedades ontológicas y genealógicas, el biogeógrafo dispone de una herramienta teórica que le permite formular hipótesis sobre las relaciones históricas entre tales entidades, hipótesis que resultan independientes tanto del análisis de la filogenia de los ocupantes como de las reconstrucciones de los acontecimientos paleogeográficos y paleoclimáticos. Lo anterior, a su vez, otorga la oportunidad de aplicar el principio de la elucidación recíproca a tres conjuntos de hipótesis que atañen al mismo fenómeno, pero son totalmente autónomos, y que, al tener un mismo nivel de legitimidad científica, son susceptibles de comparación. De tal manera, los posibles puntos de conflicto entre



**9.5** De la comparación entre las hipótesis de relaciones entre áreas de distribución (figs. 9.3 y 9.4) y lo histórico geológico de las áreas geográficas considerados, se obtuvo una segunda hipótesis de cladograma de áreas de distribución y de la secuencia cronológica de los eventos implicados. Este esquema puede compararse con la hipótesis de relaciones filéticas entre los ocupantes, que se obtiene mediante el tradicional procedimiento cladista (modificado de Zunino *et al.*).

tales conjuntos de hipótesis estimularían una revisión crítica tanto del análisis biogeográfico como del filogenético y del paleogeográfico, sin que ninguno de ellos se considere *a priori* subordinado a, ni menos fiable que, ninguno de los otros.

Este procedimiento ha sido utilizado hasta hoy sólo en el caso que acabamos de reseñar. Sin embargo, podemos vislumbrar su desarrollo ulterior, considerando análisis biogeográficos generales. Para ello sería preciso agregar los pasos siguientes:

- Búsqueda de áreas de distribución congruentes de grupos monofiléticos no directamente relacionados entre sí. Este paso, que en un análisis biogeográfico general tendría que efectuarse primero, puede realizarse comparando las áreas de distribución

mediante sistemas cartográficos UTM informatizados. Sin embargo, tomando en cuenta las premisas, consideramos más correcto buscar áreas cuyos *baricentros* estén relacionados en el espacio de manera homogénea aplicando a los propios baricentros el criterio de la propinuidad media de Rapoport (véase cap. 3) y quizás introduciendo algún factor de corrección que tome en cuenta las modalidades específicas de ocupación del área características de cada taxón.

- La comparación entre las hipótesis relativas a cada sistema de áreas de distribución —filogenia de ocupantes— podría efectuarse mediante un análisis del consenso.

El esquema mencionado es un intento de salvar los inconvenientes mencionados al comienzo del capítulo mediante un criterio metodológico reduccionista. Hemos resaltado ya que el *área de distribución* específica tiene propiedades ontológicas y genealógicas, al igual que la *especie* que la ocupa. En el procedimiento que acabamos de describir hemos separado el análisis de las relaciones genealógicas de ambas entidades —que, sin embargo, coinciden en el espacio y en el tiempo—, utilizando para cada una de ellas caracteres propios como si fueran exclusivos. La necesidad de coincidencia entre los resultados de ambos análisis procede de la imprescindible coincidencia espacio-temporal entre la especie y su área de distribución. Y al contrario, la coincidencia entre historias biogeográficas individuales e historias biogeográficas de las biotas (y de sus relaciones) es al fin y a cabo un hecho probabilístico ligado a un gran número de factores, como la estabilidad de las biotas en el tiempo y su persistencia en el espacio físico.

## Apéndice metodológico

### A.1 Algunos elementos metodológicos

En las investigaciones biogeográficas se utilizan varios métodos matemáticos y estadísticos, algunos de los cuales son bastante complejos. Desde hace algunos años, se han integrado al panorama de las herramientas del biogeógrafo también algunas técnicas moleculares. Nos limitaremos a presentar algunos de los métodos de uso más general.

#### Coefficientes de similitud

Uno de los temas centrales de las reflexiones del biogeógrafo es la comparación entre biotas o, con mayor frecuencia, entre fracciones dadas de biotas. Básicamente, se trata de comparar listas de especies de localidades puntuales o de áreas geográficas diferentes. Con este propósito pueden utilizarse dos tipos de medidas de la similitud:

*Coefficientes de similitud para datos binarios.* Se trata de índices basados en la presencia-ausencia de especies en los sistemas estudiados. Por ende, no se considera la abundancia de las propias especies; una especie rara “pesa” igual que una abundante; sin embargo, este tipo de índices es de uso bastante frecuente en biogeografía debido, entre otros factores, a la dificultad de lograr series grandes y homogéneas de muestreos cuantitativos.

*Coefficientes de similitud para datos cuantitativos.* Al contrario de lo que ocurre con los anteriores, el uso de estos índices implica el conocimiento de la abundancia de cada especie (en valores absolutos o en porcentajes). En otras palabras, es necesario conocer el número de individuos que representan la especie en los sistemas que se analizan, o su biomasa, u otros tipos de datos, siempre de carácter cuantitativo. Estos parámetros se utilizan para medir la “importancia” relativa de cada especie en cada sistema. Puesto que no siempre disponemos de esta clase de datos, tales coeficientes se usan

poco en biogeografía, aunque con mucha frecuencia en estudios ecológicos.

En términos generales, un buen índice de similitud tiene que ser independiente del tamaño de la muestra y del número de las especies consideradas. Su valor tiene que aumentar en forma regular a medida que se comparan sistemas o comunidades con mayor grado de similitud. Sin embargo, no sólo ningún índice es “perfecto”, sino que todos adolecen de cierta sensibilidad al tamaño de la muestra. Además, como los coeficientes de similitud no pueden someterse a elaboración estadística, la significatividad real de los valores hallados no resulta del todo clara. A falta de un método mejor, se recomienda lo siguiente: (1) comparar dentro de lo posible muestras de tamaños similares; (2) utilizar muestras de no menos de 100 individuos (lo óptimo: entre 200 y 500 cuando se trate de comunidades pobres en especies, y 10 veces más tratándose de comunidades con gran riqueza específica).<sup>[585]</sup>

La literatura especializada propone más de 20 índices, de los cuales sólo revisaremos dos de tipo binario y dos de tipo cuantitativo. Al comparar dos áreas, o localidades *A* y *B*, siempre indicaremos con *a* el número de especies presentes en *A*, con *b* las presentes en *B*, con *c* las especies compartidas y con *S* el número total ( $a + b - c$ ) de las especies.

Los coeficientes binarios de uso más frecuente son el de Jaccard ( $= c/S$ ) y el de Dice/Sørensen ( $= 2c/(a + b)$ ). Los valores de ambos índices varían entre 0 (cuando *A* y *B* no comparten ningún elemento) y 1 (cuando las mismas especies están presentes en *A* y en *B*). En términos generales, el coeficiente de Dice/Sørensen tiende a sobrestimar las semejanzas en comparación con el de Jaccard.<sup>[55]</sup> En muestreos experimentales hechos a partir de

conjuntos conocidos (es decir, donde  $a$ ,  $b$  y  $c$  se conocían previamente) se demostró que el índice de Jaccard tiene una precisión notable (y que su variación es muy baja) incluso en presencia de muestras muy pequeñas ( $S = 10$ ).<sup>[223]</sup>

Supongamos, por ejemplo, que quisiéramos medir la similitud faunística, para mamíferos, entre la Península Italiana, Sicilia y Cerdeña según los datos del cuadro que sigue.

Región	Número de especies
Italia	84
Sicilia	44
Cerdeña	40
Italia ∩ Sicilia	44
Italia ∩ Cerdeña	40
Sicilia ∩ Cerdeña	36
Sicilia o Cerdeña	48

Los coeficientes de similitud entre Italia y Sicilia, Italia y Cerdeña, y Sicilia y Cerdeña son respectivamente 0.69, 0.64 y 0.86 según Dice/Sørensen, y 0.52, 0.48 y 0.77 según Jaccard. Calculando el complemento a 1, obtenemos las medidas de la diferencia (distancias). Es evidente que puesto que el anidamiento es casi perfecto,<sup>1</sup> el índice de Jaccard, que resalta más la similitud entre Sicilia y Cerdeña, es el que mejor se ajusta a los datos del cuadro.

Otros tipos de índices para datos binarios consideran también el número de especies que en el marco de un conjunto dado están ausentes en las dos áreas comparadas.<sup>[37], [55]</sup>

Los coeficientes cuantitativos son algo más complejos. El índice de Renkonen, o *porcentaje de similitud*, se calcula a partir de los porcentajes de abundancia de cada muestra. Para cada especie se elige el menor de los dos porcentajes, y se aplica la fórmula:

$$\text{Porcentaje de similitud} = \sum_{\text{menor}} (p_{1i}, p_{2i})$$

<sup>1</sup> De hecho, los mamíferos sardos también están presentes en Sicilia, y las especies sicilianas están a su vez representadas en la Italia peninsular. Las excepciones son solamente cuatro: el jabalí, el borrego cimarrón, el venado y el gamo, compartidos por la península y Cerdeña pero ausentes en Sicilia (en este caso no tomamos en cuenta que tanto el borrego cimarrón como el gamo son de introducción paratropical en Cerdeña).

donde  $p_{1i}$  = porcentaje de la  $i$ -ésima especie en la muestra 1, y  $p_{2i}$  = porcentaje de la  $i$ -ésima especie en la muestra 2. El valor del índice varía entre 0 por ciento (ninguna similitud) y 100 por ciento (similitud total).

Examinemos, por ejemplo, dos bosques cuya composición sistémica sea la siguiente:

*Bosque 1:* castaño 50%, encino 30%, avellano 10%, robinia 10%.

*Bosque 2:* castaño 5%, encino 70%, avellano 25%, robinia 0%.

El porcentaje de similitud será:

$$5 + 30 + 10 + 0 = 45\%.$$

A pesar de su sencillez, este índice es uno de los mejores coeficientes cuantitativos de similitud con que contamos.<sup>[297], [585]</sup>

El mejor índice cuantitativo de similitud, que resulta prácticamente independiente del tamaño de la muestra, es el de Morisita:

$$C_{\lambda} = \frac{2 \sum^n X_{ij} X_{ik}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_j N_k}$$

donde:

$C_{\lambda}$  = Índice de Morisita (similitud entre las muestras  $j$  y  $k$ ),

$X_{ij}$  = Número de los individuos de la especie  $i$  en la muestra  $j$ ,

$X_{ik}$  = Número de los individuos de la especie  $i$  en la muestra  $k$ ,

$N_j$  =  $\sum X_{ij}$  = Número total de individuos en la muestra  $j$ ,

$N_k$  =  $\sum X_{ik}$  = Número total de individuos en la muestra  $k$ , y

$$\lambda_1 = \frac{\sum^n [X_{ij}(X_{ij} - 1)]}{N_j(N_j - 1)} \quad \lambda_2 = \frac{\sum^n [X_{ik}(X_{ik} - 1)]}{N_k(N_k - 1)}$$

Este coeficiente indica la relación entre la probabilidad de que un individuo tomado de la muestra  $j$  y otro tomado de la muestra  $k$  pertenezcan a la misma especie, y la probabilidad de que dos individuos tomados de  $j$  o de  $k$  pertenezcan a una misma especie. Sus valores varían entre 0 (ninguna similitud) y 1 (similitud total). Si aplicamos la fórmula de Morisita al ejemplo anterior (suponiendo que los datos básicos fueran números absolutos y no porcentajes), obtendremos:

$$\lambda_1 = [(50 * 49) + (30 * 29) + (10 * 9) + (10 * 9)] / (100 * 99) = 0.35$$

$$\lambda_2 = [(5 * 4) + (70 * 69) + (25 * 24) + (0)] / (100 * 99) = 0.55$$

$$C_1 = 2 * [(50 * 5) + (30 * 7) + (10 * 25) + (10 * 0)] / (0.35 * 0.55)(100)(100) = 0.58.$$

El valor del índice de Morisita es algo más elevado que el de Renkonen (58% vs. 45%).

**Análisis de agregados (clusters)**

Después de calcular el índice de similitud entre dos registros de especies (dos muestras, dos localidades, dos áreas, dos biotas), se continúa con los registros restantes hasta construir una matriz que ponga en relación todos los registros. En una matriz tal es posible agrupar las muestras en grupos jerárquicos mediante una técnica de análisis de clusters. Una de las que se utilizan con mayor frecuencia es la llamada UPGMA (*Unweighted Pair Group method using arithmetic Averages*). Normalmente el análisis se realiza mediante programas informáticos; sin embargo, no es superfluo comprender su lógica, y por ello señalamos un ejemplo. Las etapas del procedimiento son las siguientes:

(1) En una matriz de coeficientes de similitud se individualiza el par de muestras a las que corresponden los valores más altos: este par integra el primer cluster.

(2) Se vuelve a escribir la matriz, de ser necesario volviendo a calcular la similitud media entre las muestras que han quedado y la media aritmética entre los valores de las dos primeras muestras.

(3) En la nueva y más pequeña matriz se individualiza el valor más alto, que corresponde a la muestra que integrará un segundo cluster con el primer par, y después se repite el ciclo (punto 2), hasta que todas las muestras queden reunidas en un cluster único.

La fórmula general puede escribirse:<sup>[297], [513]</sup>

$$S_{j(k)} = \frac{(\sum S_{jk})}{mn}$$

donde  $S_{j(k)}$  es la similitud entre los clusters  $j$  y  $k$ ,  $m$  es el número de los valores del cluster  $j$ ,  $n$  es el número de los valores del cluster  $k$ ,  $S_{jk}$  son los coeficientes de similitud entre cada uno de los  $j$  y de los  $k$ .

Ejemplo. Dada la siguiente matriz de similitud entre cinco muestras

	A	B	C	D	E
A	1.00	0.22	0.34	0.28	0.31
B		1.00	0.42	0.43	0.35
C			1.00	0.40	0.36
D				1.00	0.19
E					1.00

se procede de la manera siguiente:<sup>[365]</sup>

El valor de similitud más elevado (0.43) se da entre B y D, que por ende integran el primer cluster. Se vuelven a calcular todos los demás valores de la matriz relacionados con dicho cluster:

$$(BD:A) = (BA + DA) / 2 = (0.22 + 0.28) / 2 = 0.25$$

$$(BD:C) = (BC + DC) / 2 = (0.42 + 0.40) / 2 = 0.41$$

$$(BD:E) = (BE + DE) / 2 = (0.35 + 0.19) / 2 = 0.27$$

	A	BD	C	E
A	1.00	0.25	0.34	0.31
BD		1.00	0.41	0.27
C			1.00	0.36
E				1.00

En la nueva matriz, el valor más alto se da entre C y el cluster BD, y determina la formación del nuevo cluster BCD. Éste, a su vez, se compara por sus componentes con A y con E:

$$(BCD:A) = (BA + CA + DA) / 3 = (0.22 + 0.34 + 0.28) / 3 = 0.28$$

$$(BCD:E) = (BE + CE + DE) / 3 = (0.35 + 0.36 + 0.19) / 3 = 0.30$$

	A	BCD	E
A	1.00	0.28	0.31
BCD		1.00	0.30
E			1.00

Esta vez el valor más alto contenido en la matriz (0.31) es uno de los índices originales (entre A y E); por lo tanto A y E integran otro cluster distinto, que al final debe compararse con BCD:



dianter la historia de la(s) biota(s) que los propios taxones integran, y no viceversa.

(4) La falta de consenso con un modelo dado puede deberse a eventos de dispersión aleatoria, variación de parámetros ecológicos, o congruencia con otro modelo diferente —*siempre que se considere como relación genealógica entre fracciones del espacio geográfico*.

(5) De todas formas, la dispersión puede explicar la distribución de taxones particulares pero no la de una biota entera (*nótese que, en la práctica, sólo se recurre a la variación de los parámetros ecológicos para interpretar las eventuales extinciones, las distribuciones amplias o las áreas de distribución redundantes, pero no los posibles desplazamientos en el espacio de biotas enteras; a este propósito, véase el fenómeno que hemos llamado "vicarianza dinámica"*).

(6) La interpretación de un modelo biogeográfico en términos histórico-causales es válida para todos

y cada uno de los grupos en que está fundamentado: los grupos de animales y plantas que resultan de un patrón único de cladogénesis y de vicarianza son los resultados de una historia común.

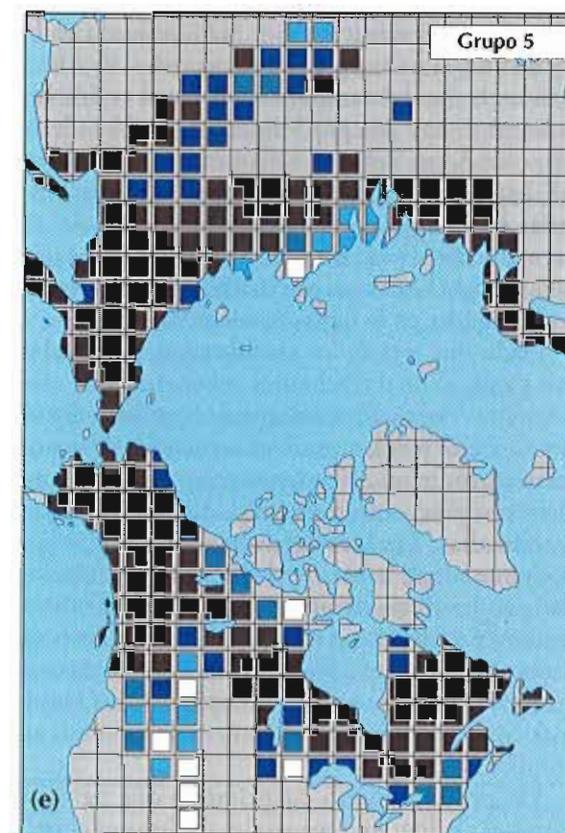
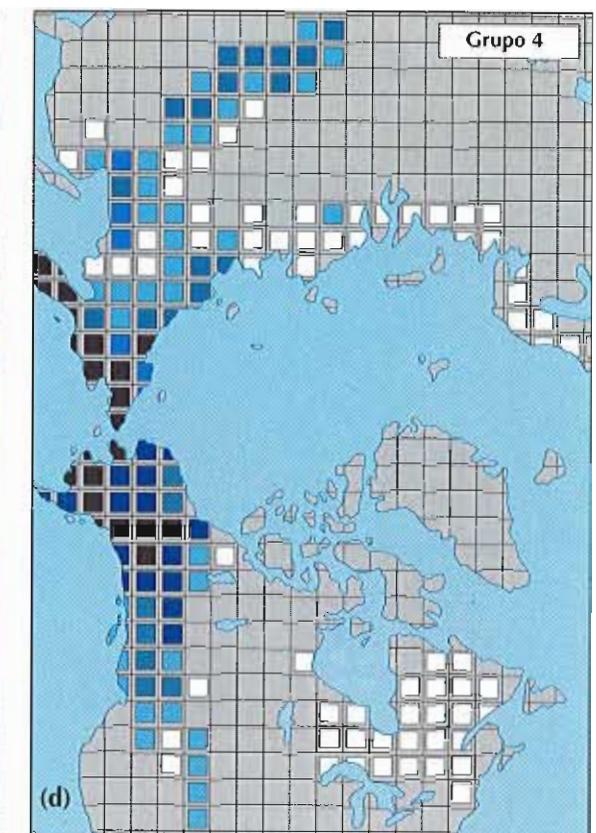
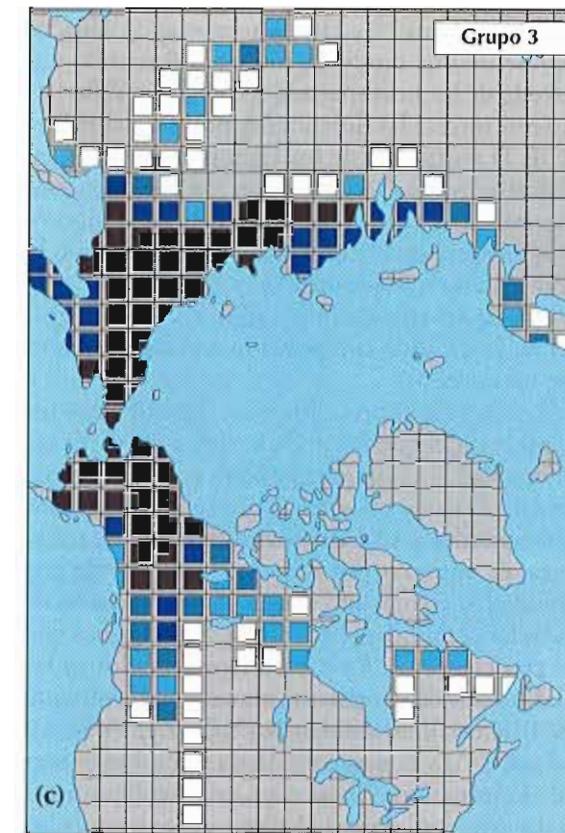
(7) Cualquiera área que se considere homogénea puede resultar heterogénea si lo indican las relaciones filéticas y espaciales de sus ocupantes.

(8) Las hipótesis de relaciones entre áreas formuladas por la geología no tienen validez intrínseca superior a las que se formulan a partir de datos biológicos, es decir, de los cladogramas de áreas. *A partir de este principio, de por sí totalmente aceptable, algunos autores concluyen que las hipótesis geológicas no pueden utilizarse ni para corroborar ni para refutar las hipótesis biogeográficas, en contradicción patente con uno de los principios básicos del cladovicarianismo: la idea del paralelismo entre la evolución de la vida y la de la Tierra.*

(9) Un cladograma de taxones se considera equivocado si, y solamente si, se detectan eventuales erro-

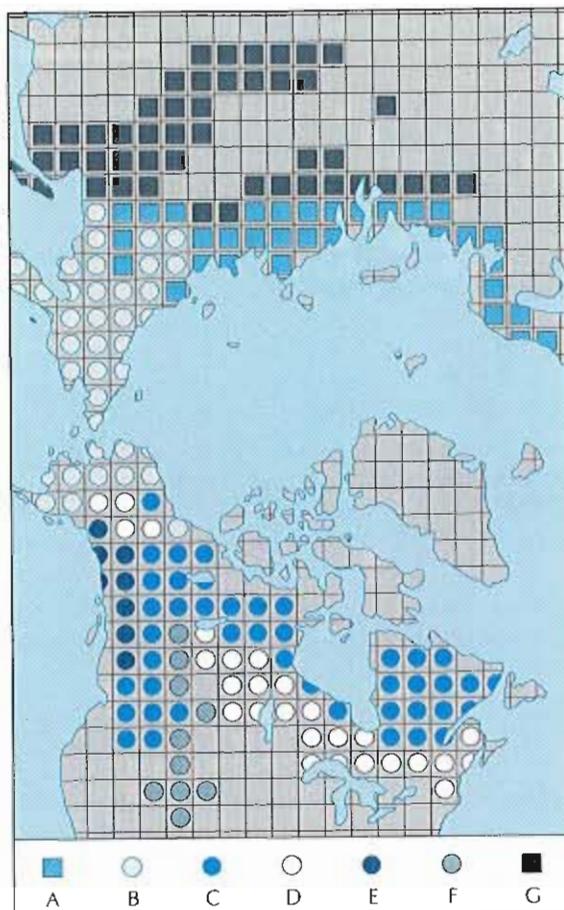
**A.4** Distribución de los cinco grupos de especies que se obtuvieron del dendrograma de la figura A.3. La intensidad del sombreado indica los valores porcentuales de los especies en cada Unidad Geográfica Operativa

nal. La Beringia resalta especialmente en el tercer mapa, que da cuenta de la distribución del tercer grupo de especies (integrado también por *Salix pulchra*, véase fig. A.3) (de P.L. Nimis).



res en los datos de base o en la aplicación del procedimiento de análisis, pero no si entra en conflicto con hipótesis geológicas. *Además de lo que ya comentamos en el punto precedente, cabe recordar que en el mismo enfoque cladista la comparación externa (out test), que aquí se rechaza, se considera de mayor importancia.*

(10) En la biogeografía cladovicarianista, el registro fósil tiene un papel relevante exclusivamente cuando permite refutar las hipótesis geológicas y paleogeográficas implicadas en un modelo dado. Según algunos autores, la edad de un grupo corresponde a la del fósil más antiguo que se conoce del propio grupo (en el sistema considerado o fuera de él). De esta manera, también el registro fósil podría contribuir a la elaboración del modelo, pues permitiría poner una fecha (hipotética) a una o más de las etapas de la secuencia vertical de las relaciones. *A este propósito cabe subrayar, a pesar de su trivialidad, el hecho de que el más antiguo fósil conocido de un taxón dado representa el terminus post quem existe o existió dicho taxón, pero no el terminus ante quem queda demostrado que no existía.*



**A.5** Distribución de las siete grupos de Unidades Geográficas Operacionales de la figura A.3. **A:** Costa ártica eurasiática; **B:** Beringia; **C:** Ártica norteamericano; **D:** América del Norte boreal; **E:** Vertientes NO; **F:** Vertientes NE; **G:** Asia boreal (de P.L. Nimis).

Tomando en cuenta lo anterior, mencionaremos aquí algunos métodos que se han propuesto para obtener cladogramas de áreas con mayor poder de explicación y más "robustos" que los procedentes del método de la reducción que hemos recordado en el capítulo 8.<sup>3</sup>

El análisis de componentes, del que presentamos aquí una versión algo simplificada, fue propuesto por Nelson y Platnick<sup>(383)</sup> y retomado por Hum-

phries y Parenti<sup>(269)</sup> y Humphries *et al.* (1988),<sup>4</sup> y representa una modificación y un desarrollo del método de las áreas ancestrales con el que Wiley<sup>(568)</sup> intentó sortear las dificultades propias del método de la reducción de los cladogramas de áreas. Con el término "componentes" se indica en este contexto un conjunto de dos o más áreas hipotéticas, históricamente relacionadas entre sí según la información que suministre la distribución geográfica de los taxones implicados: en un cladograma de áreas, cada componente está representado por un nodo.

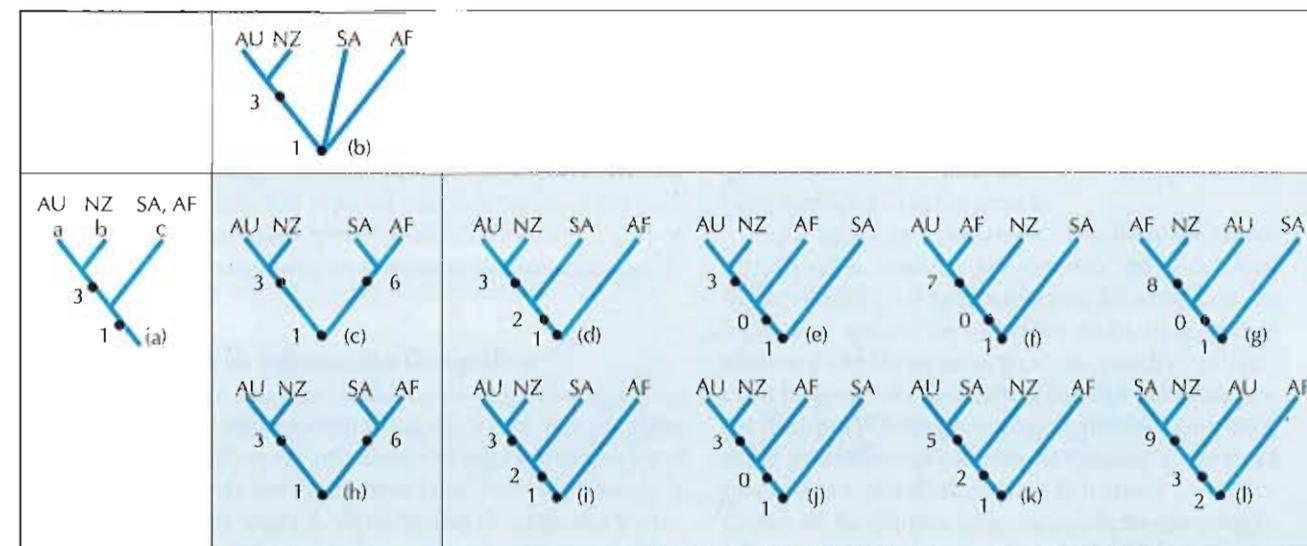
Para aclarar el procedimiento, examinemos un ejemplo en el que participen cuatro áreas. Ya sabemos (fig. 2.24) que las posibles relaciones filéticas entre cuatro taxones (o cuatro áreas) pueden corresponder a 15 esquemas diferentes. Se trata, pues, de empezar por reducir el número de posibilidades, escogiendo la más parsimoniosa entre todas las permitidas por la teoría. Supongamos que los tres taxones *a*, *b* y *c* estén representados en las cuatro áreas de la siguiente manera: *a* en Australia (AU), *b* en Nueva Zelanda (NZ), *c* en América del Sur (SA) y también en África (AF). Por lo tanto, el cladograma de áreas no está totalmente resuelto (fig. A.6, arriba). A partir de los postulados del método en cuestión, consideramos el área ancestral (componente) AU + NZ, indicada en la figura con el número 3. Por lo tanto, si es AF el área hermana del componente 3, igual es SA. En este punto hay dos posibilidades: (1) SA es hermano de 3, pero no necesariamente lo es también AF. Las cinco alternativas posibles están representadas en la figura (cladogramas c-g). (2) AF es hermano de 3, pero no necesariamente lo es también de SA. Las cinco alternativas posibles están representadas en la figura (cladogramas h-l).

Dado que tres de los cladogramas son iguales por pares, al final tendremos solamente siete cladogramas de los 15 teóricamente posibles. Estos siete árboles reflejan posibles secuencias de acontecimientos, como vicarianza geográfica sin especiación consecuente, dispersión, extinción en áreas intermedias. De las siete soluciones obtenidas, podemos elegir la más probable comparando todas con los datos de presencia-ausencia de otros taxones y las hipótesis relativas de cladogramas de áreas. Un número suficiente de elementos por comparar permite aplicar procedimientos matemáticos que minimizan el número de hipótesis en conflicto.

Un procedimiento cuantitativo que permite elaborar cladogramas generales de áreas es el mé-

<sup>3</sup> Una interesante síntesis, en español, de estos temas ha sido publicada por Vargas, 1992, en J.M Vargas *et al.*, "Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en herpetología", monografía, *Herpetol.*, 2, Madrid.

<sup>4</sup> "Cladistic Biogeography", en Myers y Giller (coords.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres.



**A.6** Cladogramas de áreas y análisis de componentes. La explicación es dada en el texto (modificado de O.D. Espinosa y J. Lorente Bousquets).

todo de la parsimonia (Brooks, 1981,<sup>5</sup> Zandee y Roos<sup>(596)</sup>). Igual que cuando se trata del análisis de componentes, no se desecha ningún dato sobre las áreas implicadas, aunque haya conflicto entre cladogramas de taxones. Cada uno de los cladogramas de áreas que resulten del análisis se codifica como matriz para después integrar todos en una matriz única. Pueden utilizarse algunos programas de cladística, como el PAUP, que se basa en el criterio de parsimonia de Wagner, para encontrar el cladograma áreas/especies más probable de acuerdo con los datos que se utilicen.<sup>(186)</sup> Las "homoplasias" biogeográficas se consideran análogas a las homoplasias filogenéticas, es decir, la dispersión y las distribuciones amplias corresponden lógicamente a paralelismos y convergencias, y las extinciones a reversiones de caracteres.

**El tratamiento de los datos espaciales**

El problema básico de la realización de las representaciones cartográficas es evaluar las magnitudes por estudiar en los puntos donde éstas se desconocen. Los datos espaciales presentan características peculiares y en cierta forma contradictorias: la distribución de sus valores recuerda el comportamiento aleatorio típico de las variables causales, pero al mismo tiempo manifiesta correlaciones que dependen de sus relaciones espaciales. De ahí sur-

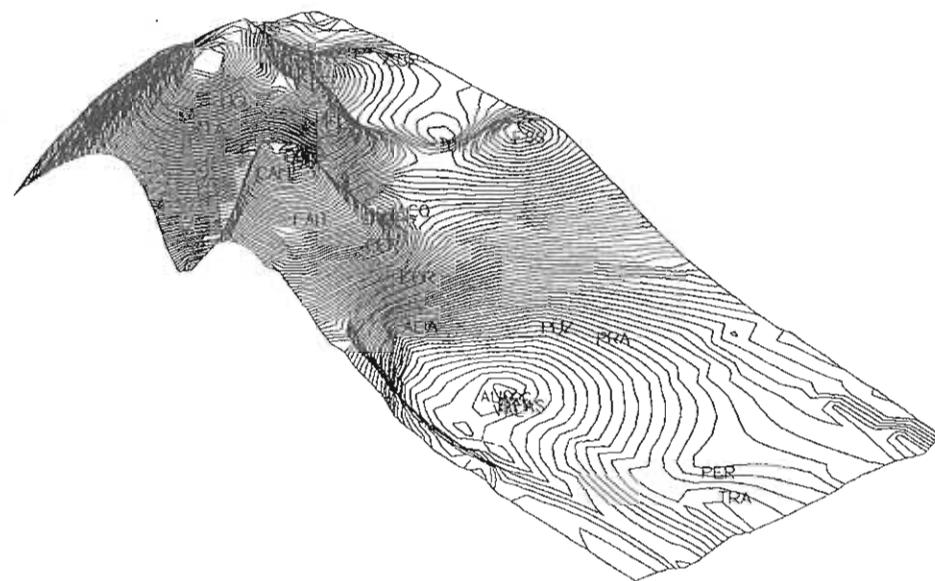
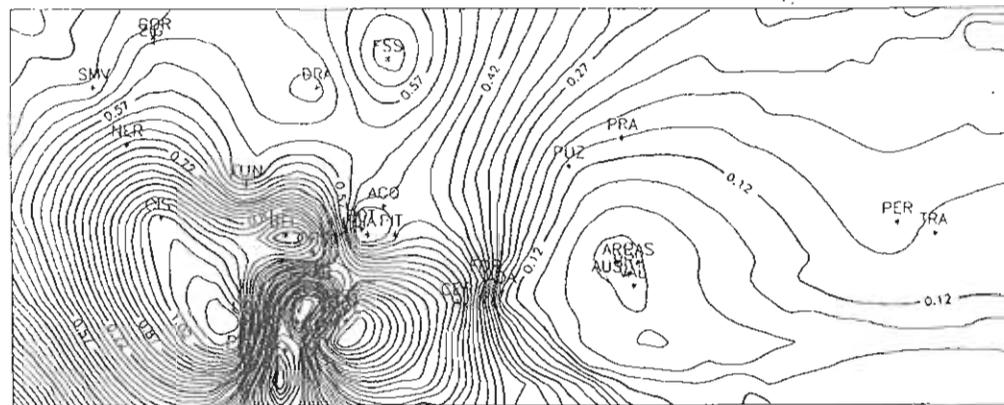
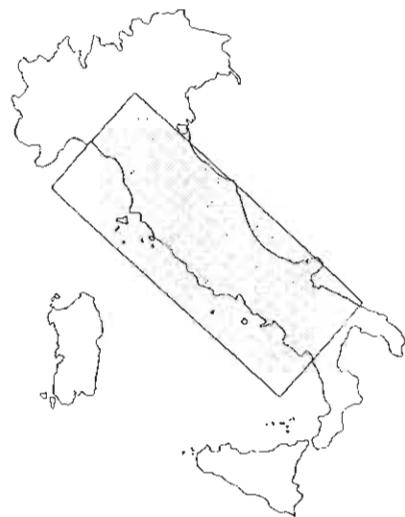
ge la necesidad de caracterizar las variables de interés eligiendo los criterios de estimación más idóneos. El estudio de los datos espaciales forma el objeto de la geoestadística, ciencia que nació en la década de 1960 en el medio geominero, pero a la que en la actualidad suele recurrirse en cartografía y en diferentes aplicaciones prácticas. En particular, se han estudiado algunos procedimientos que satisfacen un doble orden de necesidades:

- Minimizar la intervención manual, automatizando el proceso de generación de información.
- Permitir la intervención conceptual del operador, en especial en las delicadas etapas de la elección de los mejores modelos para cada tipo de cartografía temática.

Un procedimiento común de la geoestadística es el llamado "contouring", que permite poner de manifiesto la curva (lugar geométrico) de los puntos que tienen el mismo valor (fig. A.7). Esta representación se obtiene mediante la interpolación de los valores conocidos de la magnitud que se examina. Las técnicas más comunes para generar superficies en la computadora se basan en la interpolación de los valores que corresponden a los nodos de un retículo regular, a lo que sigue la generación del contorno. Los aspectos básicos de este tipo de técnicas son: (1) el criterio de selección de la proximidad, y (2) el algoritmo de estimación de los valores puntuales. La estimación de los valores en los nodos del retículo se efectúa utilizando un con-

<sup>5</sup> D.R. Brooks, "Hennig's parasitological method: a proposed solution", *Syst. Zool.*, 30: 229-249.





junto de datos llamado "área de influencia" o "proximidad", que puede coincidir con la totalidad de la información disponible, o con un subconjunto de datos oportunamente escogidos. En lo que se refiere al algoritmo, es preciso elegir la función de autocorrelación espacial más adecuada como para asignar el justo "peso" a las informaciones disponibles, tomando en cuenta la *distribución* de los datos.<sup>[80], [339]</sup>

### Sistema de Información Geográfica

Una tecnología informática de gran interés, el Sistema de Información Geográfica (GIS, por sus siglas en inglés) es de uso cada vez más corriente en el estudio de los datos espaciales, incluidos los de la cobertura vegetal, distribución de animales y protección de la naturaleza, además de ser también cada vez más común en biogeografía. El GIS consiste en un conjunto estratificado de datos registrados e integrados mediante programas específicos en computadoras equipadas con subsistemas, como pizarras digitales y *plotters*, aptos para incorporar los propios datos y devolverlos en forma de elaboradas cartografías. Los datos que el sistema puede procesar se refieren a la topografía de un territorio, a su geología, hidrología, edafología, a la flora y fauna que lo ocupan, a los distintos tipos de impacto antrópico, etc. A todos estos datos corresponde un sistema único de coordenadas que permite su integración o su gestión por separado, de acuerdo con las combinaciones que elija el operador.

En conclusión, el GIS permite recoger datos geográficos, administrar bancos de datos con validez geográfica, procesarlos y, finalmente, producir mapas temáticos.<sup>[477]</sup>

### Técnicas de biología molecular

Las relaciones entre la biología molecular y la biogeografía son bastante recientes y por el momento implican sobre todo la biogeografía insular. Se tra-

ta de una línea de investigación que, al ocuparse directamente de la distribución espacial de la diversidad genética tanto a nivel intraespecífico como interespecífico, y la evaluación de sus tiempos de divergencia (reloj molecular), abre importantes perspectivas a nuestra ciencia.

Estas técnicas se basan en el análisis electroforético de los sistemas gen-enzima, en el del ADN mitocondrial y en la hibridación del ADN. Los datos, o si se quiere, los *caracteres* moleculares que se obtienen mediante estas técnicas, pueden utilizarse en biogeografía de acuerdo con dos planteamientos distintos.<sup>[474]</sup> En primer lugar, pueden compararse los patrones moleculares de taxones vicariantes que ocupan islas distintas con la historia paleogeográfica de las propias islas, conocida su cronología. Ello permite comprobar la velocidad de la divergencia evolutiva en taxones distintos sometidos a un mismo fenómeno biogeográfico. Por lo tanto es posible desglosar al mismo tiempo el poder de resolución de las distintas técnicas de análisis (*calibration approach*).

Además, los datos moleculares pueden contribuir a aclarar la evolución de las biotas insulares, determinando el número de colonizadores, los modelos de colonización, las afinidades con los taxones continentales y los posibles "efectos fundador" (*descriptive approach*).

Los caracteres moleculares suelen procesarse de acuerdo con técnicas que son esencialmente fenéticas, es decir, en términos de semejanza *versus* diferencias, lo cual acarrea en realidad un riesgo no indiferente cuando se trata de inferir verdaderas afinidades. Sin embargo, algunos autores han logrado utilizar también técnicas cladísticas; por ejemplo, se han estudiado las relaciones entre las poblaciones de anfibios del género *Euproctus* de Córcega, Cerdeña y los Pirineos sometiendo los datos moleculares a un análisis cladista, con resultados muy prometedores.<sup>[85]</sup>

**A.7** Variación geográfica de las frecuencias alélicas en ortópteros cavernícolas del género *Dolichopoda*. La reconstrucción del "paisaje" genético se obtuvo mediante un procedimiento de interpolación *kriging* aplicado a los valores que se desprenden del análisis múltiple de los datos de las aloenzimas disponibles para 33 poblaciones. Los isolíneas evidencian una variación de tipo clinol NO-SE en la fracción peninsular, con fuertes discontinuidades (relieves aislados) en correspondencia de las islas del archipiélago toscano, que están pobladas por especies distintas (datos inéditos, cortesía de V. Sbordoni y D. Cesaroni).

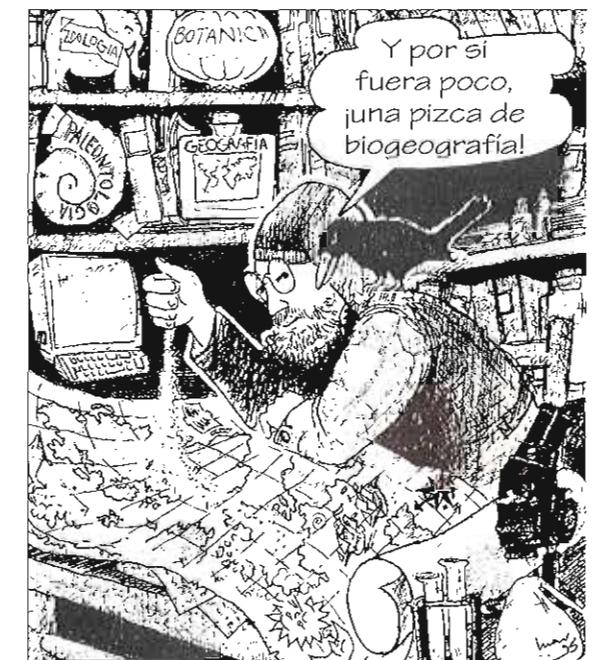
La idea de que en el marco de la biología hay ciencias de “primera clase”, modernas, avanzadas, actuales y útiles para la humanidad, es muy generalizada. A éstas se diferenciarían otras, que comúnmente se califican de tradicionales, clásicas, descriptivas, conceptualistas y así sucesivamente. Es casi innecesario señalar que la biología molecular y la ecología formarían parte de las primeras; la zoología y la botánica de las segundas.

Por motivos que se nos escapan, muchas personas —entre las cuales, es duro reconocerlo, hay también varios biólogos— opinan que la biogeografía (o la zoogeografía y/o la fitogeografía) merece un lugar de segundo plano en el panorama de la biología académica, puesto que tampoco se le reconoce el estatus de “ciencia básica” que aun la zoología y la botánica tienen. El interés para la biogeografía sería, por tanto, poco más que una coquetería intelectual. No es casual que sólo en los últimos tiempos en las universidades italianas se hayan abierto cursos de biogeografía y que en el umbral del año 2000 se publicará el primer manual italiano (esta obra) sobre el tema.

La biogeografía —como esperamos se desprenda de las páginas anteriores— es una ciencia rica en contenidos culturales y de aplicación. Como ciencia de síntesis se coloca, por importancia y afinidad, al lado de la ecología, de la ciencia de la evolución, de la geografía, de la conservación de la naturaleza y de sus recursos y de otras ciencias más entre las que comúnmente se consideran “de actualidad”. El lugar central que la biogeografía ocupa —a pesar de la opinión de quienes la menosprecian— se debe a que mientras la mayoría de las otras ciencias de la naturaleza se ocupan, para utilizar un término de la filosofía de Heidegger, del *Sein* (el ser, en este caso, el ser biológico), nuestra ciencia se ocupa esencialmente del *Dasein*, el ser-en-el-mundo. El ser-en-el-mundo, en el espacio-tiempo (cronótopo), es el ser concretamente determinado que, de posibilidad teórica, se torna entidad definible, *hic et nunc*.

Necesidad y contingencia se entrelazan en los acontecimientos reales y concretos de los seres vivos en diálogo permanente con el espacio en el que viven. Y puesto que nosotros los seres humanos, en cuanto entes vivientes, nos relacionamos en primer lugar con otros seres vivos, intentemos entender el mecanismo y el motivo de todo ello. La conservación de la naturaleza, la protección de la biodiversidad, la evaluación de las alteraciones de las biotas, las previsiones del futuro y otros aspectos de aplicación dependerán estrictamente del planteamiento biogeográfico en el que nos fundamos.

Los autores estamos convencidos de que promover el conocimiento de los conceptos de la biogeografía, como prerrequisito para plantear una relación correcta entre el hombre y la naturaleza, es una tarea importante. Estaremos satisfechos si nuestra contribución a todo ello, aunque fuese mínima, no sea irrelevante.



**Adelphotaxa** (o adelphotaxones) (de *adelphos* = hermano). **Taxón** de cualquier nivel jerárquico, que mantiene relaciones genealógicas de primer grado con otro taxón, considerado del mismo nivel en la taxonomía cladística.

**Alopatría.** Que existen en dos o más lugares separados.

**Alopoliploidía.** Formación de organismos poliploides ( $4n$ , con menor frecuencia  $3n$ ,  $6n$ ,  $8n$ , etc.) por medio de cruces interespecíficos. Es bastante frecuente en los vegetales.

**Anagénesis.** Variación de las características que manifiesta una especie con el paso del tiempo, con significado adaptativo o no.

**Anisótropo** (medio ambiente). Un retículo de discontinuidades (geográficas, climáticas, bióticas) que caracteriza el espacio ecológico determinando su heterogeneidad. La anisotropía del medio ambiente se refleja en las posibilidades efectivas de que los seres vivos extiendan su área de distribución. Una zona de anisotropía negativa de máxima efectividad forma una **barrera**.

**Apocoría.** Contrario de **plesiocoría**. Término homólogo al de **apomorfía**, que indica la condición relativamente derivada de un **área de distribución** o de una parte de ella.

**Apomorfía.** Contrario de **plesiomorfía**. (a) En la terminología cladista, carácter derivado, en oposición a primitivo; (b) se califica de apomorfa una línea filética, o el taxón que la representa, derivada con respecto a su línea hermana o a su **adelphotaxón**.

**Árbol. Grafo** plano que conecta todos los puntos de un sistema (nodos), sin formar ningún circui-

to (es decir, ninguna figura cerrada). **Á. de tendido mínimo** (o de máxima conectividad): grafo que minimiza el recorrido entre un nodo y cualquier otro nodo del sistema. **Á. de Steiner:** véase **Steiner**.

**Arca biogeográfica.** Sinónimo de **refugio biogeográfico**.

**Área de distribución.** Espacio geográfico ocupado por, y con el que interactúa, un **taxón** de cualquier nivel. En un planteamiento diacrónico, el área de distribución puede definirse como la máxima secuencia de **nemofrontes** que mantienen entre sí relaciones exclusivas de ancestro-descendiente. Actualmente se tiende a aplicar el término, al menos en su sentido sincrónico, también a la distribución de entidades que no se definen de manera estrictamente sistemática, como las sendas poblaciones, o a entidades de tipo ecológico (comunidades, gremios, etcétera).

**Asilo.** Según Jeannel (1942), de acuerdo con el geólogo Suess, región del planeta caracterizada por la ausencia de orogénesis y de transgresiones marinas recientes; en consecuencia, los asilos que fueron estables (aunque no tanto desde el punto de vista climático) durante largo tiempo habrían actuado como áreas de evolución de las biotas terrestres y de abastecimiento biótico de las tierras menos estables o de formación más reciente. Los principales asilos que Jeannel reconoce son Laurencia y Angaria (respectivamente, el norte de América del Norte y el Asia centro-septentrional) en el hemisferio boreal, y Gondwana en el austral.

**Autapomorfía.** Carácter **apomorfo** exclusivo de un taxón, aparecido en el ancestro común y

exclusivo de la línea filética representada por el mismo taxón. Según la taxonomía cladista, las autapomorfías no son informativas para el reconocimiento de las relaciones filéticas.

**Autóctono.** Opuesto de exótico. En biogeografía, original de un área dada, independientemente del desarrollo general de su **área de distribución**. No confundir con **endémico**.

**Barrera.** Discontinuidad ambiental (véase **anisotropía**) de máxima efectividad para detener la **difusión** de los seres vivos. El concepto de barrera, al igual que todos los que atañan al efecto de cualquier variación de los parámetros del medio ambiente sobre la dispersión, no tiene un valor *absoluto*, si bien está relacionado con la tolerancia ecológica de las especies implicadas, con respecto a las que una misma línea de anisotropía puede actuar como barrera o incluso como **corredor**.

**Biodiversidad.** Propiedad de toda entidad viviente de tener más de una sola manera de manifestarse. Esta propiedad es compartida por todos los niveles de organización de la vida, desde los genes hasta los ecosistemas. En el uso común, la **B.** de un área o de un ambiente se expresa a menudo con el número de las especies hospedadas.

**Bioma.** Formación biótica coherente, es decir, cuyos integrantes mantienen entre sí relaciones más estrictas de las que mantienen con el externo del sistema, misma que se repite con manifestaciones ecológicamente equivalentes (**biotas**) en una misma faja climática.

**Biosfera.** El conjunto de todos los seres vivos (y, según algunos autores, de todas sus interrelaciones).

**Biota.** Expresión concreta, en el espacio y el tiempo, de un **bioma** dado. El conjunto de las especies y poblaciones que ocupan un área geográfica determinada, caracterizada por límites bioclimáticos definidos.

**Carácter.** En taxonomía y en sistemática, cualquier atributo con base genética de un organismo. La distinción entre carácter primitivo y derivado (en cladística, **plesiomorfo** y **apomorfo**) en realidad se refiere al *estado* de un mismo carácter. En la biogeografía vicariancista

se utilizan los taxones (o mejor, sus relaciones filéticas) como caracteres de las áreas geográficas; sin embargo, el paralelismo con la taxonomía cladística está limitado por el hecho de que mientras los caracteres taxonómicos se transmiten por vía genealógica, o sea, "vertical", el fenómeno de la **dispersión** provoca también la transmisión "horizontal" de los organismos (caracteres biogeográficos) de una área a otra.

**Cenocron.** El conjunto de los seres vivos presentes en un área dada a partir de una misma época, y que están sometidos a una historia evolutiva y biogeográfica común. Si distribución actual se indica como **patrón de distribución**. Distintos cenocrones pueden superponerse en una misma área.

**Cenogénesis.** Proceso de evolución conjunta e interdependiente de los elementos de un **cenocron**.

**Centro de masa** (*main massing*). En panbiogeografía, la sección de un **trazo** en donde el grupo taxonómico correspondiente presenta su máxima diversificación (sistemática, morfológica, ecológica, genética, etcétera).

**Cladismo.** Planteamiento taxonómico de W. Hennig y de su escuela. Reconoce la máxima importancia a las relaciones genealógicas entre los organismos. Sus principales bases conceptuales son la dicotomía de la especiación (y, por tanto, de los árboles filogenéticos o cladogramas) y el rechazo de los grupos no estrictamente **monofiléticos** como grupos sistemáticos naturales. Desde el punto de vista metodológico, el cladismo se basa en la búsqueda de las **sinapomorfías**.

**Clado.** Grupo **monofilético** subordinado en el marco de un grupo de nivel jerárquico superior.

**Cladogénesis.** Proceso de diferenciación genealógica de las especies, a través de una serie de **especiaciones** sucesivas.

**Cladograma.** Representación esquemática en forma de **árbol de Steiner** rigurosamente dicotómico de las relaciones filéticas entre seres vivos o, al menos, de la hipótesis de tales relaciones que se obtiene procesando un conjunto de caracteres de acuerdo con los principios del **cladismo**.

**Clase (de objetos).** Producto de un procedimiento de ordenación de un universo de objetos, basado en métodos y criterios establecidos por el operador. No se consideran necesariamente las posibles relaciones intrínsecas entre los mismos objetos de tal manera que la existencia (o la realidad) de una clase de objetos depende totalmente del proceso de clasificación. Al contrario, los agrupamientos sistemáticos que se basan en las relaciones genealógicas entre las subunidades (o subconjuntos) que los integran pretenden reflejar las relaciones intrínsecas del universo que clasifican, y por ello no son clases de objetos sino entidades reales.

**Compatibilidad.** Véase **congruencia**.

**Comunidad.** Complejo de **poblaciones** hetero-específicas que interactúan en un ámbito ecológico y espacio-temporal definido.

**Congruencia.** Criterio para elegir entre **cladogramas** diferentes que se obtienen de una misma serie de caracteres, que considera que el más probable cladograma de taxones es el que se repite el mayor número de veces (completo o parcial) entre los cladogramas de los caracteres considerados.

**Consenso.** Criterio para construir un **árbol** filogenético a partir de una serie de **cladogramas** no totalmente compatibles, pero igualmente probables con base en los caracteres que se hayan considerado. Los **nodos** no resueltos quedan como politomías.

**Convexo (grupo).** Grupo sistemático **parafilético**, pero en cuyo marco no hay hiatos, es decir, no hay interrupción en las secuencias filogenéticas.

**Corología.** Estudio comparado (sincrónico) de las **áreas de distribución** de los seres vivos. El término de comparación suele estar representado por otras áreas de distribución comparables, tanto desde el punto de vista geográfico como sistemático, y/o por la distribución de los parámetros fisiográficos del territorio en donde se encuentran.

**Corológica (categoría).** Sinónimo: **Corotipo**. **Áreas de distribución** cuyas fronteras externas coinciden estadísticamente (independientemente de la manera y de la densidad con las que se

distribuyen sus ocupantes) y se agrupan en unidades llamadas categorías corológicas. El hecho de pertenecer a una categoría corológica dada no tiene de por sí ninguna implicación de orden causal, puesto que el criterio de clasificación por categorías corológicas corresponde a una lógica de tipo **fenético**.

**Corredor.** Territorio que permite el intercambio biótico entre unidades regionales separadas por **barreras** de máxima efectividad.

**Creacionismo.** Línea de pensamiento que admite la intervención de entidades trascendentes (uno o más creadores, uno o más demiurgos) en el origen del mundo y, *a fortiori*, de los seres vivos. Cabe resaltar que el creacionismo no necesariamente coincide con el **fijismo**. De hecho, en principio el creacionismo no es irreconciliable con el evolucionismo.

**Demo.** Subunidad en la que puede estar organizada una **población** natural. No está desprovisto de interés el hecho de que, a pesar de la falta de factores externos que limitan el intercambio de individuos entre uno y otro demo, cierta "inercia" territorial haga que la frecuencia de los cruces intradémicos suela ser sensiblemente mayor que la de los interdémicos, con efectos evidentes sobre el flujo génico.

**Desviación (regla de la).** Principio (probabilístico) establecido por W. Hennig, según el cual, de las dos ramas filéticas que derivan de un evento de **cladogénesis**, una se separa más sensiblemente que la otra de la condición ancestral.

**Diacrónico.** Contrario de **sincrónico**. Se dice de cualquier fenómeno que ocurre (o que se estudia) a través del tiempo. En biogeografía suele utilizarse para periodos significativos en términos evolutivos o geológicos.

**Difusión.** véase **dispersión**.

**Discontinuidad.** Ambiental: véase **anisotropía**; en las distribuciones: véase **disyunción**.

**Dispersalismo.** Planteamiento teórico y metodológico que en la biogeografía histórica prefiere las interpretaciones causales basadas en la **vagilidad** de los seres vivos y en su capacidad de franquear casualmente barreras, incluso con alta

efectividad. El dispersalismo es objeto de fuertes críticas por los biogeógrafos vicariancistas y por los panbiogeógrafos, por motivos sobre todo heurísticos.

**Dispersión.** Término ambiguo, utilizado en biogeografía para indicar al menos dos fenómenos distintos. El primero, que mejor se indicaría con **difusión**, corresponde al inglés *dispersion*, y se refiere al proceso de expansión que sufren las especies o las poblaciones en las etapas de crecimiento demográfico y en ausencia de barreras, es decir, el proceso de agrandamiento del área ocupada. El segundo fenómeno (en inglés *dispersal*) se refiere al franqueamiento de **barreas**, comúnmente relacionado con eventos aleatorios, por parte de modestos conjuntos poblacionales, potenciales colonizadores de nuevas áreas y posibles ancestros de nuevas entidades.

**Ecosistema.** Unidad ecológica coherente y relativamente autónoma en lo que se refiere a su red trófica y energética.

**Eidoforonte.** Término de reciente acuñación, por analogía con **semaforonte**; indica cada etapa distinta del proceso de **anagenésis** de la especie.

**Endemismo.** Contrario de **pandemismo**. Se califica de endémico un taxón exclusivo de un territorio dado, independientemente de su extensión y de los parámetros (geográficos u otros) que lo definen.

**Equilibrios intermitentes** (*punctuated equilibria*). La teoría de los equilibrios intermitentes, conocida también como “saltacionismo”, ha sido formulada por N. Eldredge y S.J. Gould, y sostiene —a diferencia del gradualismo de los darwinianos ortodoxos— que las especies permanecerían estables durante largos periodos que, al concluir, sufrirían rápidas crisis de variación que implicarían especiaciones y la afirmación de nuevos modelos de organización antes de entrar en una nueva fase de estabilidad.

**Erémico.** Se dice de un organismo que ocupa un medio ambiente árido o francamente desértico. A veces este término, con claras connotaciones ecológicas, ha sido usado inadecuadamente en sentido biogeográfico para referirse a los elementos con distribución sahara-índica.

**Especiación.** Proceso de multiplicación de las especies. Independientemente de las modalidades con las que la especiación se realiza, es un proceso que lleva a la formación de dos (o posiblemente más, según los evolucionistas) especies “hijas” a partir de una especie ancestral, misma que se extingue como tal especie en correspondencia del mismo proceso.

**Especies gemelas** (*sibling species*). Conjuntos de poblaciones naturales morfológicamente indistinguibles, pero reproductivamente —y por ello, genéticamente— aisladas entre sí.

**Estrato faunístico.** Conjunto de los organismos animales presentes en un área dada a partir de una época determinada.

**Extinción.** (a) Desaparición de un taxón de cualquier nivel. La especie puede extinguirse de dos maneras distintas. La primera es su simple desaparición por muerte de todos sus miembros. La segunda, de relevancia especial en la teoría del **cladismo**, ocurre cuando una especie sufre un proceso de cladogénesis dando origen a *dos* especies distintas, extinguiéndose así como tal especie. (b) Extinción de fondo. Es el fenómeno que, junto con la especiación, es responsable de la **turnover** normal de la estructura sistemática de la biosfera, es decir, del reemplazo de las especies existentes con otras nuevas, ecológicamente **vicariantes**, según ritmos más o menos regulares. (c) Extinciones masivas. Acontecimientos que ocurrieron varias veces en la historia de la vida, que provocaron la destrucción de la mayor parte de los elementos bióticos de la época, y promovieron la afirmación evolutiva de grupos diferentes.

**Feneticismo.** Planteamiento taxonómico que evalúa las relaciones entre los objetos por clasificar (taxones de cualquier nivel) con base en el criterio de la semejanza total (*overall similarity*), sin considerar toda posible inferencia acerca de sus relaciones filéticas o evolutivas. Los organismos por clasificar se indican como OTU (*Operational Taxonomic Unit*), y se utilizan todos los **caracteres** disponibles, mismos que se consideran equivalentes entre sí. Por medio de algoritmos especiales se construyen los fenogramas (diagramas binarios de máxima similitud), en los que se basan las clasificaciones formales. En el enfoque feneticista, solamente los individuos

son entidades reales (esta visión corresponde a la lógica de los nominalistas, medievales y modernos). Al igual que las categorías supraespecíficas, también las especies serían **clases** de individuos, producidas por el procedimiento de clasificación.

**Fijismo.** Contrario de evolucionismo. Planteamiento teórico que postulaba la inmutabilidad de las especies en el tiempo.

**Filética (especiación).** Modelo de especiación —que en la actualidad la mayoría de los biólogos no aceptan— que admite que si el proceso de **anagénesis** hace que etapas distintas de una secuencia única de ancestros-descendientes presenten diferencias mayores, tales etapas representarían otras tantas especies, aunque durante el periodo considerado no hubiera ocurrido ningún evento de **cladogénesis**. Estas etapas, de acuerdo con el otro tipo de planteamiento, corresponden a otros tantos **eidoforontes**.

**Filogénesis** (o **filogenia**). (a) Proceso de multiplicación de las especies a través del tiempo. (b) Con el término “filogenia del grupo X” se entiende el conjunto de las relaciones genealógicas que se dan entre los elementos subordinados que integran el grupo y las que éste mantiene con otros grupos sistemáticos.

**Fitness.** Es el porcentaje con el que los individuos de una generación contribuyen a la composición de la generación subsecuente. Se mide con base en el número de descendientes directos que a su vez logran reproducirse.

**Geonemia.** Distribución geográfica de los seres vivos, en sentido puramente espacial.

**Grado.** Agrupamiento sistemático admitido por la taxonomía evolucionista, pero no por la filogenética. No es estrictamente **monofilético**, con frecuencia es **parafilético**, pero está caracterizado por cierta homogeneidad interna, por lo menos en sentido morfológico y funcional.

**Grafo.** Figura geométrica formada por segmentos que conectan una serie de puntos dados. Los distintos tipos de **árboles** que se utilizan tanto en la biogeografía como en la filogenia son todos grafos planos.

**Gravitación.** En biogeografía, las expresiones del tipo “grupo con gravitación mediterránea” o “especie con gravitación sonorense” indican que el **área de distribución** de tales elementos es más extensa de lo que indicaría el calificativo que, por otra parte, se refiere a aquella fracción del área que representa su núcleo más importante desde distintos puntos de vista (extensión, nivel de ocupación, etcétera).

**Gremio** (*Guild*). Conjunto de especies que explotan un mismo tipo de recurso alimenticio de la misma manera y en el marco de una misma **comunidad**.

**Guyot.** En los fondos oceánicos se encuentran relieves cónicos aislados (*seamounts*) de origen volcánico. Su cumbre es aplanada, debido posiblemente a la actividad de las olas antes de que los movimientos tectónicos los alejaran de las dorsales oceánicas y alcanzaran su posición actual. El nombre “guyots” con el que se les denomina procede del apellido del geógrafo suizo que primero los estudió.

**Holarticismo.** Conjunto de hipótesis y teorías que pretenden explicar las afinidades entre elementos bióticos separados que ocupan los continentes australes, únicamente con base en fenómenos de migración a partir de centros de origen boreales. El holarticismo postula la inmovilidad recíproca de las tierras firmes.

**Holofilético.** Véase **monofilético**.

**Homoplasia.** Aparición repetida e independiente de un mismo **carácter** en la evolución de un taxón **monofilético**, o reversión del estado de un carácter (**apomorfo** → **plesiomorfo**).

**Isótropo** (espacio, medio ambiente). Contrario de **anisótropo**.

**Línea de base.** En panbiogeografía, la línea de mayor **anisotropía** o discontinuidad geográfica que cruza un **trazo**.

**Macroevolución.** El nivel supraespecífico de la evolución (véase **microevolución**).

**Metapoblación.** Conjunto de poblaciones contiguas en el espacio, que se mantiene homogéneo por un intercambio genético ocasional pero no

irrelevante. Por ello, las poblaciones individuales que integran una metapoblación prácticamente no están sometidas a deriva genética.

**Microevolución.** Proceso de diferenciación intra-específica, basado esencialmente en la relación dialéctica entre variabilidad genética, selección, cambios demográficos y casualidad. Se contraponen a la **macroevolución**, que corresponde a la aparición exitosa (en sentido evolutivo) de nuevos niveles de organización que caracterizan nuevos grupos de nivel supraespecífico. Se discuten las relaciones entre microevolución y macroevolución: de acuerdo con la interpretación clásica, de abolengo darwiniano, la macroevolución sería el resultado, a largo plazo, de la microevolución, y estaría sometida a las mismas leyes biológicas. Sin embargo, algunos autores se oponen a este planteamiento gradualista y proponen hipótesis alternativas. Entre ellas la más conocida es la de los **equilibrios intermitentes**.

**Microplacas.** Bloques de la corteza terrestre (continental u oceánica) de tamaño relativamente pequeño, que con frecuencia terminan agregándose a las placas continentales en el transcurso de sus migraciones.

**Monofilético.** Un grupo monofilético está integrado por *todos y solamente* los descendientes de un ancestro exclusivo. Según algunos cladistas, incluye tanto el ancestro como todos sus descendientes, actuales y extintos (= holofilético); según otros, puede considerarse como grupo monofilético tan sólo su representación sincrónica en un momento dado (en general, pero no forzosamente, la actualidad).

**Morfoespecie.** Entidad sistemática que se define exclusivamente con base en su morfología, en el sentido más amplio del término, y a la que se atribuye convencionalmente el nivel de especie en la jerarquía linneana. Generalmente se utiliza la morfoespecie en la clasificación de aquellos grupos en donde no se da, o se desconoce, la reproducción bisexual.

**Nemofronte.** Cada una de las etapas de la existencia de un **área de distribución**, que difiere más o menos notablemente de la etapa anterior y de la siguiente. Según una interpretación reciente, entre los distintos nemofrontes de una

misma **área de distribución** se darían nexos que no son de pura contingencia espacio-temporal sino también de orden causal.

**Neontológico.** Contrario de paleontológico. Que concierne a fenómenos o entidades biológicas actuales.

**Nicho ecológico.** Término que indica esencialmente el papel que una especie, una forma biológica o una población tienen en el marco del medio ambiente y de la comunidad que integran. Los parámetros que definen el nicho ecológico son extremadamente numerosos, y pueden describirse solamente utilizando otros tantos ejes en un hiperespacio.

**Nodo.** (a) De un **cladograma**. Punto de bifurcación que indica un evento de cladogénesis. (b) En panbiogeografía, zona de intersección entre **trazos generalizados** distintos.

**Nunatak** (pl. *nunatakker*). Fracción de la superficie de la Tierra de extensión limitada que, durante una glaciación, queda al descubierto aun estando enteramente rodeada por el hielo, pudiendo así actuar de área de sobrevivencia aislada para algunos elementos faunísticos y florísticos.

**Ontogénesis.** Proceso de desarrollo y diferenciación del individuo.

**Ontológico.** Que concierne a la existencia como propiedad intrínseca de una entidad. Con respecto a una entidad biológica, la propiedad de nacer, existir durante cierto periodo y, finalmente, extinguirse.

**Out-group (grupo externo).** En los análisis cladísticos, un grupo sistemático que no integra el que se esté procesando (*in-group*), pero estrictamente relacionado con él. El test del grupo externo se utiliza para contrastar las hipótesis acerca del estado, **plesiomorfo vs. apomorfo**, de los caracteres compartidos por dos o más de los elementos subordinados del grupo en estudio.

**Pandemismo.** Contrario de **endemismo**.

**Parafilético.** Grupo sistemático que incluye elementos subordinados que derivan todos de un

mismo ancestro, pero que no son todos los que derivan de tal ancestro.

**Parsimonia.** De acuerdo con el criterio de la parsimonia, entre los diferentes **cladogramas** que se obtienen del análisis de una serie de **caracteres**, el que implica el menor número de **homoplasias** se considera el árbol que refleja con mayor probabilidad la **filogenia** del grupo estudiado. El principio de parsimonia no difiere sustancialmente del de la "navaja de Ockham" de la lógica medieval.

**Patrón de distribución.** Distribución actual de un **cenocrón**.

**Plesiocoría.** Contrario de **apocoría**.

**Plesiomorfía.** Contrario de **apomorfía**.

**Población.** Conjunto de individuos homoespecíficos que interactúan entre sí, también desde el punto de vista reproductivo, y con la **comunidad** de la que forman parte de manera más estricta de lo que ocurre con otras poblaciones de la misma especie. En general, la distribución espacial de las poblaciones de una misma especie está limitada por la **anisotropía** del medio ambiente.

**Polifilético (taxón).** Grupo sistemático artificial —que no admiten ni la escuela taxonómica evolucionista, ni la cladista— que incluye elementos subordinados cuya genealogía se remonta a dos o más ancestros distintos e independientes.

**Politético (grupo).** Se llama politético a un grupo cuyas entidades subordinadas comparten la mayoría de los atributos (**caracteres**) del grupo, pero ningún carácter está compartido por todos los elementos. Contrario de grupo monotético, cuyos miembros comparten todos un atributo, o un conjunto de atributos, que representan la condición necesaria y suficiente para pertenecer a tal grupo.

**Progresión (regla de la).** Principio teórico de la biogeografía filogenética que sostiene que el elemento más derivado que resulta de cada proceso de **cladogénesis** tiende a ocupar un área más alejada de la del ancestro común, con respecto a la que ocupa el elemento más primi-

tivo. Expresión espacial de la **regla de la desviación**.

**Propinuidad.** Cercanía en el espacio. La propinuidad posible entre seres vivos es función de las características del medio ambiente, así como de las de cada organismo.

**Radicado (cladograma).** Un cladograma es radicado cuando se haya reconocido la dirección (en el tiempo) de la secuencia de los eventos que representa. Su raíz (punto de partida) corresponde al ancestro común y exclusivo, y en los análisis cladísticos suele manifestarse por medio de la relación con el **grupo externo**.

**Refugio biogeográfico (o arca biogeográfica).** Área más o menos extensa que, expuesta a variaciones ambientales menos drásticas que las áreas que afectaron su entorno, no ha sido afectada como éstas por la extinción masiva de los elementos bióticos que la ocupan. En consecuencia, las poblaciones de los refugios habrían evolucionado en condiciones de aislamiento, diferenciándose así nuevas especies que posiblemente colonizarían las zonas limítrofes al restablecerse las condiciones favorables. Las diferencias entre refugios, **asilos** y **nunatakker** serían así más bien cuantitativas, en sentido tanto espacial como temporal, pero no realmente cualitativas.

**Reliquia.** (a) En biogeografía, un elemento que ha quedado aislado en el marco de un contexto diferente y en general más amplio, en cuanto remanente de una biota más antigua. (b) En **sistemática** y en **filogenia**, un sobreviviente de un grupo relativamente antiguo que sufrió un importante fenómeno de extinción.

**Robertsonianas (fusiones).** Mecanismos de recombinación cromosómica que implican la fusión entre cromosomas o partes de cromosomas no homólogos. Pueden realizarse mediante la unión de los centrómeros de dos cromosomas acrocéntricos o subteloecéntricos, o por fusión centrómero-telomérica. Según las interpretaciones corrientes, las fusiones robertsonianas serían uno de los mecanismos fundamentales de la evolución de los cariotipos con alto número de cromosomas y organización asimétrica (condición primitiva) hacia un cariotipo con un número menor de cromosomas y pre-

valencia de los metacéntricos y submetacéntricos, más simétricos.

**Selección natural.** Proceso al que están sometidas las poblaciones naturales, que suele eliminar la fracción del material genético responsable de las características desfavorables y, mediante la mortalidad diferencial de los individuos, o por lo menos su éxito reproductivo diferencial, favorece las que implican alguna forma de ventaja.

**Semaforonte.** Término introducido por Hennig para denotar cada una de las etapas distinguibles de la vida de un individuo. El individuo, según Hennig, es la máxima secuencia de semaforontes entre los que se dan relaciones tocogenéticas (de derivación) exclusivas.

**Simpatría.** Que existen en un mismo lugar.

**Simplesiomorfía.** **Carácter plesiomorfo** compartido por dos o más de los elementos subordinados de un grupo. Las simplesiomorfías no se consideran informativas en los análisis cladistas.

**Sinapomorfía.** **Carácter apomorfo** compartido *en exclusiva* por dos o más de los elementos subordinados de un grupo, habiendo aparecido como tal en su ancestro común y exclusivo. Indica la condición de grupo **monofilético** de los elementos en los que se manifiesta.

**Sincrónico.** Contrario de **diacrónico**.

**Sink area (área de agotamiento).** Fracción del **área de distribución**, en general periférica o en todo caso fronteriza, en donde la tasa de mortalidad del ocupante rebasa muy notablemente la tasa de natalidad (que con frecuencia es nula). Contrario de **source area**.

**Sistemática.** Véase **taxonomía**.

**Source area (área de suministro).** Fracción del **área de distribución** en donde el ocupante se encuentra en condiciones ecológicas óptimas, por lo que su tasa de natalidad es mucho más alta que la de mortalidad. De darse las condiciones oportunas, la **source area** abastece con cierta regularidad otras fracciones del área (**sink areas**), manteniendo así su nivel demográfico aparente.

**Steiner (árbol de).** **Grafo** desprovisto de circuitos que conecta una serie de puntos, pero que a diferencia de los **árboles de tendido mínimo** se construye agregando puntos (**nodos**) adicionales en función de alguna relación entre los puntos por conectar. Los **cladogramas** son árboles de Steiner.

**Taxón.** Término genérico para indicar cualquier grupo sistemático, independientemente de su nivel categórico en la clasificación formal.

**Taxonomía.** A pesar de que los términos **taxonomía** y **sistemática** con frecuencia se utilizan como sinónimos en la literatura, siguiendo las ideas de G.G. Simpson consideramos que la **taxonomía** es el planteamiento teórico al que se acude para clasificar, mientras la **sistemática** es el producto de la aplicación de un enfoque teórico y metodológico dado a un problema o un grupo concreto.

**Tocogenético.** Por "relaciones tocogenéticas" se entienden las relaciones genealógicas directas de ancestro-descendiente.

**Trazo estándar.** Sinónimo de **trazo generalizado**.

**Trazo generalizado (general track).** Patrón de distribución que se obtiene de un número significativo de **trazos individuales** coincidentes, basados en grupos sistemáticos distintos y no directamente afines. Según los panbiogeógrafos, es indicativo de una historia compartida por una biota y por las áreas geográficas implicadas.

**Trazo individual (single track).** Línea que une todas las localidades disyuntas en las que está presente un taxón **monofilético**. Cabe subrayar que un trazo no *describe áreas de distribución* (ni fracciones de ellas), sino que las *conecta* en el espacio geográfico por el camino más corto.

**Turnover (renovación).** Fenómeno que concierne al relevo biótico, es decir, el reemplazo de las especies o poblaciones que se extinguen por otras poblaciones de neoformación, o por nuevas especies. El equilibrio extinciones-especiaciones puede considerarse a diferentes escalas espaciales, y puede ser simétrico o asimétrico.

**Unidad biogeográfica regional.** En biogeografía sistemática equivale al término **taxón** como se utiliza en la sistemática biológica. Categoría de cualquier nivel en el sistema de regionalización biogeográfica.

**Unidad biótica regional.** **Área de distribución** de una formación biótica definida (una **biota** u otra agrupación de nivel inferior).

**Vagilidad total.** Posibilidad de los seres vivos, característica de cada especie o forma biológica, de difundirse en el espacio debido a su poder de dispersión tanto activo como pasivo.

**Vicarianza.** (a) Fenómeno biogeográfico que hace que un **área de distribución** inicialmente única se fragmente por el surgimiento de una **barrera**. (b) La "vicarianza ecológica" es la ocupación de **nichos ecológicos** equivalentes por organismos no necesariamente afines desde el punto de vista filogenético. (c) Vicarianza sistemática (poco usado): condición de los **adelphotaxa**.

**Zona de transición.** Área en donde, durante un periodo dado, dos (o más) biotas que habían evolucionado en condiciones de independencia recíproca entran en contacto, superponiéndose y mezclándose en distintas medidas, simétrica o asimétricamente.

## Bibliografia

- 1 AUTORES VARIOS (1986-1991), *The Freshwater Fishes of Europe*, vols. 1-9, Aula Verlag, Wiesbaden.
- 2 AUTORES VARIOS (1988), "Il problema biologico della specie", *Atti Simposio Unione Zoologica Italiana*, dicembre de 1985, Mucchi, Módena.
- 3 AUTORES VARIOS (1988), "Space-Time-Form", edición especial sobre panbiogeografía, *Rivista di Biologia-Biology Forum*, 81: 461-615.
- 4 ABLER, R., J.S. ADAMS y P. GOULD (1972), *Spatial Organization*, Prentice Hall, Londres.
- 5 ACOSTA, J. DE (1590), *Historia natural y moral de las Indias, en que se trata de cosas notables del cielo, y elementos, metales, plantas y animales dellas, y los ritos, y ceremonias, leyes y gobiernos, y guerra de los Indios*, Juan de León, Sevilla.
- 6 ALCOVER, J.A., A. SANS y M. PALMER (1998), "The extent of extinctions of mammals on islands", *Journal of Biogeography*, 25: 913-918.
- 7 ÁLVAREZ, L.W., et al. (1980), "Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction", *Science*, 208: 1095-1108.
- 8 ÁLVAREZ, W., T. COCOZZA y F.C. WEZEL (1974), "Fragmentation of the Alpine orogenic belt by microplate dispersal", *Nature*, 248: 309-314.
- 9 ANDRÁSSY, I. (1992), "A short census of free-living nematodes", *Fundamental and Applied Nematology*, 15: 187-188.
- 10 ANDRÉ, M. (1949), "Ordre des Acariens", en P.P. Grassé, *Traité de Zoologie*, t. VI, Masson, París, pp. 795-892.
- 11 ANNONI, D., I. BIANCHI, A. GIROD y M. MARIANI (1978), "Inserimento di *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Mollusca Bivalvia) nelle malacocenose costiere del lago di Garda (Nord Italia)", *Quaderni della Stazione Idrobiologica*, Milán, 6: 7-84.
- 12 APPLEBY, S. (1996), "Multifractal characterization of the distribution pattern of the human population", *Geographic Analysis*, 28: 147-160.
- 13 ARCHIBALD, J.D. (1996), *Dinosaur Extinction and the End of an Era*, Columbia University Press, Nueva York.
- 14 ARMSTRONG, R.L. (1969), "Control of sea level relative to the continents", *Nature*, 221: 1042-1043.
- 15 ARRHENIUS, O. (1921), "Species and area", *Journal of Ecology*, 9: 95-99.
- 16 ARRIGONI, P.V. (1990), "Interpretazione tassonomica dei gruppi sistematici infraspecifici", *Informatore Botanico Italiano*, 20: 193-207.
- 17 ASHTON, K.G. (2001), "Are ecological evolutionary rules being dismissed prematurely?", *Diversity and Distribution*, 7: 289-295.
- 18 ATRAN, S., R.W. BURKHARDT y P. CORSI (1987), *Histoire du Concept d'Espèce dans les Sciences de la Vie*, Fondation Singer-Polignac, París.
- 19 AVEL, M. (1959), "Classe des Annélides Oligochètes", en P.P. Grassé, *Traité de Zoologie*, t. V, fasc. 1, Masson, París, pp. 224-470.
- 20 AX, P. (1987), *The Phylogenetic System: The Systematization of Organisms on the Basis of their Phylogenesis*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 21 AX, P. (1991), "Northern circumpolar distribution of brackish-water plathelminths", *Hydrobiologia*, 227: 365-368.
- 22 AXELROD, D.I. (1970), "Mesozoic palaeogeography and early angiosperm history", *Botanical Review*, 36: 277-319.
- 23 AZZAROLI, A. (1982), "Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographic aspects", en E. MONTANARO GALLITELLI (coord.), *Palaeontology, Essential of Historical Geology Stem*, Mucchi, Módena, pp. 193-213.
- 24 AZZAROLI, A. (1993), "Lineamenti di geologia italiana con particolare riguardo ai mammiferi fossili", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XIX Seminario, núm. 86, Roma, pp. 5-20.



- 25 AZZAROLI, A., C. DE GIULI, G. FICCARELLI y D. TORRE (1988), "Lare Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66: 77-100.
- 26 BACCETTI, B. (1984), "Analisi storica della ricerca biogeografica sulle isole italiane", *Atti Convegni Linnei*, Roma, 62: 19-28.
- 27 BACKUS, R.H. (1986), "Biogeographic boundaries in the open ocean", documentos técnicos de la UNESCO sobre ciencias marítimas, *Pelagic Biogeography*, UNESCO, 49: 9-13.
- 28 BAGUÑA, J., E. SALÓ y R. ROMERO (1981), "Microdispersió i especiació de planàries d'aigües dolces a la mediterrània occidental: el paper de la fragmentació i la migració de microplaques", documentos de trabajo de la *Institució Catalana de Historia Natural*, 9: 23-38.
- 29 BAILEY, J.W., y E.W. SINNOTT (1916), "The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves", *American Journal of Botany*, 3: 24-39.
- 30 BALDACCINI, N.E. (1993), "La migrazione degli uccelli in Italia", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Linnei, XIX Seminario, núm. 86, pp. 97-112.
- 31 BALL, G.E. (coord.) (1985), *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*, Junk Publishers, Dordrecht.
- 32 BALL, I.R. (1975), "Nature and formulation of biogeographic hypotheses", *Systematic Zoology*, 24: 407-430.
- 33 BALLETO, E. (1996), "Biogeografia insulare oggi: le isole del Mediterraneo", *Biogeographia*, 18: 147-183.
- 34 BANARESCU, P. (1990-1992), *Zoogeography of Fresh Waters*, vols. 1 y 2, Aula Verlag, Wiesbaden.
- 35 BARBUJANI, G. (1991), "What the languages tell us about human microevolution?", *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 151-156.
- 36 BAREL, C.D.N., et al. (1985), "Destruction of fisheries in Africa's lakes", *Nature*, 315: 19-20.
- 37 BARONI URBANI, C., y M.W. BUSER (1976), "Similarity of binary data", *Systematic Zoology*, 25: 251-259.
- 38 BARONI URBANI, C., S. RUFO y A. VIGNA TAGLIANTI (1977), "Materiali per una biogeografia italiana fondata su alcuni generi di coleotteri Cicindelidi, Carabidi e Crisomelidi", *Mémorie, Società Entomologica Italiana*, 56: 35-93.
- 39 BARROWCLOUGH, G.F. (1992), "Systematics, biodiversity, and conservation biology", en N. ELDRIDGE (coord.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 121-143.
- 40 BEADLE, G.W. (1980), "L'origine del maïs", *Le Scienze*, 139: 88-97.
- 41 BEEBE, W. (1949), *High Jungle*, Duell, Sloane & Pearce, Nueva York.
- 42 BEGON, M., J.L. HARPER y C.R. TOWNSEND (1986), *Ecology, Individuals, Populations and Communities*, Blackwell Scientific Publications.
- 43 BELLO, G. (1986), "Caralogo dei Molluschi Cefalopodi viventi nel Mediterraneo", *Bollettino di Malacologia*, 22: 197-214. Addenda al Caralogo (1992), *Bollettino di Malacologia*, 28: 93-95.
- 44 BENGTSOON, J. (1989), "Intraspecific competition increases local extinction rate in a metapopulation system", *Nature*, 340: 713-715.
- 45 BENNETT, M.D. (1976), "DNA amount, latitude, and crop plant distribution", *Environmental and Experimental Botany*, 16: 93-108.
- 46 BENTON, M.J. (1993), "Late Triassic extinctions and the origin of the dinosaurs", *Science*, 260: 769-770.
- 47 BERLIOZ, J. (1950), "Oiseaux: distribution géographique", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. XV, Masson, París, pp. 1056-1073.
- 48 BERNINI, F. (1979), "Biogeographic and Faunistic Data on the Oribatids of the Tuscan Archipelago", en J.G. RODRÍGUEZ (coord.), *Recent Advances in Acarology*, vol. 2, Academic Press, Nueva York.
- 49 BERNINI, F. (1990), "Oribatids and insular biogeography", *Biogeographical Aspects of Insularity*, *Atti Convegno Linnei*, Roma, 85: 23-43.
- 50 BERTIN, L., y C. ARAMBOURG (1958), "Ichthyogéographie", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. XIII, fasc. 3, Masson, París, pp. 1944-1966.
- 51 BEVEN, G. (1976), "Changes in breeding bird populations of an Oak-Wood on Bookham Common, Surrey, over twenty-seven years", *London Naturalist*, 55: 23-42.
- 52 BEVEN, S., E.F. CONNOR y K. BEVEN (1984), "Avian biogeography in the Amazon Basin and the biological model of diversification", *Journal of Biogeography*, 11: 383-399.
- 53 BIANCO, P.G. (1987), "L'inquadramento zoogeografico dei pesci d'acqua dolce d'Italia e problemi determinati dalle falsificazioni fau-

- nistriche", *Biologia e gestione ittiofauna autoctona*, pp. 41-65. (Atti II Convegni, AIAD.)
- 54 BIASUTTI, R. (1959), *Le razze e i popoli della Terra*, UTET, 5 vols.
- 55 BIONDI, M. (1987), "Osservazioni comparative sul comportamento di tre indici di similarità per dati binari", *Biogeographia* (1985), 9: 285-292.
- 56 BLACK, G.A. (1983), "*Cystidicola farionis* (Nematoda) as an indicator of lake trout (*Salvelinus namaycush*) of Bering ancestry", *Canadian Journal of Fishery, Aquatic Sciences*, 40: 2034-2040.
- 57 BLACKMORE, S. (1996), "Knowing the earth's biodiversity: challenges for the infrastructure of systematic biology", *Science*, 274: 63-64.
- 58 BLONDEL, J. (1995), *Biogéographie, approche écologique et évolutive*, Masson, París.
- 59 BLUMENSCHINE, R.J. (1987), "Characteristics of an early hominid scavenging niche", *Current Anthropology*, 28: 383-407.
- 60 BONFIGLIO, L., y A. BERDAR (1986), "Gli elefanti del Pleistocene superiore di Archi (RC): nuove evidenze di insularità della Calabria durante il ciclo Tirreniano", *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 25: 9-34.
- 61 BOURLIÈRE, F., y M. HADLEY (1970), "The ecology of tropical savannas", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 125-152.
- 62 BRAY, J.R. (1976), "Volcanic triggering of glaciation", *Nature*, 260: 414-415.
- 63 BRIGGS, J.C. (1984), "Centres of origin in biogeography", *University Leeds Biogeographic Monographs*, 1: 1-106.
- 64 BRIGGS, J.C. (1987), *Biogeography and Plate Tectonics*, Elsevier, Amsterdam, Nueva York.
- 65 BRIGNOLI, P.M. (1985), "A candid analysis of the tenets of the different biogeographical schools", *Biogeographia*, 11: 3-10.
- 66 BROECKER, W.S., et al. (1989), "Routing of meltwater from the Laurentide ice sheet during the Younger Dryas cold episode", *Nature*, 431: 318-320.
- 67 BROOKE, M., y T. BIRKHEAD (coords.) (1991), *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology*, Cambridge University Press.
- 68 BROOKS, D.R. (1985), "Historical Ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations", *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 660-680.
- 69 BROWN, G.W. (coord.) (1968, 1974), *Desert Biology* (2 vols.), Academic Press, Nueva York, Londres.
- 70 BROWN, J.H., y A.C. GIBSON (1983), *Biogeography*, The Mosby Co., St. Louis, Toronto, Londres.
- 71 BROWN, J.H., y A. KODRIC-BROWN (1977), "Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction", *Ecology*, 58: 445-449.
- 72 BROWN, J.H., y M.V. LOMOLINO (1998), *Biogeography* (2a. coord.), Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 73 BROWN, J.K.M. (1994), "Probabilities of evolutionary trees", *Systematic Biology*, 43: 78-91.
- 74 BRUNDIN, L. (1966), "Transantarctic relationships and their significance as evidenced by Chironomid midges", *Svenska Vetenskap Handlingung*, 11: 1-472.
- 75 BRUNDIN, L. (1970), "Antarctic land faunas and their history", en M.W. HOLDGATE (coord.), *Antarctic Ecology*, Academic Press, Londres, pp. 41-53.
- 76 BRUNDIN, L. (1972), "Phylogenetics and biogeography", *Systematic Zoology*, 21: 69-79.
- 77 BRUNDIN, L. (1975), "Circum-Antarctic distribution patterns and continental drift", en *Biogéographie et liaisons continentales au cours du Mésozoïque*, serie A, 88: 19-28. (Memorias del Musée National d'Histoire Naturelle.)
- 78 BRUNDIN, L. (1979), "Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography", en G. NELSON y D.E. ROSEN (coords.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 94-138.
- 79 BRUNDIN, L. (1988), "Phylogenetic biogeography", en A.A. MYERS y P. S. GILLER (coords.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres, pp. 343-369.
- 80 BRUNO, R., y G. RASPA (1994), *La pratica della geostatistica lineare*, Guerini e Ass., Milán.
- 81 BUENO HERNÁNDEZ, A., y J. LLORENTE BOUSQUETS (1991), "El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto", en J. LLORENTE BOUSQUETS (coord.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*, UNAM, México, pp. 1-33.
- 82 BURLANDO, B. (1993), "The fractal geometry of evolution", *Journal of Theoretical Biology*, 163: 161-172.
- 83 BUSH, G.L. (1975), "Modes of animal speciation", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 339-364.
- 84 CABRERA, A.L., y A. WILLINK (1980), *Biogeografía de América Latina*, OEA, Washington, 122 pp.

- 85 CACCONI, A., M.C. MILINKOVITCH, V. SBORDONI y J.R. POWELL (1994), "Molecular biogeography: using the Corsica-Sardinia microplate disjunction to calibrate mitochondrial rDNA evolutionary rates in mountain newts (*Euproctus*)", *Journal of Evolutionary Biology*, 7: 227-245.
- 86 CAGNOLARO, L., y S. NOSOTTI MARIANI (1982), "Sistematica e distribuzione geografica dei Mammiferi", *Enciclopedia delle Scienze*, Istituto Geografico DeAgostini, Novara.
- 87 CAIN, S.A. (1944), *Foundations of Plant Geography*, Harper & Brothers, Nueva York, Londres.
- 88 CALDER, W.A. (1978), "The kiwi", *Scientific American*, 239: 132-142.
- 89 CANFIELD, D.E., y A. TESKE (1996), "Late proterozoic rise in atmospheric oxygen concentration inferred from phylogenetic and sulphur-isotope studies", *Nature*, 382: 1277-132.
- 90 CAPANNA, E. (1993), "Emergenze sistematiche e biogeografiche sui micromammiferi della regione circummediterranea", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XIX Seminario, núm. 86, pp. 53-78.
- 91 CAPANNA, E. (1994), "I meccanismi della speciazione", en *Scienza e vita nel momento attuale*, t. IV, Istituto Lombardo Scienze Lettere, Milán, pp. 193-244.
- 92 CARLQUIST, S. (1974), *Island Biology*, Columbia University Press, Nueva York.
- 93 CARTAN, M. (1978), *Inventaires et cartographies de répartition d'espèces: faune et flore*, CNRS, París.
- 94 CAVALLI-SFORZA, L.L. (1986), *African Pygmies*, Academic Press, Nueva York.
- 95 CAVALLI-SFORZA, L.L. (1991), "Genes, peoples and languages", *Scientific American*, noviembre, pp. 104-110.
- 96 CAVALLI-SFORZA, L.L., y M.W. FELDMAN (1981), *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- 97 CAVALLI-SFORZA, L.L., P. MENOZZI y A. PIAZZA (1994), *The History and Geography of Human Genes*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- 98 CHAPMAN, C.R., y D. MORRISON (1994), "Impacts on the Earth by asteroids and comets: assessing the hazard", *Nature*, 367: 33-40.
- 99 CHIARELLI, B. (1992), *Colombo e la riscoperta dell'America: genocidio, etnocidio, ecocidio*, Ponte-corboli, Florencia.
- 100 CITA, B.M., e I. PREMOLI SILVA (1974), "Il limite Cretaceo-Paleocene e l'evoluzione della Tetide", *Rivista Italiana di Paleontologia*, Memoria, 14: 193-248.
- 101 COBOLLI SBORDONI, M., et al. (1992), "Speciation, genetic divergence and palaeogeography in the Hormogastridae", *Soil Biology and Biochemistry*, 24: 1213-1221.
- 102 CODY, M.L. (1986), "Density, rarity, and conservation in mediterranean-climate regions", en M.E. SOULÉ (coord.), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 122-152.
- 103 CONDIT, R., N. PITMAN, E.G. LEIGH, J. CHAVE, J. TERBORGH, R.B. FOSTER, P. NÚÑEZ, S. AGUILAR, R. VALENCIA, G. VILLA, H.C. MULLER-LANDAU, E. LOSOS y S.P. HUBBELL (2002), "Beta-diversity in tropical forest trees", *Science*, 295: 666-669.
- 104 CONNELL, J.H. (1978), "Diversity in tropical rain forests and coral reefs", *Science*, 199: 1302-1310.
- 105 CONNOR, E.F., y E.D. MCCOY (1979), "The statistics and biology of the species-area relationship", *American Naturalist*, 113: 791-833.
- 106 CONWAY MORRIS, S. (1993), "The fossil record and the early evolution of the metazoa", *Nature*, 361: 219-225.
- 107 COOK, D.R. (1984), "Preliminary review of the relationships of the water mite faunas of South America, Australia, and New Zealand", en D.A. GRIFFITHS y C.E. BOWMAN (coords.), *Acarology*, VI, vol. 2, Ellis Horwood Limited, Chichester, Nueva York, pp. 959-964.
- 108 COOPE, G.R. (1975), "Mid-Weichselian climatic changes in Western Europe, reinterpreted from coleopterans assemblages", en R.P. SUGGATE y M.M. CRESSWELL (coords.), *Quaternary Studies*, Wellington, pp.101-108.
- 109 COOPE, G.R. (1979), "Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography and ecology", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 247-267.
- 110 COOPER, A., y R.A. FORTEY (1998), "Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse", *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 151-156.
- 111 CORBET, G.B., y J.E. HILL (1991), *A World List of Mammalian Species*, Oxford University Press.
- 112 CORLISS, J.O. (1984), "The kingdom Protista and its 45 phyla", *BioSystem*, 17: 87-126.
- 113 CORLISS, J.O. (1994), "An interim utilitarian ('user-friendly') hierarchical classification and

- characterization of the protists", *Acta Protozoologica*, 33: 1-51.
- 114 COWLING, R.M., P.W. RUNDEL, B.B. LAMONT, M.K. ARROYO y M. ARIANOUTSOU (1996), "Plant diversity in mediterranean-climate regions", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 362-366.
- 115 COX, B. (2001), "The biogeographic regions reconsidered", *Journal of Biogeography*, 28: 511-523.
- 116 COX, C.B., y P.D. MOORE (1993), *Biogeography*, Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- 117 CRACRAFT, J. (1973), "Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds", *Journal of Zoology*, 169: 455-545.
- 118 CRACRAFT, J. (1975), "Historical biogeography: perspectives for a future synthesis", *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62: 227-250.
- 119 CRACRAFT, J. (1981), "Pattern and Process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology", *Paleobiology*, 7: 456-458.
- 120 CRACRAFT, J. (1986), "Origin and evolution of continental biotas: speciation and historical congruence within the Australian avifauna", *Evolution*, 40: 977-996.
- 121 CRACRAFT, J. (1988), "Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas", *Systematic Zoology*, 37: 221-236.
- 122 CRACRAFT, J. (1992), "Explaining patterns of biological diversity: integrating causation at different spatial and temporal scales", en N. ELDREDGE (coord.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York.
- 123 CRANE, P.R., y S. LIDGARD (1989), "Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in cretaceous floristic diversity", *Science*, 246: 675-678.
- 124 CRAW, R.C. (1983), "Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different?", *Systematic Zoology*, 32: 431-437.
- 125 CRAW, R.C. (1985), "Classic problems of southern hemisphere biogeography reexamined: panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds, and *Nothofagus*", *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 23: 1-10.
- 126 CRAW, R.C. (1988), "Panbiogeography: method and synthesis in biogeography", en A.A. MYERS y P.S. GILLER (coords.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres.
- 127 CRAW, R.C. (1989), "Quantitative Panbiogeography: introduction to methods", *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 485-494.
- 128 CRAW, R.C., y G.V. GIBBS (1984), "Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: search for a novel synthesis", *Tuatara*, 27: 1-75.
- 129 CRAW, R.C., J.R. GREHAN y M.J. HEADS (1999), *Panbiogeography. Tracking the History of Life*, Oxford University Press (Oxford Biogeography Series, 11).
- 130 CROIZAT, L. (1952), *Manual of Phytogeography, or an Account of Plant Dispersal Throughout the World*, Junk Publishers, La Haya.
- 131 CROIZAT, L. (1958), *Panbiogeography, or an Introductory Synthesis of Zoogeography, Phytogeography, and Geology; with Notes on Evolution, Ecology, Anthropology...*, 3 vols., L. Croizat, Caracas.
- 132 CROIZAT, L. (1962), *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*, Caracas.
- 133 CROIZAT, L. (1973), "La 'panbiogeografía' en breve", *Webbia*, 28: 189-226.
- 134 CROIZAT, L. (1982), "Vicariance-vicariism, panbiogeography, 'vicariance biogeography': A clarification", *Systematic Zoology*, 31: 291-304.
- 135 CROIZAT, L. (1984), "Mayr vs. Croizat: Croizat vs. Mayr - an enquiry", en R.C. CRAW y G.W. GIBBS (coords.), *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a Novel Synthesis* [s.e.], pp. 49-66.
- 136 CROIZAT, L., G. NELSON y D.E. ROSEN (1974), "Centers of origin and related concepts", *Systematic Zoology*, 23: 265-287.
- 137 CROSBY, A.W. (1986), *Ecological Imperialism. The Biological Expansion of Europe 900-1900*, Cambridge University Press.
- 138 CROVELLO, T.J. (1981), "Quantitative biogeography: An overview", *Taxon*, 30: 563-575.
- 139 CROWLEY, T.J., y G.R. NORTH (1988), "Abrupt climate change and extinction events in Earth history", *Science*, 240: 996-1002.
- 140 DAMMERMANN, K.W. (1948), "The fauna of Krakatau 1883-1933", *Verhandelingen Koninklijke Akademie van Wetenschappen*, 44: 1-594.
- 141 DANSER, B.H. (1929), "Über die Begriffe Komparium, Kommiskuum und Konvium und über die Entstehungsweise der Konvium", *Genetica II*, Gravenhage.
- 142 DANSGAARD, W., J.W.C. WHITE y S.J. JOHNSEN (1989), "The abrupt termination of

- the Younger Dryas climate event", *Nature*, 339: 532-533.
- 143** DAO, F. (1970), *Climatic Influence on the Distribution Pattern of Plant Parasitic and Soil Inhabiting Nematodes*, Veenman & Zonen, Wageningen, pp. 1-181.
- 144** DARLINGTON, P.J. (1943), "Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings", *Ecological Monographs*, 13: 37-61.
- 145** DARLINGTON, P. J. (1949), "Beetles and continents (a review of *La genèse des faunes terrestres*)", *Quarterly Journal*, 24: 342-345.
- 146** DARLINGTON, P. J. (1957), *Zoogeography: The Geographic Distribution of Animals*, Wiley, Nueva York.
- 147** DARLINGTON, P. J. (1965), *Biogeography of the Southern End of the World*, McGraw-Hill, Nueva York.
- 148** DARLINGTON P.J. (1970), "A practical criticism of Hennig-Brundin 'phylogenetic systematics' and antarctic biogeography", *Systematic Zoology*, 19: 1-18.
- 149** DARWIN, C. (1859), *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, J. Murray, Londres.
- 150** DAUGHERTY, C.H., A. CREE, J.M. HAY y M.B. THOMPSON (1990), "Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*)", *Nature*, 347: 177-179.
- 151** DAVIS, S.D., V.H. HEYWOOD, A.C. HAMILTON y O. HERRERA MACBRYDE (1994), *Centres of Plant Diversity*, vol. 1, WWF, IUCN, Cambridge, Reino Unido.
- 152** DAWKINS, R. (1986), *The Blind Watchmaker*, Longman Science & Technology, Reino Unido.
- 153** DE BEAUCHAMP, P. (1961), "Classe des Turbellariés", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. IV, fasc. 1, Masson, París, pp. 35-212.
- 154** DE BEAUCHAMP, P. (1965), "Classe des Rotíferes", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. IV, fasc. 3, Masson, París, pp. 1225-1379.
- 155** DE QUEIROZ, K., y J. GAUTHIER (1990), "Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names", *Systematic Zoology*, 39: 307-322.
- 156** DE VRIES, E.J. (1985), "The biogeography of the genus *Dugesia* (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) in the Mediterranean region", *Journal of Biogeography*, 12: 509-518.
- 157** DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1960), *Biologie des eaux souterraines et continentales*, Hermann, París.
- 158** DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., y L. BOTOSANEANU (1974), *Animali primitivi viventi*, Feltrinelli, 287 pp.
- 159** DI CASTRI, F. (1992), "An ecological overview of the five regions with a mediterranean climate", en R. H. GROVES y F. DI CASTRI (coords.), *Biogeography of Mediterranean Invasions*, pp. 3-17.
- 160** DI CASTRI, F., y H.A. MOONEY (coords.) (1973), *Mediterranean Types Ecosystems*, Springer Verlag, Berlín, Nueva York.
- 161** DIAMOND, J.M. (1975), "Assembly of species communities", en M.L. CODY y J.M. DIAMOND (coords.), *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- 162** DIAMOND, J.M. (1985), "How many unknown species are yet to be discovered?", *Nature*, 315: 538-539.
- 163** DIAMOND, J.M. (1991), "Why are pygmies small?", *Nature*, 354: 111-112.
- 164** DIAMOND, J.M., y R.M. MAY (1976), "Island biogeography and the design of natural reserves", en R.M. MAY (coord.), *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 228-252.
- 165** DICKERSON, et al. (1928), "Distribution of life in the Philippines", *Philippines Bureau Science Monitor*, 21 (fide Darlington, 1957).
- 166** DICKSON, R.C. (1959), "Aphid dispersal over southern California deserts", *Annals of Entomological Society of America*, 52: 368-372.
- 167** DIDHAM, R.K., J. GHAZOUL, N.E. STORK y A.J. DAVIS (1996), "Insects in fragmented forests: a functional approach", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 255-260.
- 168** DIETZ, R.S., y J.C. HOLDEN (1970), "Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to Present", *Journal of Geophysical Research*, 75: 4939-4956.
- 169** DOBZHANSKY, T. (1935), "A critique of the species concept in biology", *Philosophy of Science*, 2: 344-355.
- 170** DOOLITTLE, R.F., et al. (1996), "Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock", *Science*, 271: 4770-4777.
- 171** DOV POR, F. (1978), *Lessepsian Migration*, Springer Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York.
- 172** DRAGESCO, J. (1984), "Écologie des Ciliés", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. II, fasc. 1, Masson, París, p. 761.
- 173** DRAKE, J.A., et al. (coords.) (1989), *Biological Invasions*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 174** DUMONT, H.J. (1983), "Biogeography of rotifers", *Hydrobiologia*, 104: 19-30.
- 175** ELDREDGE, N. (1992), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York.
- 176** ELDREDGE, N., y S.J. GOULD (1972), "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism", en T.J.M. SCHOPF (coord.), *Models in Palaeobiology*, Freeman, Cooper and Co., San Francisco, pp. 82-115.
- 177** ELDREDGE, W., y J. CRACRAFT (1980), *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*, Columbia University Press, Nueva York.
- 178** EMILIANI, C. (1972), "Quaternary paleotemperatures and the duration of the high-temperature intervals", *Science*, 178: 398-400.
- 179** EMILIANI, C. (1982), "Extinctive evolution", *Journal of Theoretical Biology*, 97: 13-33.
- 180** EMILIANI, C. (1993), "Milankovitch theory verified", *Nature*, 364: 583-584.
- 181** EMILIANI, C. (1993), "Viral extinctions in deep-sea species", *Nature*, 366: 217-218.
- 182** ERWIN, D.H. (1989), "The end-Permian mass extinction: what really happened and did it matter?", *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 225-229.
- 183** ERWIN, D.H. (1994), "The Permo-Triassic extinction", *Nature*, 367: 231-236.
- 184** ERWIN, T. (1981), "Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis", en G. NELSON y D.E. ROSEN (coords.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 159-196.
- 185** ERWIN, T. (1985), "The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles", en G.E. BALL (coord.), *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*, W. Junk, Dordrecht, pp. 437-472.
- 186** ESPINOSA, O.D., y J. LLORENTE BOUSQUETS (1993), *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, UNAM, México.
- 187** ESTABROOK, G.F. (1986), "Evolutionary classification using convex phenetics", *Systematic Zoology*, 35 (4), 560-570.
- 188** FASTOVSKY, D.E., y D.B. WEISHAMPEL (1996), *The Evolution and Extinction of the Dinosaurs*, Cambridge University Press.
- 189** FAUVEL, P. (1959), "Classe des Annélides Polychètes", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. V, fasc. 1, Masson, París, pp. 13-196.
- 190** FELSENSTEIN, J. (1978), "The number of evolutionary trees", *Systematic Zoology*, 27: 27-33.
- 191** FELSENSTEIN, J. (1981), "Numerical methods for inferring evolutionary", *Trends in Ecology and Evolution, Quarterly Review of Biology*, 57: 379-404.
- 192** FERRIS, V.R. (1979), "Cladistic approaches in the study of soil and plant parasitic nematodes", *American Zoologist*, 19: 1195-1215.
- 193** FERRIS, V.R., y J.M. FERRIS (1985), "Biogeography of soil nematodes", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 12: 301-315.
- 194** FERRIS, V.R., J.M. FERRIS y C.G. GOSECO (1981), "Phylogenetic and biogeographic hypotheses in Leptonchidae (Nematoda: Dorylaimida) and a new classification", *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 48: 163-171.
- 195** FITTKAU, E.J. (1976), "Tropical rainforest", en *Grzimek's Encyclopedia of Ecology*, Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York, pp. 284-313.
- 196** FORESTIERO, S., y V. SBORDONI (1978), "Biospeleología", en *Manuale di speleologia*, Società Speleologica Italiana, Longanesi, Milán.
- 197** FOREY, P. L., C.J. HUMPHREYS, I.J. KITCHING, R.D. SCOTLAND, D.J. SIEBERT y D.M. WILLIAMS (1992), "Cladistics: a practical course in Systematics", *Systematic Association Publications*, núm. 10, Clarendon Press, Oxford.
- 198** FORTEY, R. (2001), "The Cambrian explosion exploded?", *Science*, 293: 438-439.
- 199** FOSTER, R.B. (1980), "Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation", en M.E. SOULÉ y B.A. WILCOX (coords.), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts., pp. 75-92.
- 200** FOWLER, C., y P. MOONEY (1990), *Shattering. Food, Politics, and the Loss of Genetic Diversity*, The University of Arizona Press, Tucson.
- 201** FOWLER, C.W., y J.A. MACMAHON (1982), "Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems", *American Naturalist*, 119: 480-498.
- 202** FRANC, A. (1960), "Classe des Bivalves", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. V, fasc. 2, Masson, París, pp. 1846-2164.
- 203** FRANC, A. (1968), "Sous-classe des Prosobranches. Sous-classe des Pulmonés", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. V, fasc. 3, Masson, París, pp. 40-607.
- 204** FRANCIS, P., y S. SELF (1983), "The eruption of Krakatau", *Scientific American*, 249: 172-187.

- 205** FREUDENTHAL, M. (1971), "Neogene vertebrates from the Gargano Peninsula, Italy", *Scripta Geologica*, 3: 1-10.
- 206** FUTUYMA, D.J. (1997), *Evolutionary biology*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 207** GAGE, J.D., y P.A. TYLER (1991), *Deep Sea Biology*, Cambridge University Press.
- 208** GANDOLFI, G., y S. ZERUNIAN (1993), "Pesci delle acque interne italiane", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XIX Seminario, núm. 86, Roma, pp. 163-187.
- 209** GAUTESTAD, A.O., e I. MYSTERUD (1994), "Fractal analysis of population ranges: methodological problems and challenges", *Oikos*, 69: 154-157.
- 210** GEPTNER, V.G. (1936), *Obsciaia zoogeografia*, Biomedgiz, Moscú-Leningrado.
- 211** GHISELIN, M.T. (1966), "On psychologism in the logic of taxonomic controversies", *Systematic Zoology*, 15: 207-215.
- 212** GHISELIN, M.T. (1974), "A radical solution of the species problem", *Systematic Zoology*, 23: 536-544.
- 213** GHISELIN, M.T. (1986), "Species concepts, individuality, and objectivity", *Biology and Philosophy*, 2: 127-143.
- 214** GIBBONS, A. (1993), "Pleistocene population explosions", *Science*, 262: 27-28.
- 215** GIBBONS, A. (1994), "Genes point to a new identity for Pacific pioneers", *Science*, 263: 32-33.
- 216** GILBERT, F.S. (1980), "The equilibrium theory of the island biogeography: fact or fiction", *Journal of Biogeography*, 7: 209-235.
- 217** GILINSKY, N.L. (1991), "Cross sections through evolutionary trees: theory and applications", *Systematic Zoology*, 40: 19-32.
- 218** GILPIN, M.E., y M.E. SOULÉ (1986), "Minimum viable populations processes of species extinction", en M.E. SOULÉ (coord.), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts., pp. 19-34.
- 219** GIUSTI, F., y G. MANGANELLI (1984), "Relationships between geological land evolution and present distribution of terrestrial gastropods in the western Mediterranean area", en A. SOLEM y A.C. VAN BRUGGEN (coords.), *World-wide Snails*, Brill/Backhuys, Leiden, pp. 70-92.
- 220** GLEASON, H.A. (1922), "On the relation between species and area", *Ecology*, 3: 158-162.
- 221** GOLDSCHMIDT, T. (1996), *Darwin's Dream Pond. Drama in Lake Victoria*, The MIT Press, Cambridge, Londres.
- 222** GOOD, R. (1964), *The Geography of Flowering Plants*, Longmans, Londres.
- 223** GOODALL, D.W. (1973), "Sample similarity and species correlation", en R.H. WHITTAKER (coord.), *Ordination and Classification of Communities*, Junk Publishers, La Haya, pp. 105-156.
- 224** GOULD, S.J. (1989), *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*, Norton & Co., Nueva York, Londres.
- 225** GOULD, S.J., y R.C. LEWONTIN (1978), "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme", *Proceedings of the Royal Society of London*, 205: 581-598.
- 226** GRASSLE, J.F. (1989), "Species diversity in deep-sea communities", *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 12-15.
- 227** GREEN, D.M. (1991), "Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny", *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 333-337.
- 228** GREENSLADE, P., R.A. FARROW y J.M.B. SMITH (1999), "Long distance migration of insects to a subantarctic island", *Journal of Biogeography*, 26: 1161-1167.
- 229** GREHAN, J.R. (1991), "Panbiogeography 1981-1991: development of an earth/life synthesis", *Progress in Physical Geography*, 15: 331-363.
- 230** GRESSITT, J.L. (1961), "Problems in the zoogeography of Pacific and Antarctic insects", *Pacific Insects Monographs*, 2: 1-94.
- 231** GRIGG, R.W., y R. HEY (1992), "Paleoceanography of the tropical eastern Pacific Ocean", *Science*, 255: 172-178.
- 232** GRISEBACH, A. (1872), *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatisch Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen*, 2 vols., Engelmann, Leipzig.
- 233** GROOMBRIDGE, B. (coord.) (1992), *Global Diversity, Status of the Earth's Living Resources*, World Conservation Monitoring Centre, Chapman & Hall, Londres, Nueva York.
- 234** GROVES, R. H., y F. DI CASTRI (coords.) (1992), *Biogeography of Mediterranean Invasions*, Cambridge University Press, Cambridge.
- 235** GRUBER, U.F. (1976), "Plants and animals of the deserts", en *Grzimek's Encyclopedia of Ecology*, Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York, pp. 269-283.

- 236** GRZIMEK, B. (1976), *Grzimek's Encyclopedia of Ecology*, Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York.
- 237** GUIBÉ, J. (1970), "Reptiles: la répartition géographique", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. XIV, fasc. 3, Masson, París, pp. 1044-1053.
- 238** HAFFER, J. (1974), "Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Galbulidae)", *Nuttall Ornithol. Club Publication*, 14, Cambridge.
- 239** HALFFTER, G. (1962), "Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos", *Acta Zoológica Mexicana*, 5: 1-17.
- 240** HALFFTER, G. (1974), "Éléments anciens de l'entomofaune néotropical: ses implications biogéographiques", *Quaestiones entomologicae*, 10: 223-262.
- 241** HALFFTER, G. (1978), "Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña", *Folia Entomológica Mexicana*, 39: 219-222.
- 242** HALFFTER, G. (1987), "Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America", *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- 243** HALLAM, A. (1989), "The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinction of marine invertebrates", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 325: 437-455.
- 244** HALLAM, A. (coord.) (1973), *Atlas of Palaeobiogeography*, Elsevier, Amsterdam.
- 245** HALTENORTH, T. (1976), "Steppes and savannas", en *Grzimek's Encyclopedia of Ecology*, Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York, pp. 241-266.
- 246** HARCOURT, A.H. (2000), "Latitude and latitudinal extent: a global analysis of the Rapoport effect in mammalian taxon: primates", *Journal of Biogeography*, 27: 1169-1182.
- 247** HARLAN, J.R. (1971), "Agricultural origins: centers and noncenters", *Science*, 174: 468-473.
- 248** HARRIS, M. (1989), *Our Kind*, Harper & Row Publications, Nueva York.
- 249** HASTINGS, H.M., y G. SUGIHARA (1993), *Fractals: A User's Guide for the Natural Sciences*, Oxford University Press, Oxford.
- 250** HART, T.B. (1990), "Monospecific dominance in tropical rain forests", *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 6-11.
- 251** HAYDON, D.T., B.I. CROTHER y E.R. PIANKA (1994), "New directions in biogeography?", *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 403-406.
- 252** HEADS, M.H., y R.C. CRAW (1984), "Bibliography of the scientific work of Léon Croizat, 1932-1982", en R.C. CRAW y G.W. GIBBS (coords.), "Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: search for a novel synthesis", *Tuatara*, 27, pp. 67-75. (Edición especial.)
- 253** HEANEY, L.R. (2000), "Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography", *Global Ecology & Biogeography*, 9: 59-74.
- 254** HEINO, J. (2001), "Regional gradient analysis of freshwater biota: do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups?", *Journal of Biogeography*, 28: 69-76.
- 255** HENGEVELD, R. (1990), *Dynamic Biogeography*, Cambridge University Press, Cambridge.
- 256** HENNIG, W. (1950), *Grundzüge einer Theorie der phylogenetische Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlín.
- 257** HENNIG, W. (1960), "Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem", *Beitraege zur Entomologie*, 10: 221-329.
- 258** HENNIG, W. (1966), *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana.
- 259** HEYWOOD, V.H., y R.T. WATSON (1995), *Global Biodiversity Assessment*, UNEP, Cambridge University Press.
- 260** HICKEY, L.J. (1981), "Land plant evidence compatible with gradual, not catastrophic change at the end of the Cretaceous", *Nature*, 292: 529-531.
- 261** HILL, R.S. (1992), "Nothofagus: evolution from a southern perspective", *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 190-194.
- 262** HOFFMAN, A. (1985), "Island biogeography and palaeobiology: in search for evolutionary equilibria", *Biological Reviews*, 60: 455-471.
- 263** HORCASITAS, F., y S.O. DE FORD (1979), *Los cuentos en náhuatl de Doña Luz Jiménez*, UNAM, México.
- 264** HSÜ, K.J. (1973), "Quando il Mediterraneo si disseccò", *Le Scienze*, 56: 19-29.
- 265** HSÜ, K.J., W.B.F. RYAN y M.B. CITA (1973), "Late Miocene dessication of the Mediterranean", *Nature*, 242: 240-244.
- 266** HUBELL, S.P., y R.B. FOSTER (1986), "Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation", en M.E. SOULÉ (coord.), *Biological Conservation*,

- Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 205-231.
- 267** HUGOT, J.P., P. BAUJARD y S. MORAND (2001), "Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview", *Nematology*, 3: 199-208.
- 268** HULTÉN, E. (1937), *Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period*, Aktiebolaget Thule, Estocolmo.
- 269** HUMPHRIES, C.J., y L.R. PARENTI (1986), *Cladistic Biogeography*, Clarendon Press, Oxford.
- 270** HUNTLEY, B.J., y B.H. WALKER (coords.) (1982), *Ecology of Tropical Savannas*, Springer Verlag, Berlín, Nueva York.
- 271** IVES, J.D. (1974), "Biological refugia and the nunatak hypothesis", en J.D. IVES y R.G. BARRY (coords.), *Arctic and Alpine Environments*, Methuen, Londres, pp. 605-636.
- 272** JABLONSKI, D. (1986), "Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes", *Science*, 231: 129-133.
- 273** JANZEN, D.H. (1984), "Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit", *American Naturalist*, 123: 338-353.
- 274** JEANNEL, R. (1942), *La gènèse des faunes terrestres*, Presses Universitaires de France, París.
- 275** JEANNEL, R. (1949), *Les fossiles vivants des cavernes*, Gallimard, París.
- 276** JEANNEL R. (1961), "La Gondwanie et le peuplement de la Terre", *Annales del Musée Royal de l'Afrique Centrale*, Tervuren, série in 8°, *Sciences Zoologiques*, 102: 1-161.
- 277** JONES, G.A. (1991), "A stop-start ocean conveyor", *Nature*, 349: 364-365.
- 278** JORDAN, C.F. (coord.) (1987), *Amazonian Rain Forests*, Springer Verlag, Berlín, Nueva York.
- 279** JUBERTHIE, C., y V. DECU (1984), "Structure et diversité du domaine souterrain; particularités des habitats et adaptations des espèces", en JUBERTHIE y DECU, *Encyclopaedia biospeologica*, pp. 5-22.
- 280** KARAMAN, G.S. (1993), "Crustacea Amphipoda di acqua dolce", en *Fauna d'Italia*, Calderini, Bolonia.
- 281** KASTING, J.F., O.B. TOON y J.B. POLLAK (1988), "How climate solved on the terrestrial planets", *Scientific American*, 258: 90-97.
- 282** KELSON, K.R. (1951), "Speciation in rodents of the Colorado River drainage", *University of Utah Biological Series*, 11/3, 1-125.
- 283** KENKEL, N.C., y A.J. IRWIN (1994), "Fractal analysis of dispersal", *Abstracts of Botany*, 18: 78-84.
- 284** KENNETT, J.P., y L.D. STOTT (1991), "Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene", *Nature*, 353: 225-229.
- 285** KERR, J.T. (1999), "Weak links: 'Rapoport's rule' and large-scale species richness patterns", *Global Ecology & Biogeography*, 8: 47-54.
- 286** KERR, R.A. (1981), "Milankovitch climate cycles: old and unsteady", *Science*, 213: 1095-1096.
- 287** KERR, R.A. (1993), "Evolution's big bangers even more explosive", *Science*, 261: 1274-1275.
- 288** KERR, R.A. (1993), "The greatest extinction gets greater", *Science*, 262: 1370-1371.
- 289** KING, C.E. (1977), "Genetics of reproduction, variation and adaptation in rotifers", *Archiv für Hydrobiologie*, 8: 187-201.
- 290** KINZELBACH, R. (1992), "The main features of the phylogeny of zebra mussel *Dreissena polymorpha*", en NEUMANN y JENNER (coords.), *The Zebra Mussel Dreissena polymorpha*, *Limnologie Aktuell*, vol.4, G. Fisher Verlag, Stuttgart, Jena, Nueva York, pp. 5-17.
- 291** KLEIN, B.C. (1989), "Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia", *Ecology*, 70: 1715-1725.
- 292** KOPONEN, S. (1993), "On the biogeography and faunistics of European spiders: latitude, altitude and insularity", *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, 116: 141-152.
- 293** KORNBERG, H., y M.H. WILLIAMSON (coords.) (1987), *Quantitative Aspects of the Ecology of Biological Invasions*, The Royal Society, Londres.
- 294** KOSWIG, C. (1967), "Tethys and its relation to the peri-Mediterranean faunas of freshwater fishes", en C.G. ADAMS y D.V. AGER (coords.), *Aspects of Tethyan Biogeography*, Systematic Association Publications, Londres, pp. 313-324.
- 295** KOZHOV, M.M. (1963), *Lake Baikal and its Life*, Junk Publishers, La Haya.
- 296** KOZHOVA, O.M., y L.R. IZMESTEVA (1998), *Lake Baikal. Evolution and Biodiversity*, Backhuys Publ., Leiden.
- 297** KREBS, C.J. (1989), *Ecological Methodology*, Harper Collins Publications, Nueva York.
- 298** KUSAKIN, O.G., y A.L. DROZDOV (1998), *Filena organiceskogo mira. Prokariotui i nizscie evkariotii*, SPB: Nauka, San Peterburgo.

- 299** LA GRECA, M. (1964), "Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani", *Rendiconti*, 11: 231-253. (Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia.)
- 300** LA GRECA, M. (1975), "La caratterizzazione degli elementi faunistici e le categorie corologiche nella ricerca zoogeografica", *Animalia*, 2: 101-129.
- 301** LA GRECA, M. (1984), "L'origine della fauna italiana", *Le Scienze*, 187: 66-79.
- 302** LA GRECA, M., y C.F. SACCHI (1957), "Problemi del popolamento animale nelle piccole isole mediterranee", *Annuario*, Istituto e Museo di Zoologia, Nápoles, 9: 1-188.
- 303** LABANDEIRA, C.C., y J.J. SEPKOSKI (1993), "Insect diversity in the fossil record", *Science*, 261: 310-315.
- 304** LACK, D. (1969), "The numbers of bird species on islands", *Bird Study*, 16: 193-209.
- 305** LAGLER, K.F., J.E. BARDACH, R.R. MILLER y D.R. MAY PASSINO (1977), *Ichthyology*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 306** LAIR, N. (1980), "The rotifer fauna of the river Loire (France), at the level of the nuclear power plants", *Developments in Hydrobiology*, 1: 153-160.
- 307** LANZAVECCHIA, G. (1995), "La biodiversità", en A.A.V.V. (coord.), *Alla ricerca della vita*, Poligrafico dello Stato, Roma.
- 308** LAUWERIER, H. (1991), *Fractals, Images of Chaos*, Princeton University Press, Oxford, 209 pp.
- 309** LEE, K.E. (1987), "Peregrine species of earthworms", en A.M. BONVICINI PAGLIAI y P. OMODEO (coords.), *On Earthworms*, Simposia y monografías seleccionadas, Unione Zoologica Italiana, Mucchi, Módena, pp. 315-327.
- 310** LEE, R.B. (1979), *The Kung San: Men, Women and Work in a Foraging Society*, Cambridge University Press.
- 311** LEVIN, D.A. (1976), "Alkaloid-bearing plants: an ecogeographic perspective", *American Naturalist*, 110: 261-284.
- 312** LEVINTON, J.S. (1979), "A theory of diversity equilibrium and morphological evolution", *Science*, 204: 335-336.
- 313** LIMAYE, S.S., et al. (1992), "Satellite monitoring of smoke from the Kuwait oil fires", *Journal of Geophysical Research*, 97: 14551-14563.
- 314** LOMOLINO, M., y M. WEISER (2001), "Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small", *Journal of Biogeography*, 28: 431-446.
- 315** LONGLEY, P.A., y M. BATTY (1989), "On the fractal measurement of geographical boundaries", *Geographical Analysis*, 21: 47-67.
- 316** LONGMAN, K.A., y J. JENIK (1974), *Tropical Forest and its Environment*, Longman, Londres.
- 317** LORIUS, C., J. JOUZEL, D. RAYNAUD, J. HANSEN y H. LE TREUT (1990), "The ice-core record: climate sensitivity and future greenhouse warm", *Nature*, 347: 139-145.
- 318** LOVEJOY, T.E., et al. (1986), "Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments", en M.E. SOULÉ (coord.), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 257-285.
- 319** LOVELOCK, J.E. (1979), *Gaia, a New Look at Life on Earth*, Oxford University Press, Oxford, Nueva York.
- 320** LYELL, D. (1830), *Principles of Geology, being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface, by Reference to Causes now in Operation*, J. Murray, Londres.
- 321** LYNCH, J.D. (1988), "Refugia", en A.A. MYERS y P.S. GILLER (coords.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres, pp. 311-342.
- 322** MACARTHUR, R.H., y E.O. WILSON (1967), *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- 323** MACLEOD, N., y G. KELLER (1994), "Comparative biogeographic analysis of planktic foraminiferal survivorship across the Cretaceous/Tertiary (K/T) boundary", *Paleobiology*, 20: 143-177.
- 324** MAGURRAN, A.E. (1988), *Ecological Diversity and its Measurement*, Croom Helm, Londres.
- 325** MANGOLD, K. (1989), "Céphalopodes: distribution géographique", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. V, fasc. 4, Masson, París, pp. 609-618.
- 326** MARCUZZI, G. (1979), "European ecosystems", *Biogeographica*, vol. 15, Junk Publishers, La Haya.
- 327** MARGALEF, R. (1974), *Ecología*, Omega, Barcelona.
- 328** MARGALEF, R. (1983), *Limnología*, Omega, Barcelona.
- 329** MARGALEF, R. (1993), *Teoría de los sistemas ecológicos*, Publicaciones Universitarias Barcelona, Barcelona.
- 330** MARGULIS, L. (1981), "How many kingdoms? Current views of biological classification", *American Biology Teacher*, 43: 482-489.
- 331** MARMONIER, P., P. VERVIER, J. GIBERT y M.J. DOLE-OLIVIER (1993), "Diversity in ground

- waters", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 392-395.
- 332** MARSHALL, K.C. (1990), *Advances in Microbial Ecology*, vol. 11, Plenum Press, Nueva York, Londres.
- 333** MARSHALL, L.G. (1988), "Extinction", en A.A. MYERS y P.S. GILLER (coords.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres, pp. 219-254.
- 334** MARSHALL, L.G., S.D. WEBB, J.J. SEPKOSKI y D.M. RAUP (1982), "Mammalian evolution and the Great American Interchange", *Science*, 215: 1351-1357.
- 335** MARTENS, K. (1997), "Speciation in ancient lakes", *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 177-182.
- 336** MARTENS, K., B. GODDEERIS y G. COULTER (1994), "An essay on speciation in ancient lakes", *Archiv für Hydrobiologie-Advances in Limnology*, vol. 44, Stuttgart.
- 337** MARTIN, P.S. (1974), "Palaeolithic players on the American stage: man's impact on the Late Pleistocene megafauna", en J.D. IVES y R.G. BARRY (coords.), *Arctic and Alpine Environments*, Methuen, Londres, pp. 669-700.
- 338** MASSA, B. (1993), "Gli uccelli della fauna italiana", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XIX Seminario, núm. 86, pp. 79-96.
- 339** MATHERON, G. (1971), "The theory of regionalized variables and its applications", *Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau*, vol. 5, París.
- 340** MATTHEW, W.D. (1915), "Climate and evolution", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24: 171-318.
- 341** MAURER, B.A. (1994), *Geographical Population Analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity*, Blackwell, Oxford.
- 342** MAY, R.M. (1988), "How many species are there on Earth?" *Science*, 241: 1441-1449.
- 343** MAYDEN, R.L. (1999), "Consilience and a hierarchy of species concepts: advances toward closure on the species puzzle", *Journal of Nematology*, 31: 95-116.
- 344** MAYER, J.A., y F.J.R. TAYLOR (1979), "A virus which lyses the marine nanoflagellate *Micromonas pusilla*", *Nature*, 281: 299-300.
- 345** MAYR, E. (1963), *Animal Species and Evolution*, The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 346** MAYR E. (1965), "Avifauna: turnover on islands", *Science*, 150: 1587-1588.
- 347** MAYR E (1981), "Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies", *Science*, 214: 510-516.
- 348** MAYR E., G. LINSLEY y R.L. USINGER (1953), *Methods and Principles of Systematic Zoology*, McGraw Hill, Nueva York.
- 349** MCFARLAND, W.N., F.H. POUGH y J.B. HEISER (1989), *Vertebrate Life*, Macmillan, Nueva York.
- 350** MCKENZIE, K.G., y A. MORONI (1986), "Man as an agent of crustacean passive dispersal via useful plants — exemplified by ostracoda *Ospiti esteri* of the Italian ricefields ecosystem — and implications arising therefrom", *Journal of Crustacean Biology*, 6: 181-198.
- 351** MCKINNON, W.B. (1992), "Killer acid at the K/T boundary", *Nature*, 357: 15-16.
- 352** MCNEILL, W.H. (1979), *The Human Condition. An Ecological and Historical View*, Princeton University Press, Princeton.
- 353** MEAD, A.R. (1979), "Economic malacology with particular reference to *Achatina fulica*", en V. FRETTER y J. PEAKE (coords.), *Pulmonates*, vol. 2b, Academic Press, Londres, Nueva York, San Francisco.
- 354** MEUSEL, H., y E. JÄGER (1992), *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora*, 2 vols., Fischer Verlag, Jena, Nueva York.
- 355** MEYER, A., et al. (1990), "Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences", *Nature*, 347: 550-553.
- 356** MILLIEN-PARRA, V., y J.J. JAEGER (1999), "Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna", *Journal of Biogeography*, 26: 959-972.
- 357** MILLOT, J. (1949), "Ordre des Aranéides. Répartition géographique", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. VI, Masson, París, pp. 715-718.
- 358** MILLOT J., y M. VACHON (1949), "Ordre des Scorpions. Répartition des espèces", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. VI, Masson, París, pp. 429-430.
- 359** MINELLI, A. (1979), "Hirudinea", en *Fauna d'Italia*, Calderini, Bolonia.
- 360** MINELLI, A. (1992), "Biogeografía dinamica e metapopolazioni", *Quaderni Ateneo Treviso*, 6: 529-538.
- 361** MINELLI, A. (1993), *Biological Systematics*, Chapman & Hall, Londres.
- 362** MITCHELL, R.W. (1969), "A comparison of temperate and tropical cave communities", *Southwestern Naturalist*, 14: 73-88.

- 363** MORELL, V. (1993), "How lethal was the K-T impact?", *Science*, 261: 1518-1519.
- 364** MORRONE, J. J., y J.V. CRISCI (1990), "Panbiogeografía: fundamentos y métodos", *Evolución Biológica*, 4: 119-140.
- 365** MOUNTFORD, M.D. (1962), "An index of similarity and its application to classificatory problems", en P.W. MURPHY (coord.), *Progress in Soil Zoology*, pp. 43-50.
- 366** MÜLLER, P. (1974), *Aspects of Zoogeography*, Junk Publishers, La Haya.
- 367** MÜLLER, P. (1980), *Biogeographie*, E. Ulmer, Stuttgart.
- 368** MURPHY, J.B., y R.D. NANCE (1992), "Mountain belts and the supercontinent cycle", *Scientific American*, abril, 34-41.
- 369** MURPHY, W.J., E. EIZIRIK, W.J. JOHNSON, Y.P. ZHANG, O.A. RYDER y S.J. O'BRIEN (2001), "Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals", *Nature*, 409: 614-618.
- 370** MURPHY, W.J., E. EIZIRIK, S.J. O'BRIEN, O. MADSEN, M. SCALLY, C.J. DOUANDY, E. TEELING, O.A. RYDER, M.J. STANHOPE, W.W. DE JONG y M.S. SPRINGER (2001), "Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics", *Science*, 294: 2348-2351.
- 371** MURRAY, J.D. (1988), "Spatial dispersal of species", *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 307-309.
- 372** MYERS, A.A., y P.S. GILLER (1988), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, Londres.
- 373** MYERS, G.S. (1949), "Salt tolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems", *Bijdragen Dierkunde*, 28: 315-322.
- 374** MYERS, G.S. (1951), "Fresh-water fishes and East Indian zoogeography", *Stanford Ichthyol. Bull.*, 4: 11-21.
- 375** NALEPA, T.F., y D.W. SCHLOESSER (1993), *Zebra Mussels, Biology, Impacts and Control*, CRC Press, Lewis Publications, Boca Raton, Florida.
- 376** NANCE, R.D., T.R. WORSLEY y J.B. MOODY (1988), "The supercontinent cycle", *Scientific American*, julio, 44-51.
- 377** NANNY, D.L. (1980), *Experimental Ciliatology: An Introduction to Genetics and Developmental Analysis in Ciliates*, Wiley & Sons, Nueva York, Toronto.
- 378** NANNY, D.L. (1982), "Genes and phenes in *Tetrahymena*", *BioScience*, 32: 783-788.
- 379** NAVAS, A., J.G. BALDWIN, L. BARRIOS y G. NOMBELA (1993), "Phylogeny and biogeography of *Longidorus* (Nematoda: Longidoridae) in Euromediterranea", *Nematologia Mediterranea*, 21: 71-88.
- 380** NAVAS, A., M. FE ANDRES y M. ARIAS (1990), "Biogeography of Longidoridae in the Euro-mediterranean area", *Nematologia Mediterranea*, 18: 103-112.
- 381** NELSON, E. (2000), "Sea beans and nickar nuts", *BSBI Handbook*, núm. 10, Botanical Society of the British Isles, Londres.
- 382** NELSON, G., y D.E. ROSEN (1979), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York.
- 383** NELSON G., y N. PLATNICK (1981), *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*, Columbia University Press, Nueva York.
- 384** NEW, T.R. (1995), *Introduction to Invertebrate Conservation Biology*, Oxford University Press, Oxford.
- 385** NIKLAS, K.J., B.H. TIFFNEY y A.H. KNOLL (1983), "Patterns in vascular land plant diversification", *Nature*, 303: 614-616.
- 386** NIMIS, P.L. (1989), "Phytogeographical analysis of a treeline community in Northern Yukon (NW-Canada)", *Vegetatio*, 81: 209-215.
- 387** NIMIS, P.L., y G. BOLOGNINI (1990), "The use of chorograms in quantitative phytogeography and in phytosociological syntaxonomy", *Fitosociologia*, 25: 69-87.
- 388** NIMIS, P.L., y T.J. CROVELLO (coords.) (1991), *Quantitative Approaches to Phytogeography*, Kluwer Academy Publications, Países Bajos.
- 389** NOBLE, E.R., y G.A. NOBLE (1971), *Parasitology*, Lea & Febiger, Filadelfia.
- 390** NOCENTINI, A.M. (1989), "Researches on the zoobenthos", *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, 46: 173-196.
- 391** O'HARA, R.J. (1993), "Systematic generalization, historical fate, and the species problem", *Systematic Biology*, 42: 231-246.
- 392** ODUM, H.T., y R.F. PIGEON (1970), *A Tropical Rain Forest*, Technical Information Center Staff, US Atomic Energy Commission, Washington, DC.
- 393** OKUBO, A. (1980), *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*, Springer Verlag, Berlín.
- 394** OMODEO, P. (1963), "Distribution of the terricolous oligochaetes on the two shores of the Atlantic", en LOWE y LOWE (coords.), *North Atlantic Biota and their History*, Pergamon Press, Oxford, Londres, pp. 127-151.
- 395** OZER, Z. (1982), "Grasses and grazers: is there a mutualism?", *Oikos*, 38: 258-259.

- 396** PAGE, R.D. (1987), "Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's Panbiogeography", *Systematic Zoology*, 36: 1-17.
- 397** PAGE, R.D. (1991), "Random dendrograms and null hypotheses in cladistic biogeography", *Systematic Zoology*, 40: 54-62.
- 398** PAKEMAN, R.J. (2001), "Plant migration rates and seed dispersal mechanisms", *Journal of Biogeography*, 28: 795-900.
- 399** PALESTRINI, C., y M. ZUNINO (1988), "L'analisi dell'entomofauna delle Zone di Transizione: prospettive e problemi", *Biogeographia*, 12 (1986), 11-25.
- 400** PAPAVERO, N. (1989), *Introdução histórica à biologia comparada com especial referência à Biogeografia. II. A Idade Média: da queda do Império Romano do Ocidente à queda do Império Romano do Oriente*, Editora Universitaria de Santa Ursula, Rio de Janeiro.
- 401** PAPAVERO, N. (1991), *Introdução histórica à biologia comparada com especial referência à Biogeografia. III. De Nicolau de Cusa à Francis Bacon (1493-1634)*, Editora Universitaria de Santa Ursula, Rio de Janeiro.
- 402** PAPAVERO, N., y J. Balsa (1986), *Introdução histórica e epistemológica à biologia comparada, com especial referência à Biogeografia. I. Do Gênesis ao fim do Império Romano do Ocidente*, Sociedade Brasileira de Zoologia, Belo Horizonte.
- 403** PAPAVERO, N., y J. LLORENTE BOUSQUETS (1992), "Un nuevo concepto en biología comparada: el 'Eidofonte'", publicaciones especiales del Museo Zoológico, UNAM, México, 5: 24-29.
- 404** PAPAVERO, N., D. MARTINS y J. LLORENTE BOUSQUETS (1997), *História da Biogeografia no período pré-evolutivo*, Pléiade, São Paulo.
- 405** PATERSON, H.E.H. (1985), "The recognition species concept", en E. S. VRBA (coord.), *Species and Speciation*, Transvaal Museum, Monografías, 4: 21-29.
- 406** PATTERSON, B.D., y W. ATMAR (1986), "Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos", *Biological Journal of the Linnean Society*, 28: 65-82.
- 407** PATTERSON, C. (1983), "Aims and methods in biogeography", *Systematics Association*, volumen especial, 23: 1-28.
- 408** PATTERSON, C. (1993), "Naming names", *Nature*, 366: 518.
- 409** PENNY, D., E.E. WATSON y M.A. STEEL (1993), "Trends from languages and genes are very similar", *Systematic Biology*, 42: 382-384.
- 410** PERRINGS, C., K.G. MALER, C. FOLKE, C.S. HOLLING y B.O. JANSSON (1995), *Biodiversity Loss: Economic and Ecological Issues*, Cambridge University Press.
- 411** PESKOV, V. (1994), *Eremiti nella taiga*, Mondadori, Milán.
- 412** PETERSON, I. (1988), *The Mathematical Tourist*, Freeman & Co., Nueva York, Oxford.
- 413** PIANKA, E.R. (1966), "Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts", *American Naturalist*, 100: 33-46.
- 414** PIAZZA, A. (1993), "Who are the Europeans?", *Science*, 260: 1767-1769.
- 415** PIELOU, E.C. (1979), *Biogeography*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 416** PIELOU, E.C. (1975), *Ecological Diversity*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 417** PIGNATTI, S. (1959), "Fitogeografía", en CAPPELLETTI, *Trattato di botanica*, UTET, Turín, pp. 681-811.
- 418** PIGNATTI, S. (1982), *Flora d'Italia*, 3 vols., Edagricole, Bolonia.
- 419** PIGNATTI, S. (1988), "La vita dei vegetali in Italia", en E. HONSELL, V. GIACOMINI y S. PIGNATTI (coords.), *La vita delle piante*, UTET, Turín, pp. 347-521.
- 420** PINNA, G., y P. ARDUINI (1977), "Osservazioni sulla crisi biologica del Cretacico terminale", *Atti Società Italiana di Scienze Naturali e Museo Civico di Storia Naturale*, Milán, 118: 17-48.
- 421** PIROLA, A. (1970), *Elementi di fitosociologia*, CUEB, Bolonia, 153 pp.
- 422** PLATNICK, N., y G. NELSON (1978), "A method of analysis for historical biogeography", *Systematic Zoology*, 27: 1-16.
- 423** PLATNICK, N., y G. NELSON (1988), "Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end?", *Systematic Zoology*, 37: 410-419.
- 424** PLATNICK, N. (1992), "Patterns of biodiversity", en N. ELDREDGE (coord.), *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 15-24.
- 425** POLUNIN, N. (1967), *Éléments de géographie botanique*, Gauthier-Villars, París.
- 426** PORTER, D.M. (1976), "Geography and dispersal of Galapagos Islands vascular plants", *Nature*, 264: 745-746.
- 427** POUGH, F.H., J.B. HEISER y W.N. McFARLAND (1989), *Vertebrate Life*, Macmillan, Nueva York.
- 428** PREGILL, G.K. (1981), "An appraisal of the vicariance hypothesis of Caribbean biogeography and its application to West Indian terres-

- trial vertebrates", *Systematic Zoology*, 30: 147-155.
- 429** PRICE, T. (1996), "Exploding species", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 314-315.
- 430** PROCTER, D.L.C. (1984), "Towards a biogeography of free-living soil nematodes. Changing species richness, diversity and densities with changing latitude", *Journal of Biogeography*, 11: 103-117.
- 431** PROCTER, D.L.C. (1990), "Global overview of the functional roles of soil-living nematodes in terrestrial communities and ecosystems", *Journal of Nematology*, 22: 1-7.
- 432** PROCTOR, L.M., y J.A. FUHRMAN (1990), "Vital mortality of marine bacteria and cyanobacteria", *Nature*, 343: 60-62.
- 433** PULLIAM, H.R. (1988), "Sources, sinks, and population regulation", *American Naturalist*, 132: 652-661.
- 434** RABINOWITZ, D., S. CAIRNS y T. DILLON (1986), "Seven kinds of rarity", en M.E. SOULÉ (coord.), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 182-204.
- 435** RACHELI, T., y A. ZILLI (1985), "Modelli di distribuzione dei Lepidotteri nell'Italia meridionale", *Biogeographia*, 11: 165-194.
- 436** RACOVITZA, G. (1980), "Aspects évolutifs de l'écologie des coléoptères cavernicoles", *Mémoires de Biospéléologie*, 7: 119-125.
- 437** RAFFI, S. (1993), "L'origine della fauna attuale del mar Mediterraneo: il caso dei Bivalvi", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XIX Seminario, núm. 86, 189-207.
- 438** RAFFI, S., y E. SERPAGLI (1993), *Introduzione alla paleontologia*, UTET, Turín.
- 439** RAMADE, F. (1984), *Ecology of Natural Resources*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 440** RAPOPORT, E. H. (1975), *Areografía: estrategias geográficas de las especies*, Fondo de Cultura Económica, México.
- 441** RASS, T.S. (1986), "Vicariance ichthyogeography of the Atlantic Ocean pelagial", en *Pelagic Biogeography*, documentos técnicos de la UNESCO sobre ciencias marinas, UNESCO, 49: 237-241.
- 442** RAUNKIAER, C. (1934), *Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*, Clarendon Press, Oxford.
- 443** RAUP, D.M. (1979), "Size of the Permian-Triassic bottleneck and its evolutionary implications", *Science*, 206: 217-218.
- 444** RAVEN, P.H., y D.I. AXELROD (1975), "History of the flora and fauna of Latin America", *American Scientist*, 63: 420-429.
- 445** RAWLINSON, P.A., A.H.T. WIDJOYA, M.N. HUTCHINSON y G.W. BROWN (1990), "The terrestrial vertebrate fauna of the Krakatau Islands, Sunda Strait, 1883-1986", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 328: 3-28.
- 446** REAGAN, D.P., y R.B. WAIDE (1996), *The Food Web of a Tropical Rain Forest*, University of Chicago Press.
- 447** RECINOS, A. (coord.) (1952), *Popol Vuh. Las antiguas historias del Quiché*, Fondo de Cultura Económica, México.
- 448** REICHLÉ, D.E. (coord.) (1970), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, Springer Verlag, Berlín, Nueva York.
- 449** REIG, O. (1962), "Las integraciones cenogénicas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur", *Ameghiniana*, 2: 131-140.
- 450** REIG, O. (1968), "Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud", *Biologie de l'Amérique Australe*, 4: 215-260, CNRS, París.
- 451** RICCI, C. (1987), "Ecology of bdelloids: how to be successful", *Hydrobiologia*, 147: 117-127.
- 452** RICHARDS, P.M. (1973), "The tropical rain forest", *Scientific American*, 229: 58-67.
- 453** RICHARDSON, J.E., R.T. PENNINGTON, T.D. PENNINGTON y P.M. HOLLINGSWORTH (2001), "Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical rain forest trees", *Science*, 293: 2242-2245.
- 454** RIDLEY, M. (1986), *Evolution and Classification*, Longman, Londres.
- 455** RIOU, C. (1994), *The Effect of Climate on Grape Ripening: Application to the Zoning of Sugar Content in the European Community*, Centre Commun de Recherche, CECA-CEE, Bruselas, Luxemburgo.
- 456** RIZZOTTI, M. (1991), *Materia e vita. Big bang, origine ed evoluzione del vivente*, UTET, Turín.
- 457** ROBICHAUX, R.H., y D.A. YETMAN (2000), *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*, The University of Arizona Press, Tucson.
- 458** ROHLF, F.J., y R.R. SOKAL (1981), "Comparing numerical taxonomic studies", *Systematic Zoology*, 30: 459-490.
- 459** ROSEN, D. (1975), "A vicariance model of Caribbean biogeography", *Systematic Zoology*, 24: 431-464.

- 460 ROSEN, D. (1978), "Vicariant patterns and historical explanations in biogeography", *Systematic Zoology*, 27: 159-188.
- 461 ROSENZWEIG, M.L., y J.A. TAYLOR (1980), "Speciation and diversity in Ordovician invertebrates: filling niches quickly and carefully", *Oikos*, 35: 236-243.
- 462 ROSSIGNOL-STRICK, M., W. NESTEROFF, P. OLIVE y C. VERGNAUD-GRAZZINI (1982), "After the deluge: Mediterranean stagnation and sapropel formation", *Nature*, 295: 105-109.
- 463 ROTA, E. (1993), "Contribution to the taxonomy of the Hormogastridae (Anellida: Oligochaeta) with description of two new species from Southern France", *Journal of Natural History*, 28: 27-36.
- 464 RUFFO, S. (1992), "Modelli distributivi nelle faune d'acqua dolce", en *Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia*, Accademia Nazionale Lincei, XVIII Seminario, Roma, pp. 117-146.
- 465 RUFFO, S. (1994), VIII Coloquio Internacional sobre los Anfipodos, Lodz.
- 466 RUGGIERO, A., J.H. LAWTON y T.M. BLACKBURN (1998), "The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy", *Journal of Biogeography*, 25: 1093-1103.
- 467 RUSSELL-HUNTER, W.D. (1978), "Ecology of freshwater pulmonates", en V. FRETTER y J. PEAKE (coords.), *Pulmonates*, vol. 2A, pp. 335-383, Academic Press, Londres, Nueva York.
- 468 SACCHI, C.F. (1983), "Il Nordadriatico: crocevia di faune, intreccio di popoli", *Atti Museo Civico di Storia Naturale*, Trieste, 35: 39-64.
- 469 SANDERS, W.T., y B.J. PRICE (1968), *Mesoamerica. The Evolution of a Civilization*, Random House, Nueva York.
- 470 SARÀ, M., y J. VACELET (1973), "Écologie des Démosponges", en P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. III, fasc. 1, pp. 462-576, Masson, París.
- 471 SAURO, U. (1982), "Materiali e problemi per uno studio paleogeografico delle regioni carsiche italiane", en *Lavori della Società Italiana di Biogeografia*, t. VII (1978), pp. 467-513. (Biogeografia delle caverne italiane.)
- 472 SBORDONI, V. (1993), "Molecular systematics and the multidimensional concept of species", *Biochemical Systematics and Ecology*, 21: 39-42.
- 473 SBORDONI, V., R. ARGANO, V. VOMERO y A. ZULLINI (1977), "Ricerche sulla fauna cavernicola del Chiapas (Messico) e delle regioni limitrofe: grotte esplorate nel 1973 e nel 1975. Criteri per una classificazione biospeleologica delle grotte", *Subterranean Fauna of Mexico-Quaderni Accademia Nazionale Lincei*, 171: 5-774.
- 474 SBORDONI V., A. CACCONE, G. ALLEGRUCCI y D. CESARONI (1990), "Molecular Island Biogeography", en A.A. V.V., "Biogeographical aspects of Insularity", *Atti Convegni Lincei*, 85: 55-83.
- 475 SCHOENER, T.W., y D.A. SPILLER (1987), "High population persistence in a system with high turnover", *Nature*, 330: 474-477.
- 476 SCLATER, P. (1858), "On the general distribution of the members of the class Aves", *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 2: 130-145.
- 477 SCOTT, J.M., et al. (1987), "Species richness: a geographical approach to protecting future biological diversity", *BioScience*, 37: 782-788.
- 478 SEDDON, B. (1971), *Introduction to Biogeography*, Duckworth, Londres.
- 479 SELLI, R. (1973), "Il Mediterraneo nel Miocene superiore: un mare sovrasalato", *Le Scienze*, 56: 20-21.
- 480 SEPKOSKI, J.J. (1992), "Phylogenetic and ecologic patterns in the phanerozoic history of marine biodiversity", en N. ELDREDGE (coord.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York.
- 481 SEPKOSKI, J.J., R.K. BAMBACH, D.M. RAUP y J.W. VALENTINE (1981), "Phanerozoic marine diversity and the fossil record", *Nature*, 293: 435-437.
- 482 SHAFER, C.L. (1990), *Nature, Reserves: Island Theory and Conservation Practice*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- 483 SHEAR, W.A. (1991), "The early development of terrestrial ecosystems", *Nature*, 351: 283-289.
- 484 SHINE, R. (1985), "The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis", en C. GANS (coord.), *Biology of Reptilia*, Wiley & Sons, Nueva York.
- 485 SIGURDSSON, H., et al. (1991), "Glass from the Cretaceous/Tertiary boundary in Haiti", *Nature*, 349: 482-486.
- 486 SIMBERLOFF, D. (1976), "Species turnover and equilibrium island biogeography", *Science*, 194: 572-578.
- 487 SIMBERLOFF, D. (1978), "Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic", *American Naturalist*, 112: 713-726.
- 488 SIMBERLOFF, D. (1983), "When is an island

- community in equilibrium?", *Science*, 220: 1275-1277.
- 489 SIMBERLOFF, D.S. (1987), "Calculating probabilities that cladograms match: a method for biogeographic inference", *Systematic Zoology*, 36 (2), 175-193.
- 490 SIMBERLOFF, D.S., y L.G. ABELE (1976), "Island biogeography theory and conservation practice", *Science*, 191: 285-286.
- 491 SIMBERLOFF, D.S., K.L. HECK, E.D. MCCOY y E.F. CONNOR (1981), "There have been no statistical test of cladistic biogeographical hypotheses", en G. NELSON y D. E. ROSEN (coords.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 40-63.
- 492 SIMBERLOFF, D.S., y E.O. WILSON (1969), "Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands", *Ecology*, 50: 278-296.
- 493 SIMPSON, B.B. (1974), "Glacial migrations of plants: island biogeographical evidence", *Science*, 185: 698-700.
- 494 SIMPSON, G.G. (1940), "Mammals and land bridges", *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30: 137-163.
- 495 SIMPSON, G.G. (1949), *The Meaning of Evolution*, New Haven, Yale University Press.
- 496 SIMPSON, G.G. (1950), "History of the Fauna of Latin America", *American Scientist*, 38: 361-389.
- 497 SIMPSON, G.G. (1953), *Evolution and geography*, Oregon State System of High Education, Eugene.
- 498 SIMPSON, G.G. (1961), *Principles of Animal Taxonomy*, Columbia University Press, Nueva York.
- 499 SIMPSON, G.G. (1965), *The Geography of Evolution*, Chilton Books, Filadelfia.
- 500 SINGH, R.S., y A.D. LONG (1992), "Geographic variation in *Drosophila*: from molecules to morphology and back", *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 340-345.
- 501 SKET, B. (1996), "The ecology of anchihaline caves", *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 221-225.
- 502 SLOBODCHIKOFF, C.N. (1976), *Concepts of Species*, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- 503 SLUYS, R. (1989), *A Monograph of the Marine Triclad*, Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- 504 SMITH, A.G., y J.C. BRIDEN (1977), *Mesozoic and Cenozoic Palaeocontinental Maps*, Cambridge University Press, Cambridge.
- 505 SMITH, C. (1991), *Alfred Russel Wallace. An Anthology of his Shorter Writings*, Oxford University Press, Oxford.
- 506 SMITH, D.R. (1991), "African bees in the Americas: insights from biogeography and genetics", *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 17-21.
- 507 SMITH, F.D.M., R.M. MAY, R. PELLEW, T.H. JOHNSON y K.S. WALTER (1993), "Estimating extinction rates", *Nature*, 364: 494-496.
- 508 SNEATH, P.H.A., y R.R. SOKAL (1973), *Numerical Taxonomy*, Freeman, San Francisco.
- 509 SOBER, E. (1988), "The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography", *Systematic Zoology*, 37: 245-253.
- 510 SOLEM, A. (1981), "Land snail biogeography: a true snail's pace of change", en G. NELSON y D.E. ROSEN (coords.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 197-237.
- 511 SOLEM, A. (1984), "A world model of land snail diversity and abundance", en A. SOLEM y A.C. VAN BRUGGEN (coords.), *World-wide Snails*, Brill/Backhuys, Leiden, pp. 6-22.
- 512 SOULÉ, M.E. (1986), *Biological Conservation*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 513 SOUTHWOOD, T.R.E. (1968), *Ecological Methods*, Methuen & Co., Londres.
- 514 SPERBER, G. (1976), "The Temperate Zone Forest", en *Grzimek's Encyclopedia of Ecology*, Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York, pp. 204-224.
- 515 STEHLI, F.G., y S.D. WEBB (coords.) (1985), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, Nueva York, Londres.
- 516 STEVENS, G.C. (1989), "The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics", *American Naturalist*, 133: 240-256.
- 517 STEVENS, G.C. (1992), "Spilling over the competitive limits to species coexistence", en N. ELDREDGE (coord.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press.
- 518 STIASNY, M.L.J. (1992), "Phylogenetic analysis and the role of systematics in the biodiversity crisis", en N. ELDREDGE (coord.), *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 109-120.
- 519 STUART, A.J. (1991), "Mammalian extinctions in the late Pleistocene of Northern Eurasia



- and North America", *Biological Review*, 66: 453-562.
- 520** SUC, J.P. (1984), "Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe", *Nature*, 307: 429-432.
- 521** SUGIHARA, G., y R.M. MAY (1990), "Applications of fractals in ecology", *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 79-86.
- 522** SUKATCHEV, V. N. (1958), "On the principles of genetic classification in biocenology", *Ecology*, 39: 364-367.
- 523** SULLIVAN, A.L., y M.L. SHAFFER (1975), "Biogeography of the megazoo", *Science*, 189: 13-17.
- 524** SZYMKIEWICZ, D. (1933), "Contributions à la géographie des plantes. I. Phytogéographie floristique et écologique", *Kosmos*, 58: 405-424.
- 525** TERBORGH, J., L. LÓPEZ, P. NÚÑEZ, M. RAO, G. SHAHABUDDIN, G. ORIHUELA, M. RIVEROS, R. ASCANIO, G.H. ADLER, T.D. LAMBERT y L. BALBAS (2001), "Ecological meltdown in predator-free forest fragments", *Science*, 294: 1923-1926.
- 526** THIENEMANN, A. (1950), *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*, Die Binnengewässer, Stuttgart.
- 527** THORNE, A. G., y M.H. WOLPOFF (1992), "The multiregional evolution of humans", *Scientific American*, abril, 28-33.
- 528** THORNTON, I.W.B. (1996), *Krakatau: The Destruction and Reassembly of an Island Ecosystem*, Harvard University Press.
- 529** THORNTON, I.W.B., y T.R. NEW (1988), "Krakatau invertebrates: the 1980s fauna in the context of a century of recolonization", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 322: 493-522.
- 530** THORPE, R.S., R.P. BROWN, A. MALHOTRA y W. WUSTER (1991), "Geographic variation and population systematics: distinguishing between ecogenetics and phylogenetics", *Bolletino di Zoologia*, 58: 329-335.
- 531** TOSCHI, A., y B. LANZA (1959), *Mammalia*, en *Fauna d'Italia*, Calderini, Bologna.
- 532** TURMANIDZE, T.I. (1986), "Report on the effect of agrometeorological parameters on viticulture in socialistic countries of Eastern Europe", Commission for Agricultural Meteorology-World Meteorological Organization, Ginebra.
- 533** UDVARDY, M.D.F. (1969), *Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals*, Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- 534** UDVARDY, M.D.F. (1979), "The riddle of dispersal: dispersal theories and how they affect vicariance biogeography", en G. NELSON y D.E. ROSEN (coords.), *Vicariance Biogeography: A Critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 5-29.
- 535** VALENTINE, J.W. (1985), "Biotic diversity and clade diversity", en J.W. VALENTINE (coord.), *Phanerozoic Diversity Patterns*, Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, pp. 419-424.
- 536** VALENTINE, J.W., y E.M. MOORES (1970), "Plate tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model", *Nature*, 228: 657-659.
- 537** VALOVIRTA, I. (1984), "Rarefaction as a tool in island biogeography", en A.SOLEM y A.C. VAN BRUGGEN (coords.), *World-wide Snails*, Brill/Backhuys, Leiden, pp. 224-236.
- 538** VANDEL, A. (1964), *Biospéléologie*, Gauthier-Villars, París.
- 539** VANE-WRIGHT, R.I., C.J. HUMPHRIES y P.H. WILLIAMS (1991), "What to protect? Systematics and the agony of choice", *Conservation Biology*, 55: 235-254.
- 540** VEBLER, T.T., R.S. HILL y J. READ (1996), *The Ecology and Biogeography of Nothophagus Forests*, Yale University Press.
- 541** VIAZZO, P.P. (1989), *Upland Communities. Environment, Population and Social Structure in the Alps since the Sixteenth Century*, Cambridge University Press.
- 542** VIGNA TAGLIANTI, A., P. AUDISIO, C. BELFIORE, M. BIONDI, M. A. BOLOGNA, G.M. CARPANETO, A. DE BIASE, S. DE FELICI, E. PIATTELLA, T. RACHELI, M.ZAPPAROLI y S. ZOIA (1992), "Riflessioni di gruppo sui corotipi fondamentali della fauna W-paleartica ed in particolare italiana", *Biogeographia*, 16: 159-210.
- 543** VINOGRADOVA, N.G. (1959), "The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone of the ocean", *Deep-Sea Research*, 5: 205-208.
- 544** VIRKKALA, R. (1993), "Ranges of northern forest passerines: a fractal analysis", *Oikos*, 67: 218-226.
- 545** VOMERO, V. (1987), "Modelli di ricostruzione filogenetica e biogeografia", *Biogeographia*, 11 (1985), 11-36.
- 546** VON HAGEN, V.W. (1960), *The World of the Maya*, New American Library, Nueva York, Londres.
- 547** VORONOV, A.G., N.N. DROZDOV, D.A. KRIVOLUTSKII y E.G. MIALO (1999), *Biogeografia cosnovami ekologii*, Moskovskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Moscú.

- 548** VRBA, E. (coord.) (1985), *Species and Speciation*, Transvaal Museum (monografía, 4).
- 549** VUILLEUMIER, F. (1973), "Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tessin, southern Switzerland", *Systematic Zoology*, 22: 64-76.
- 550** WAGNER, W.L., y V.A. FUNK (1995), *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*, Smithsonian Institution Press.
- 551** WALLACE, A.R. (1855), "On the first law which has regulated the introduction of new species", *Annals and Magazine of Natural History*, 2ª serie, 16: 184-186.
- 552** WALLACE, A.R. (1860), "On the zoological geography of the Malay Archipelago", *Journal of Proceedings in the Linnean Society of London, Zoology*, 4: 172-184.
- 553** WALLACE, A.R. (1876), *The Geographical Distribution of Animals; with a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface*, Macmillan, Londres.
- 554** WALLACE, A.R. (1880), *Island Life: or the Phenomena and Causes of Insular Fauna and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates*, Macmillan, Londres.
- 555** WALLACE, A.R. (1894), "What are zoological regions?", *Nature*, 49: 610-613.
- 556** WASHINGTON, H.G. (1984), "Diversity, biotic and similarity indices", *Water Research*, 18: 653-694.
- 557** WATROUS, L.E., y Q.D. WHEELER (1981), "The out-group comparison method of character analysis", *Systematic Zoology*, 30: 1-11.
- 558** WEBB, S.D. (1969), "Extinction-origination equilibria in Late Cenozoic land mammals of North America", *Evolution*, 23: 688-702.
- 559** WEGENER, A. (1915), *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*, Vieweg, Braunschweig.
- 560** WHITMORE, T.C., y G.T. PRANCE (1987), "Biogeography and quaternary history in tropical America", *Oxford Monographs on Biogeography*, núm. 3, Oxford.
- 561** WHITTAKER, R.H. (1975), *Communities and Ecosystems*, Macmillan, Londres.
- 562** WHITTAKER, R.J. (1995), "Disturbed island ecology", *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 421-425.
- 563** WHITTAKER, R.J., R. FIELD y T. PARTOMIHARDJO (2000), "How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau", *Journal of Biogeography*, 27: 1049-1064.
- 564** WHITTAKER, R.J., K. WILLIS y R. FIELD (2001), "Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity", *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- 565** WICHTERMAN, R. (1986), *The Biology of Parmecium*, Plenum Press, Nueva York, Londres.
- 566** WIELGOLASKI, F.E. (coord.) (1975), *Fennoscandian Tundra Ecosystems*, 2 vols., Springer Verlag, Berlín, Nueva York.
- 567** WILEY, E.O. (1978), "The evolutionary species reconsidered", *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- 568** WILEY, E.O. (1981), *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, Wiley-Intersciences, Nueva York.
- 569** WILEY, E.O. (1987), "Methods in vicariance biogeography", en P. HOVENKAMP (coord.), *Systematics and Evolution, a Matter of Diversity*, Utrecht University Press, Utrecht, pp. 283-306.
- 570** WILEY, E.O. (1988), "Vicariance Biogeography", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 513-542.
- 571** WILEY, E.O. (1988), "Parsimony analysis and vicariance biogeography", *Systematic Zoology*, 37: 271-290.
- 572** WILKINSON, D.M. (2001), "What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms?", *Journal of Biogeography*, 28: 285-291.
- 573** WILLIAMS, C.B. (1964), *Patterns in the Balance of Nature*, Academy Press, Londres, Nueva York.
- 574** WILLIAMS, N.E. (1984), "An apparent disjunction between the evolution of form and substance in the genus *Tetrabymena*", *Evolution*, 38: 25-33.
- 575** WILLIAMSON, M. (1981), *Island Populations*, Oxford University Press, Oxford.
- 576** WILLIAMSON, M., K.J. GASTON y W.M. LONSDALE (2001), "The species-area relationship does not have an asymptote!", *Journal of Biogeography*, 28: 827-830.
- 577** WILLIS, K.J., y R.J. WHITTAKER (2002), "Species diversity-scale matters", *Science*, 295: 1245-1248.
- 578** WILSON, A.C., y R.L. CANN (1992), "Una genesi africana recente", *Le Scienze*, 286: 16-21.
- 579** WILSON, D.E., y D.M. REEDER (1993), *Mammal Species of the World*, Smithsonian Institution Press, Washington, Londres.
- 580** WILSON, E.O. (1961), "The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna", *American Naturalist*, 95: 169-193.

- 581 WILSON, E.O. (1992), *The Diversity of Life*, Harvard University Press.
- 582 WILSON, E.O., y W.H. BOSSERT (1971), *A Primer of Population Biology*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 583 WILSON, E.O., y F.M. PETER (1988), *Biodiversity*, National Academy Press, Washington.
- 584 WOLDA, H. (1963), "Natural populations of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*", *Archives Neerlandaises de Zoologie*, 15: 381-471.
- 585 WOLDA, H. (1981), "Similarity indices, sample size and diversity", *Oecologia*, 50: 296-302.
- 586 WOLFF, T. (1970), "The concept of the hadal or ultra-abysal fauna", *Deep-Sea Research*, 17: 983-1003.
- 587 WOLFF, T. (1977), "Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos", *Nature*, 267: 780-785.
- 588 WOODWARD, S.P. (1851-56), *A Manual of the Mollusca*, 3 vols., J. Weale, Londres.
- 589 WOOLTON, R.J. (1976), *The Biology of Sticklebacks*, Academic Press, Londres.
- 590 WORLD RESOURCES INSTITUTE (1992), *World Resources 1992-1993*, Oxford University Press, Nueva York.
- 591 WRAY, G.A., J.S. LEVINTON y L.H. SHAPIRO (1996), "Molecular evidence for deep Precambrian divergences among Metazoan phyla", *Science*, 274: 568-573.
- 592 WRIGHT, S.D., C.G. YONG, S.R. WICHMAN, J.W. DAWSON y R.C. GARDNER (2001), "Stepping stones to Hawaii: a trans-equatorial dispersal pathway for *Metrosideros* (Myrtaceae) inferred from nrDNA (ITS+ETS)", *Journal of Biogeography*, 28: 769-774.
- 593 WRIGHT, S.J. (1981), "Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation", *American Naturalist*, 118: 726-748.
- 594 YANOVSKY, E. (1936), "Food plants of the North American Indians", *USDA Miscellaneous Publication*, 237, 2 pp.
- 595 YEATES, G.W., B. BOAG y R.W. SMALL (1994), "Species diversity and biogeography of Mononchoidea (Nematoda)", *Russian Journal of Nematology*, 2: 45-54.
- 596 ZANDEE, M.Y., y M.C. ROOS (1987), "Component-compatibility in historical biogeography", *Cladistics*, 3: 305-332.
- 597 ZANGHERI, P. (1972), "Geobotanica", en DE AGOSTINI (coord.), *Enciclopedia Italiana delle Scienze*, vol. 2, pp. 374-484.
- 598 ZIMMERMANN, E.A.G. (1777), *Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens*, Theodorum Haak et Socios, Ludguni Batavorum (Leiden).
- 599 ZULLINI, A. (1973), *Su alcuni nematodi d'alta quota del Nepal*, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck-Munich (Khumbu Himal., 4/3), 401-412.
- 600 ZULLINI, A. (1999), "La biodiversità e il concetto di specie", en R. MASSA y V. INGEGNOLI (coords.), *Biodiversità, estinzione e conservazione*, UTET, Turín, pp. 50-73.
- 601 ZUNINO, M. (1992), "Per rileggere Croizat", *Biogeographia*, 16: 11-23.
- 602 ZUNINO, M. (1998), "Il pensiero dicotomico nella tassonomia biologica", *Systema Naturae-Annali di Biologia Teorica*, 1: 123-136.
- 603 ZUNINO, M. (1999), "A new concept of theoretical biogeography: the 'Nemophoront'", en K. SOBTI y J. YADAV (coords.), *Some Aspects of Insect Biology*, Punjab University Press, pp. 109-113.
- 604 ZUNINO, M. (2000), "El concepto de área de distribución: algunas reflexiones teóricas", en F. MARTÍN PIERA, J.J. MORRONE y A. MELIC (comps.), *Hacia un proyecto CyTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica, PriBES-2000*, Monografías Tercer Milenio, 1: 70-85, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- 605 ZUNINO, M., y M.S. COLOMBA (1996), *Biogeographical Processes and Species Richness in the Neotropical Insect Fauna. Abstracts*, XX Congreso Internacional de Entomología, Florencia.
- 606 ZUNINO, M., y G. HALFFTER (1988), "Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae)", *Monografía*, núm. 9, pp. 1-211, Museo Regional de Ciencias Naturales, Turín.
- 607 ZUNINO, M., y C. PALESTRINI (1991), "El concepto de especie y la biogeografía", *Anales de Biología*, 17 (Biología Animal, 6), 85-88.
- 608 ZUNINO, M., C. PALESTRINI, E. BUFFA y A. ROGGERO (1996), "Ipotesi biogeografiche versus ipotesi filogenetiche. Il genere *Typhaeus* L. (Coleoptera: Geotrupidae) e il popolamento dell'area sarda", *Biogeographia*, 18: 455-476.
- 609 ZUNINO, M., y A. ZULLINI (1995), *Biogeografia. La dimensione spaziale dell'evoluzione*, CEA, Milán.

## Notas del revisor técnico

- i El lector encontrará una historia de las primeras ideas biogeográficas en Papavero *et al.* (1997).
- ii El término de *courant holarcticiste* (en español: corriente holarcticista) es acuñado y ampliamente utilizado por el zoólogo argentino Osvaldo Reig, en su importante trabajo dedicado al origen de las faunas de vertebrados tetrápodos de América del Sur (1968). Reig incluye en esta corriente a todos aquellos biogeógrafos que, siguiendo a Matthew (1915),<sup>[340]</sup> consideran al continente sudamericano (y con él los otros continentes del hemisferio sur) como una gran área receptora de grupos de invasores originarios del norte. La fauna de América del Sur estaría constituida por llegadas sucesivas de troncos holárticos que entraron al continente por las rutas de migración centro-americanas, con el desarrollo *in situ* de grupos autóctonos procedentes de estos troncos de afinidad septentrional. El artículo de Reig fue publicado cuando la escuela biogeográfica estadounidense (la corriente holarcticista) dominaba el panorama mundial de esta ciencia y no aceptaba la existencia de grupos mayores originados en los continentes del sur y fragmentados por la deriva continental. El término "corriente holarcticista" es recuperado por Halffter (1974) y utilizado por él en éste y otros trabajos posteriores. En los últimos años, con la crítica a las corrientes dispersalistas, el término ha sido usado por varios autores como Jorge Llorente Bousquets y Mario Zunino.
- iii Un análisis amplio y detallado de las relaciones especie-espacio-tiempo se encuentra en Morrone (2001b).
- iv Dos regiones biogeográficas pueden estar separadas por una zona de transición o por una de sustracción. En el primer caso, algu-

nos de los elementos de cada una de las regiones avanza más o menos profundamente sobre el territorio de la otra, de donde procede la zona de transición de composición mixta. En el segundo caso (sustracción), las dos regiones están separadas por una barrera biogeográfica (desierto, altas montañas) que crea una franja de "vacío" biológico, pobre en especies (véase Darlington 1957,<sup>[46]</sup> Halffter 1964, 1987).

v Para la descripción y el análisis detallado de la Zona de Transición Mexicana, véase Halffter (1964, 1976 y 1987).

vi Juan J. Morrone (2001a) es autor de la más reciente revisión de la división en regiones, subregiones y provincias de América Latina y el Caribe. A diferencia de lo que ocurre con la mayor parte de los autores, las unidades que propone Morrone se basan tanto en plantas como en animales. Propone tres regiones, ocho subregiones y 70 provincias. El planteamiento seguido por Morrone es innovario. Incorpora el análisis histórico a la división en unidades. Para ello emplea tres métodos de análisis: la detección de trazos individuales (análisis panbiogeográfico), el análisis de parsimonia de endemismos y las aproximaciones de la biogeografía cladista.

El aspecto más llamativo de la clasificación de Morrone es la separación del oeste de América del Sur como región Andina. El libro de Morrone incluye una bibliografía muy completa sobre estudios biogeográficos relativos a América Latina y el Caribe.

En lo que se refiere a las unidades biogeográficas en que se ha dividido México, el lector encontrará información muy reciente, así como una revisión histórica, en Espinosa Organista *et al.* (2000) y en Morrone *et al.* (2002). (Este último trabajo está prepa-

rado con las mismas características que el antes mencionado de Morrone, 2001b.)

La obra de síntesis más reciente sobre biogeografía y diversidad biótica de México es el libro de Ramamoorthy *et al.* (1993). En ese libro encontrará el lector capítulos sobre la geología, los factores biogeográficos históricos, la diversidad y origen de las fanerógamas, así como estudios detallados sobre distintos grupos de plantas y animales. Para un análisis de síntesis de la distribución de los artrópodos en México, véase Llorente Bousquets (1996).

**vii** En relación con la biogeografía y la composición de la flora de México, son básicas las excelentes contribuciones de Jerzy Rzedowski (1983, 1993 y 1996).

**viii** En relación con la división en unidades florísticas de América Latina y el Caribe, véase Morrone (2001a). Para las unidades florísticas de México, véase Rzedowski (1983) y Morrone *et al.* (2002).

**ix** Para Halffter (en los trabajos referidos en el texto principal), patrón de distribución y patrón de dispersión son términos usados en distintos momentos para expresar lo mismo. El término correcto es patrón de distribución.

**x** Véase *supra*, nota v.

**xi** En la Península de Baja California el clima mediterráneo sólo se encuentra en la parte noroeste.

**xii** Bajo la coordinación editorial de Ramón Folch y Josep M. Camarasa se ha publicado *Biosfera*. Esta enciclopedia monumental en 11 volúmenes revisa los distintos biomas de la Tierra, su composición y el efecto de los seres humanos sobre ellos. Publicada originalmente en catalán por la Fundació Enciclopèdia Catalana (Barcelona) de 1993 a 1998, ha sido traducida y publicada en inglés por The Gale Group (Farmington Hills, Michigan).

**xiii** La definición dada por los autores de ecosistema es la que generalmente se asigna a *comunidad*. Ecosistema es la comunidad biótica más la matriz física: suelo, agua, en que se encuentra.

**xiv** En América Latina se suele reservar el término de *selva* para los bosques tropicales a los que algunos autores llaman así: bosques tropicales perennifolios, caducifolios, etc. Una interesante recopilación de términos

usados en América Latina para distintas comunidades se encuentra en O. Huber y R. Riina, "Glosario fitoecológico de las Américas", en M. Aguilar *et al.* (coords.) (1997), *América del Sur: Países hispanoparlantes*, vol. 1, UNESCO y Fundación Instituto Botánico de Venezuela, 500 pp.

**xv** Su equivalente en el ambiente marino serían los arrecifes de coral.

**xvi** A causa de drenaje insuficiente las extensas depresiones al oriente de los Andes están cubiertas por sabanas, atravesadas por bosques en galería. Son los Llanos de Venezuela y Colombia, los Llanos de Mojós y de la parte norte del Pantanal en Brasil, Bolivia y Argentina. El origen y caracterización de las sabanas es tema de debate, pues son varias las causas que pueden intervenir. Véase *Biosfera: Sabanes*, Enciclopèdia Catalana, Barcelona, 1995, vol. 3.

**xvii** Una notable excepción a la pobreza en especies de las zonas áridas es la región de Tehuacán-Cuicatlán en el centro-sur de México (estados de Puebla y Oaxaca). Esta región contiene una gran variedad de plantas, excepcional en algunas familias como las cactáceas.

**xviii** En castellano el término inglés *fitness* ha sido reemplazado por "adecuación darwiniana"; sin embargo, el uso del término inglés es cada vez más común en escritos de evolución y comportamiento.

**xix** Los escarabajos coprófagos *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius* son excelentes ejemplos de invasión de nuevos territorios. Originarios de los trópicos del Viejo Mundo, fueron introducidos en California y Texas a finales de la década de 1970. Su introducción fue realizada por el Departamento de Agricultura de Estados Unidos para favorecer la desintegración del estiércol y reducir así los problemas que representa para el desarrollo de los pastizales y como medio de cría de moscas. Estas especies han tenido una rápida expansión en Estados Unidos y gradualmente han ido avanzando hacia el sur. En 1997 *E. intermedius* llegaba al centro de México, con líneas de invasión en la Península de Baja California, el Litoral Pacífico, el Litoral del Golfo y penetraciones en los Altiplanos. *D. gazella* llegó a Guatemala en 1987. Más tarde se ha señalado su presencia en América del Sur.

En localidades cuya fauna de escarabajos estaba bien estudiada, se ha visto que las especies invasoras no provocaron la extinción de especies autóctonas. Simplemente ocuparon nichos (el estiércol vacuno en lugares insólidos) que no estaban saturados. Para más información sobre esta muy estudiada invasión, véase Barbero y López Guerrero (1992), Kohimann (1994) y un análisis de síntesis (hasta 1997) en Montes de Oca y Halffter (1998).

**xx** Información muy completa y actual sobre las extinciones del Holoceno y sus posibles causas se encuentra en P.S. Martin, y R.G. Klein (coords.) (1984), *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, The University of Arizona Press, Tucson.

**xxi** Varios estudios de campo (por ejemplo, Arellano y Halffter, 2002) no confirman estas conclusiones. Uno de los puntos más discutibles del razonamiento que comentamos es la consideración de que cada área de selva está habitada por un conjunto de organismos exclusivo. En congruencia con este razonamiento, la destrucción de esta área implica la pérdida de tales especies. Esto no es forzosamente así. Una especie

puede estar en distintas áreas de una comunidad, por lo que su desaparición puntual no equivale a extinción.

**xxii** Los volúmenes 1 y 2 de *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México* (Llorente Bousquets *et al.*, 1996; Llorente Bousquets *et al.*, 2000) contienen 69 capítulos en los que se revisa la diversidad y la distribución geográfica de otros tantos grupos de Onychophora, Arachnidae, Crustacea e Insecta, además de siete capítulos generales sobre aspectos de la biogeografía de México o temas afines.

**xxiii** En relación con el desarrollo de la biogeografía histórica después de Darwin y Wallace, véase Bueno Hernández y Llorente Bousquets (2000).

**xxiv** Véase Bueno Hernández y Llorente Bousquets (1991).

**xxv** Un libro reciente sobre el tema es *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, de Espinosa Organista y Llorente Bousquets (1993).

**xxvi** Sobre el desarrollo y recepción de las ideas de Léon Croizat en varios grupos científicos del mundo, véase un amplio análisis en Llorente Bousquets *et al.* (2000).

## Bibliografía citada por el revisor técnico

- ARELLANO, L., y G. HALFFTER (2002), "La diversidad gamma de un paisaje: su condición tanto derivada como determinante de las diversidades alfa y beta. Análisis de tres ejemplos tropicales", *Acta Zoológica Mexicana*.
- BARBERO, E., y Y. LÓPEZ GUERRERO (1992), "Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius 1787) in the New World (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)", *Tropical Zoology*, 5: 115-120.
- BUENO HERNÁNDEZ, A., y J. LLORENTE BOUSQUETS (1991), "El centro de origen en la biogeografía: Historia de un concepto", en J. LLORENTE BOUSQUETS (coord.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*, UNAM, México, pp. 1-33.
- BUENO HERNÁNDEZ, A., y J. LLORENTE BOUSQUETS (2000), "Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos", *Caldasia*, 22 (2): 161-184.
- ESPINOSA ORGANISTA, D., y J. LLORENTE BOUSQUETS (1993), *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, UNAM, México, 133 pp.
- ESPINOSA ORGANISTA, D., J.J. MORRONE, C. AGUILAR ZÚÑIGA y J. LLORENTE BOUSQUETS (2000), "Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas", en J. LLORENTE BOUSQUETS, E. GONZÁLEZ SORIANO y N. PAPAVERO (coords.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, UNAM, México, vol. 2, pp. 61-94.
- HALFFTER, G. (1964), "La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución", *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- HALFFTER, G. (1974), "Éléments anciens de l'Entomofauna Néotropical: ses implications biogéographiques", *Questiones entomologicae*, 10: 223-262.
- HALFFTER, G. (1976), "Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica", *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- HALFFTER, G. (1987), "Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America", *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- KOHIMANN, B. (1994), "A preliminary study of the invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)", *Acta Zoológica Mexicana*, 61: 35-42.
- LLORENTE BOUSQUETS, J. (1996), "Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque?", en J. LLORENTE BOUSQUETS, A. GARCÍA ALDRETE y E. GONZÁLEZ SORIANO, *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de sus conocimientos*, UNAM, México, vol. 1, pp. 41-56.
- LLORENTE BOUSQUETS, J., J.J. MORRONE, A. BUENO HERNÁNDEZ, R. PÉREZ HERNÁNDEZ, A. VILORIA y D. ESPINOSA ORGANISTA (2000), "Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat", *Revista Academia Colombiana de Ciencias*, 24: 549-577.
- MONTES DE OCA, E., y G. HALFFTER (1998), "Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States", *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 33: 37-45.
- MORRONE, J.J. (2001a), *Biogeografía de América Latina y el Caribe*, Manuales & Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, vol. 3, 148 pp.
- MORRONE, J.J. (2001b), *Sistemática, biogeografía, evolución: los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*, Facultad de Ciencias-UNAM, México, 123 pp.
- MORRONE, J.J., D. ESPINOSA ORGANISTA y J. LLORENTE BOUSQUETS (2002), "Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies", *Acta Zoológica Mexicana*.

- PAPAVERO, N., D. MARTINS TEIXEIRA y J. LLORENTE BOUSQUETS (1997), *História da Biogeografia no período pré-evolutivo*, Pléiade-FAPESP, São Paulo, 258 pp.
- RAMAMOORTHY, T.P., R. BYE, A. LOT y J. FA (coords.) (1993), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, Oxford University Press, Nueva York, 812 pp.
- REIG, O. (1968), "Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud", en CL. DELAMARE DEBOUTVILLE y E. RAPOPORT (coords.), *Biologie de l'Amérique Australe*, Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, París, vol. 4, pp. 215-260.
- RZEDOWSKI, J. (1983), *Vegetación de México* (segunda reimpresión), Editorial Limusa, México, 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. (1993), "Diversity and Origins of the Phanerogamic Flora of Mexico", en T.P. RAMAMOORTHY *et al.* (coords.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, Oxford University Press, Nueva York, pp. 129-144.
- RZEDOWSKI, J. (1996), "Diversidad y orígenes de la flora fanerógama de México", en J. LLORENTE BOUSQUETS *et al.* (coords.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos: hacia una síntesis de su conocimiento*, UNAM, México, vol. 1, pp. 27-40.
- A. m. scutellata* (véase abeja melífera africana) 209, 210, 225, 231, 237, 244, 247, 248, 254, 292
- abedul(es), 79, 104, 106, 108, 144, 233
- abeja:
- europea, 196
  - melífera (*Apis mellifera*), 129
  - africana (*A. m. scutellata*), 129
- abeto(s), 85, 86, 106
- Abies*, 106, 109, 190
- *A. nebrodensis*, 85
- abismos pelágicos, 198
- Abü 'Ali al-Husayn ibn Sinä (Avicena), 6
- Abü al-Rayhan Mohammed ben Ahmad al-Biruni, 6, 12
- abundancia, 48, 48, 55, 55, 115
- acacia(s), 99
- *Acacia*, 104
- ácaros (véase insectos)
- acebo(s), 103
- aciborica amarga, 86, 125
- acipenséridos (esturiones), 207
- Acosta, J. de, 6, 7
- acritarquio(s), 220
- actualismo biológico, 275n
- Adán, 7
- Adansonia*, 99
- Adeano, 219
- adelphotaxa, 27, 299, 307
- adelphotaxón, 27
- Adesmia*, 103/104
- Adiantum capillus-veneris*, 86
- ADN, 78, 97, 130, 136, 140, 192
- análisis del (véase análisis)
  - estudios del, 188
  - hibridación del, 295
  - mitocondrial, 17, 115, 132, 159, 193, 295
  - nuclear, 132, 193
  - secuencias de, 170, 170n
- Adonis* spp., 191
- Adriático (véase mares)
- aerobionte(s), 170
- aeroplancton (véase plancton)
- áfido(s), 125, 144
- África, 65, 68, 73, 74, 79, 82, 93, 95, 96, 97, 98, 99, 104, 129, 133, 140, 156, 158, 168, 173, 188, 190, 191, 193, 194, 195, 199, 205, 207, 208,
- 209, 210, 225, 231, 237, 244, 247, 248, 254, 292
- Central, 168, 177, 206
  - del Norte, 79, 127
  - del Sur, 90, 97, 101, 103, 104, 116, 119, 124, 126, 173, 176, 178, 203, 209, 214, 220, 233, 243, 246, 247, 261
  - Occidental, 133, 133, 180, 206
  - Oriental, 74, 124, 129, 129, 133, 133, 215, 204, 233
- Afrotheria, 188
- agámido(s), 101
- Agathis*, 190
- agotamiento (véase zonas)
- agregación (véase anidamiento)
- agricultura, 197
- Agrostemma githago*, 191
- aguas:
- internas, 94n
  - meteóricas, 95
- aguaruma 191
- águila(s), 97
- agurí(es), 151
- aizoácea(s), 80, 82
- ajeno, 196
- ajo(s), 77, 190
- alacrán(es), 95, 178, 213
- álamo(s), 104, 106, 125
- Alaska, 52, 82, 106, 236, 251, 253
- albahaca, 190
- Albania, 204, 211, 231
- albaricoque o chabacano, 190
- alcachofa(s), 191
- alcaloide(s), 78
- alcanfor, 191
- alcatraz(ces), ave(s), 101, 122
- alce(s), 107
- alcornoque(s), 103
- alélicas, frecuencias, 295
- alelopatría, 264
- alelopátrico, 264
- Alemania, 76, 172n
- alerce(s), 106
- alevín(es), 209
- alfalfa, 190
- alfombra rodante oceánica, 236, 236, 237
- alga(s), 96, 200, 202, 227
- calcáreas, 218
  - de agua dulce, 201
  - marinas, 139
  - rojas, 80
  - verdes (*Pleurococcus*, *Scenedesmus*), 80, 123, 179
- algarrobo(s), 85, 103, 191
- algodón, 125, 191, 197
- algoritmo de estimación de los valores puntuales, 293
- alholva, 191
- aliso(s), 79, 106
- Allolobophora caliginosa* (véase Lumbricidae)
- Alma* (véase oligoquetos)
- almendro, 190
- Aloe*, 80
- alondra(s), 69
- alopatría, 23, 172, 250, 264, 299
- alopoliploidía, 24, 299
- Alosa* (véase clupeidos)
- Alpes (véase sistemas montañosos)
- Altiplano Mexicano (véase México)
- altramuz(ces), 190
- Álvarez, L.W., y colaboradores, 138, 139
- amapola(s), 77
- blanca, 251
  - del opio, 190, 191
  - eurasiática(s), 125
  - *Papaver*, 125
  - *P. alpinum*, 252
  - *P. australis*, 125
  - *P. rhoeas*, 115, 191
- Amaranthus* spp., 191
- Amazonas (véase cuencas o ríos)
- Amazonia:
- Alta, 116
  - Central, 98
- ambiental:
- cambio, 113
  - continuidad, 120
  - discontinuidad, 120
  - estrés, 109, 110
- ambiente(s), 108/109
- abisal, 118, 199
  - anisótropo, 121
  - hiporreico, 211

- nerítico, 199
- subterráneo, 210, 211, 212, 213, 214, 215
- superficial (mss o uhz), 210, 211, 212
- "ambigüedad biogeográfica", 67
- Amblyopsis*, 213
- Ameghino, F., 13, 195
- Anerasia, 69
- América, 6, 82, 96, 104, 133, 140, 158, 180, 190, 192, 194, 195, 196, 279
- Central, 69, 89, 129, 166, 173, 190, 194, 208, 230, 249, 254
- del Norte, 13, 53, 56, 57, 57, 68, 69, 75, 76, 79, 86, 89, 101, 106, 127, 129, 130, 130, 140, 141, 168, 172n, 175, 190, 197, 201, 204, 208, 209, 223, 223n, 225, 228, 229, 229, 230, 232, 233, 248, 249, 251, 254
- boreal, 292
- este de, 244
- oeste de, 244
- del Sur (o Meridional), 13, 57, 69, 71, 74, 76, 82, 93, 98, 99, 101, 107, 126, 129, 132, 133, 168, 171, 173, 174, 188, 190, 196, 198, 203, 209, 217, 225, 230, 233, 242, 246, 247, 248, 249, 254, 259, 292
- colonización de, 254
- provincias biogeográficas de, 72
- ecuatorial, 14
- Amia*, 206
- Ammannia auriculata*, 191
- Amoeba* (véase protozoarios)
- amonite(s), 113, 135
- Amphionthophagus*, 84
- Amyntas* (véase especies peregrinas)
- Anagallis arvensis*, 191
- anagénesis, 24, 25, 27, 59, 59n, 277, 299
- especiación por, 24
- análisis:
  - biogeográfico, 65, 215, 263, 284
  - de fauna subterránea, 215
  - histórico, 281
  - cladista, 241, 268, 269, 295
  - comparativo, 65, 117
  - de agregados (véase de clusters)
  - de clusters, 275, 275, 288
  - de los caracteres, 27
  - de los componentes, 268, 269, 292, 293
  - de trazos, 280
  - de Zonas de Transición, 279
  - del ADN, 160, 163, 193
  - del consenso, 269
  - filogenético, 259, 281, 284
  - paleográfico, 284
  - panbiogeográfico, 274
- Anastatica* (véase mata rodante)
- Anatolia, 86, 101, 190
- Anchitea (véase islas)
- Andes (véase sistemas montañosos)
- Andrias*:
  - *A. davidi*, 69
  - *A. japonicus*, 69
- anélido(s), 126, 128, 172, 202, 204n, 214
- marinos, 202
- anémona(s), 79
- anfibio(s), 57, 74, 75, 98, 142, 164, 213, 220, 227, 271, 295
- anuros Melanobarrachini, 70, 73
- labirintodóntidos, 136
- pletodóntidos, 230
- urodelos, 69, 69, 172
- anfípodo(s), 177, 177, 204, 213
- Angara, 224, 247
- Angaria, tierra firme del Cretácico, 15
- angiosperma(s), 146, 220, 190, 191, 200, 227, 233, 244, 244
- anguila(s), 207
- *Anguilla*, 207
- eléctrica (*Electrophorus electricus*), 209
- anidamiento, o agregación (nesting), 154, 155
- animal(es):
  - acuáticos, 205
  - bentónicos, 126, 171, 172
  - plantónicos, 126
  - pluricelulares, 220
  - sedentarios, 171
- Animalia, 166
- anisotropía, 122, 259, 272, 299, 300, 301, 303, 305
- de la superficie terrestre, 245
- de los espacios naturales, 119, 120, 121, 149
- del medio, 49, 59, 66
- fisiográfica máxima, 272
- negativa, 278, 279
- Anisozyoptera, 180
- Anodonta* (véase bivalvos)
- anoftalmia, 213
- Ansichten der Natur* (véase Humboldt)
- Antártida, 71, 75, 79, 80, 125, 165, 225, 234, 259, 261
- anterismo, 29
- Anthus antarcticus*, 75
- Antigüedad, 110, 254
- Antillas Mayores y Menores (véase islas)
- antílope(s), 73, 99, 230
- *Saiga*, 102, 195
- Apalaches (véase sistemas montañosos)
- apareamiento entre individuos consanguíneos (véase consanguinidad)
- Apeninos (véase sistemas montañosos)
- aphodiino, 212n
- Aphodius fimetarius* (véase coleópteros coprófilos)
- Aphroteniinae, 260
- apio, 191
- Apis mellifera* (véase abeja melífera)
- apocoría, 258, 299, 305
- apomorfía, 27, 30, 32, 258, 299, 305
- apomorfo(s) (véase también carácter,
- estado del), 299
- apterismo, 27, 162
- Apulia, 201, 210, 215
- Arabia, 248
- arácnido(s), 98, 178, 179, 213
- araliácea(s), 79
- arándano(s), 77, 107
- Araneidae, 179
- araña(s), 109, 124, 125, 178, 179, 205, 213
- *Eustala*, 153
- *Gasteracantha*, 153, 153
- población de, 148
- Ararat (véase sistemas montañosos)
- araucanos, 107
- Araucaria*, 107
- árbol(es), 33, 77, 109, 299, 303
- de la goma, 191
- de máxima propincuidad, 87, 87, 88
- de tendido mínimo (*minimum spanning tree*), 280, 281, 282
- de Steiner, 280, 282, 283, 283, 299, 300, 306
- modificado, 282
- dimensión fractal de los, 33, 34, 35, 36, 50
- enanos, 108
- gigantes, 97
- teoría de los (véase teoría)
- arbórea(s), 77, 108
- arbusto(s), 77, 86, 103, 104
- Arbutus unedo*, 238, 239
- arca biogeográfica, 299, 305
- Arcaico, 219
- arce (véase frutas aladas)
- Archaeobacteria, 166
- Archaeopteryx*, 227
- Archaeothyris*, 227
- Archaeozoa, 166
- Archiafrica*, 14
- Archiatlantia*, 14
- Archiboreis*, 14
- Archibrasil*, 14
- Archiguiana*, 14
- Archihelenis*, 14
- Archinotis*, 14, 75
- archipiélago(s), 85, 154
- de Bismarck, 156, 156
- de Garda, 127
- de la Sonda, 74, 161, 162, 246
- del Pacífico, 71
- oceánicos, 197
- Archiplata*, 14
- arcosauria(o)s, 40, 43
- arcosauromorfo(s), 43
- ardilla(s), 102, 106
- voladoras, 96
- área(s):
  - de distribución, 1, 2, 8, 17, 22, 23, 24, 43, 47, 50, 59, 61, 62, 62, 63, 64, 66, 82, 84, 116, 116, 118, 140, 143, 154, 160, 167, 168, 169, 173, 190, 191, 197, 214, 233, 239, 239,

- 240, 242, 244, 262, 263, 266, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 281, 282, 283, 284, 288, 289, 299, 300, 301, 303, 304, 306, 307
- causa ecológica de la expansión de las, 174
- centroides, 282n
- concepto de, 88
- de dos especies gufa, 91
- de *Gordiodrilus*, 173
- de los geotrópidos, 245,
- del *H. sapiens*, 192
- del inonophylum, 58, 59
- disyunciones de las, 172
- específica, dinámica del, 50
- frontera de, 60, 62, 64
- historia de, 281
- modificaciones del, 50
- naturaleza de, 217
- restringidas, 113
- y extrinción, 140
- de endemismo, 264, 264
- de grupos supraespecíficos, 58, 59
- de influencia (o proximidad), 295
- de refugio, 251, 251
- de reproducción, 122
- de superposición, 279
- estructura de, 62
- específica, 45, 46, 47, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58
- formas de, 62
- fronteras de, 62
- mediterránea, 243
- neoinforante(s), 46
- semaforante(s), 46
- tamaño de, 62
- areografía, 82
- areográfico(s), método(s), 47, 48, 48, 49, 62
- Argelia, 77, 78, 84
- Argentina, 95, 97, 101, 178, 196
- argiolágrado(s), 75
- Ariples*, 196
- Aristóteles, 6
- Arizonoidea, 180
- Arizona, 100, 148, 255
- Armadillidae, 178
- armadillo(s), 71, 76, 95, 151
- Armenia, 190
- arqueofitas, 191
- Arquiplatea, 14, 248
- arrayán(es), 103
- atrecife(s), 165
- arrendajo(s), 106
- arroz, 78, 86, 133, 198
- arrozal, 191.
- Artemisa*, 244
- artiodáctilo(s), 142
- artrópodo(s), 69, 97, 101, 104, 213, 220
- arborícolas, 153
- marinos, 134
- arveja (véase guisante)
- Asbestopluma*, 166
- Ascensión (véase islas)
- asélido(s), 178
- Asellidae (véase crustáceos)
- asfodelácea(s), 80
- Asia, 13, 14, 74, 95, 140, 168, 170, 174, 190, 191, 194, 198, 229, 230, 232, 233, 279
- boreal, 292
- Central, 100, 176, 192, 198, 224, 245
- soviética, 86, 180
- Continental, 68
- Occidental, 104
- Oriental, 57, 104, 133, 244, 244
- sur de, 79, 209
- sureste de, 79, 97, 156, 162, 225
- asilos (véase teoría)
- Aspalathus*, 104
- Asplanchna girardi*, 168, 169
- Astacidae, 69, 209
- astácido(s), 214
- Astacoidea (véase camarones)
- asterácea(s), 132
- Asterionella formosa* (véase diatomeas)
- asteroide(s), 138, 139
- Astragalus*, 103
- astrapoterio(s), 75
- aterínido(s), 207
- *Atberima*, 207
- Atherton Plateau, 267
- Atlántico (véase océano)
- Atlántida, 6
- Atta mexicana*, 115
- Atya* (véase crustáceos)
- Auckland, 71
- Australia, 74, 75, 82, 90, 95, 99, 101, 102, 103, 104, 116, 125, 133, 133, 134, 142, 168, 175, 178, 179, 190, 192, 195, 196, 201, 203, 209, 210, 206, 225, 233, 246, 247, 254, 259, 261, 262
- Occidental, 220
- Oriental, 224
- Austria, 77
- antapomorfía, 28, 42, 268, 299
- autóctono/a(s), 300
- autosemejanza(s), 34
- ave(s), 26, 27, 41, 42, 43, 71, 74, 96, 97, 98, 99, 101, 104, 105, 105, 107, 108, 109, 128, 134, 139, 142, 145, 164, 167, 175, 213, 248
- ápteras, 162
- carnívoras, 161
- carroñeras, 262
- del Neotrópico, 71, 73
- del paraíso, 75
- distribución, 250
- endémicas, 75, 140, 163
- frugívoras, 79
- gigantismo de las, 161, 162
- lira, 71, 75
- migratorias, 45, 133, 174
- nidificadoras, 152, 152
- no voladoras, 162
- rapaces, 162
- rapaces nocturnas, 69, 106
- semínvoras, 79
- terrestres, 147
- avellano(s), 79, 233, 286
- avena, 78, 191
- común (véase monocotiledóneas)
- avestruz(ces), 100
- americanas, 71
- Avicena (véase Abū 'Alī al-Husayn ibn Sinā)
- Avogadro, número de, 144
- Ax, P., 21, 27, 30, 32
- Azolla*, 132
- Azores (véase islas)
- aztecas, 194
- Aztlán, 194
- azúcar(es), 79
- caña de, 78, 191
- azufre, isótopos del, 136
- Babel, Torre de, 5
- bacteria(s), 94, 95, 97, 102, 117, 124, 144, 165, 195, 212, 213
- Baer, K.E. von, 30
- Babamas (véase islas)
- Bahrein, 237
- Baikal (véase lagos)
- Baja California (véase península)
- Balcanes (véase sistemas montañosos)
- Baleares (véase islas)
- Balkanoniscus*, 178
- Ball, G.F., 274
- ballooning, 125, 178
- bananero (*Coereba faveola*), 154
- baobab, 99
- Barbados, 69
- Barbus binotatus*, 115
- baricentro(s), 59, 62, 63, 63, 244, 282, 283
- de las áreas de distribución, 62
- barrera(s), 61, 74, 82, 122, 203, 233, 248, 251, 266, 267, 278, 299, 300, 301
- absorbentes, 121
- biogeográficas, 203, 224, 259
- climáticas, 270/271
- concepto de, 121, 122, 123, 124
- de alta efectividad, 273n
- geográficas, 21, 270/271
- infranqueables, 121, 124
- marinas, 122, 131, 206, 261
- montañosas, 100
- Pacífica Oriental, 67, 131, 131, 132
- porosidad de la, 121
- térmicas, 199
- terrestres, 123, 124
- barro colorado (véase suelos)
- baseline (véase línea de base)
- Bathysciinae, 212
- batracio(s), 57, 73, 174

- Beagle, bergantín, 12  
 Beebe, W., 33, 217  
 Bélgica, 214  
 Bengasi, 211  
 bentos marino, 137  
 berenjena(s), 190  
 Bering:  
 - estrecho de, 57, 69, 230, 246, 254  
 - mar de, 36, 82  
 Beringia, 192, 229, 229, 251, 292  
 Berlín, 126  
*Betula glandulosa*, 289  
*Bias musicus*, 124, 124  
 Biber (véase glaciaciones)  
*Bilharzia* (véase parásitos hepáticos)  
 Bintje (véase papa)  
 biodiversidad, 52, 55, 56, 57, 76, 97, 103, 104, 108, 109, 110, 111, 113, 115, 116, 117, 141, 169, 204, 214, 297, 300  
 biodiversidad y, 111  
 - cálculo de la, 110  
 - conservación de la, 117  
 - de las aguas dulces, 204, 205, 206, 207, 208, 209  
 - factores reguladores de la, 114  
 - incremento de, 110, 115  
 - interpoblacional, 111  
 - intraespecífica, 111  
 - reducción de, 110  
 bioespeleología, 215  
 biogeografía, 2, 3, 5, 8, 12, 13, 14, 15, 33, 49, 59, 65, 66, 68, 74, 94, 114, 140, 171, 173, 178, 197, 241, 247, 295, 297  
 - causa(s) en la, 174  
 - cladovariacionista, 291  
 - de las aguas dulces, 200, 201, 202, 203, 209  
 - de los peces de agua dulce, 209  
 - dinámica, 127, 274, 274n, 275, 276  
 - dispersionista, 272  
 - ecológica (véase ecobiogeografía)  
 - enfoque causal de la, 3, 93  
 - enfoque sistemático descriptivo de la, 2, 65  
 - estadística, 247, 248  
 - evolucionista, 56, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 261, 273  
 - experimental, 150, 151  
 - fenética, 242, 274, 275, 276  
 - filogenética, 241, 242, 257, 258, 258, 259, 260, 261  
 - histórica, 57, 59, 62, 76, 88, 93, 194, 217, 218, 241, 242, 247, 263, 268, 274, 275, 277  
 - humana, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197  
 - insular, 93, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 295, 297  
 - regional, 2, 74,  
 - metodología, 281  
 - predarwiniana, 7, 8, 9, 12  
 - teórica, 281  
 - vicariacionista, 241, 242, 247, 254, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 273, 280  
 - y concepto de especie, 17, 18, 19, 20, 278  
 - y evolución cultural, 193, 194  
 biología molecular, 295  
 - técnicas, 295  
 bioma(s), 80, 90, 93, 94, 94, 96, 97, 101, 104, 106, 107, 152, 300  
 - boscosos, 99  
 - de agua dulce, 205  
 - de alta montaña, 106  
 - hídrico, 95, 97  
 - marino, 108  
 - mediterráneo, 90, 103  
 biomasa, 97, 165, 166  
 - animal, 95, 98, 105, 105  
 - producción de, 110  
 - vegetal, 104, 105, 105, 106, 108  
 biosfera, 8, 15, 17, 66, 93, 94, 118, 135, 137, 166, 199, 217, 219, 246, 280, 300  
 biota(s), 13, 60, 66, 68, 70, 71, 80, 84, 85, 88, 89, 90, 91, 112, 142, 153, 195, 198, 212n, 245, 253, 267, 270, 273, 278, 279, 280, 284, 289, 290, 300  
 - alocrónicas, 273  
 - ancestrales, 273  
 - australiana, 75, 267  
 - de agua dulce, 204, 205, 206, 207, 208, 209  
 - de montaña, 106  
 - de tierra firme, 261  
 - fragmentación de las, 241  
 - gondwánicas, 74, 249  
 - híbridadas, 273  
 - insular, 157, 160, 161, 162, 163  
 - marina, 101, 204, 224  
 - modelos dinámicos (véase modelos)  
 - modernas, 140  
 - neártica, 249  
 - neotropical, 249  
 - protección de, 158  
 - separadas por alguna barrera, 61  
 - terrestres, 224  
 birth-place (véase lugar de nacimiento, u origen)  
 Bismarck (véase archipiélagos)  
 bisonte(s), 69, 101, 161  
 bivalvo(s), 176, 199, 199, 204n, 231  
 - *Anodonta cygnaea*, 204  
 - de aguas dulces, 176  
 - *Egeria*, 200  
 - marinos, 176  
 Biwa (véase lagos)

- café, 191  
 Cain, S.A., 242  
 Calabria, 215, 230  
 Calhoun y Casby, 47, 48  
 calibration approach, 295  
 Calictridae, 71  
 California, 49, 63, 103, 104, 116, 124, 166, 176, 230  
 - sur de, 90  
*Calliptamus*, 99  
*Calluna vulgaris*, 86  
 CAM (véase *Crassulacean Acid Metabolism*)  
*Camarhynchus*, 243  
 camarón(es):  
 - de agua dulce, 209  
 - Astacoidea, 209,  
 - *Palaemonetes*, 200, 209  
 - *P. texanus*, 200  
 - *P. argentinus*, 200  
 - *P. turcorum*, 200  
 - *P. mesopotamicus*, 200  
 - *P. tonchinensis*, 200  
 - *P. sinensis*, 200  
 - *P. australis* (australiano), 200  
 - *Typhlocaris lethaea*, 211  
 Cambaridae, 209  
 cambio(s):  
 - circadiano, 110  
 - climáticos, 214, 232  
 - estacionales, 110  
 - gradual (véase hipótesis)  
 Cárpatos, 111, 114, 135, 136, 136, 207, 220, 221, 223, 235  
 camefitas, 77, 78  
 camélido(s), 71, 76  
 - andinos, 71  
 camello(s), 75, 194  
 Camerún, 95  
 camote(s), 77, 191  
 campanulácea(s), 164  
 campo cerrado, 99  
 Canadá, 82, 131, 146n, 178, 180, 198, 200, 237, 251  
 Canarias (véase islas)  
 cangrejo(s), 69  
 canguro(s), 75, 102, 262  
 cánido(s), 69, 99  
*Cantabroniscus*, 178  
 Cantor, fractal de, 33, 34, 35  
 cáñamo, 133  
 capibara(s), 71, 75  
*Capra*, 234  
 Caprellidea, 177  
*Capsella*, 196  
 - *C. bursa-pastoris*, 86  
 captación fluvial, 203, 203  
*Captotermes*, 99  
 caqui, 191  
 carábidos (véase coleópteros)  
*Carabodes minusculus*, 179  
 Caraboidea (véase coleópteros)  
 carácido(s), 206, 209  
 - *Servasalmus* (piraña), 209  
 caracol(es), 95, 203  
 - acuático, 141  
 - terrestre (*Cepaea nemoralis*), 123, 156, 167, 176  
 carácter, estado del, 27, 300, 302, 303, 305  
 - apomorfo, 27, 40, 300, 265, 303, 306  
 - morfológicos, 7  
 - plesiomorfo, 300, 303, 306  
 Carbonífero, 111, 114, 135, 173, 180, 210, 221, 224, 227, 235  
 cardo, 196  
 - *Cirsium neomexicanum*, 148  
*Carex*, 103, 107, 233  
 - *C. globularis*, 288  
 Caribe, 142, 154, 232  
 cariofilácea(s), 79, 244  
 - compuesta, 244  
 cariotipo(s), 189, 234  
 carnívoro(s), 69, 74, 75, 99, 113, 158, 213, 230  
 - grandes, 160  
 carpa(s), 209  
 - *Cyprinus carpio*, 209  
 Cárpatos (véase sistemas montañosos)  
 Carpentaria (véase golfos)  
 carpintero(s), 106, 107  
 - tridáctilo, 237  
 Cenozoico, 69, 85, 111, 114, 132, 135, 177, 204, 209, 210, 212, 214, 215, 220, 221, 225, 228, 228, 229, 232, 248, 249, 255  
*Centaurea cyanus*, 191  
 centeno, 78, 194  
 "Centers of origin and related concepts" (véase Croizat)  
 centro(s):  
 - ancestrales de radiación, 272  
 - de Asia sudoccidental, 190  
 - de Asia sudoriental, 190  
 - de diferenciación, 5  
 - de dispersión, 5, 56, 272  
 - de diversidad, 198  
 - no centros, 198  
 - de masa, 271, 272, 274, 300  
 - de origen, 5, 6, 7, 13, 14, 198, 242, 243, 244, 245, 263, 278  
 - de un grupo supraespecífico, 242, 244  
 - de origen-dispersión, 6, 13, 14, 93, 241, 242, 270, 277  
 - etíope-yemenita, 191  
 - europeo-atlántico, 191  
 - guineo-congolés y de África Central, 191  
 - indomalayo, 191  
 - Internacional de Monitoreo para la Conservación (World Conservation Monitoring Centre, wcmc), 141  
 - méxico-andino, 191  
 - montano-mediterráneo, 191  
 - orinoco-amazónico, 191

- singular de creación, 12, 14
- centropómidos *Lates niloticus*, 140, 141
- Cepaea nemoralis* (véase caracol terrestre)
- cerambícido(s), 97
- Ceratium* (véase dinoflagelados)
- Ceratonía siliqua*, 85
- cercopiteco(s), 141
- Cerdeña (véase islas)
- cerdo(s), 134, 194
- eereal(es), 191.
- cerezo, 190
- Certhidea*, 243
- cérvido(s), 161
- Cervus elaphus*, 238
- Cetraria islandica*, 233
- cetáceo(s), 231
- chacal(es), 99
- Chagas, mal de, 99
- chaparral(es), 79, 90
- charrán(es), 101
- Chatton, 166
- chernozems*, 102
- Chiapas, 89
- chícharo (véase guisante)
- chichimecas, 194
- Chicxulub, 139
- Chile, 69, 80, 90, 100, 101, 104, 107, 116, 178, 191, 247
- chimpancé(s), 141, 170n, 193
- China, 62, 68, 79, 85, 102, 106, 137, 190, 192n, 194, 198, 204, 207, 224n
- Chiriquí, Panamá (véase sistemas montañosos)
- Chocó, 116
- Cholevidae, 212
- cholla (*Opuntia cholla*), 127
- Chondrocladia*, 166
- Christmas (véase islas)
- Chromista, 166
- chumbera(s), 86, 90
- cianobacteria(s), 123, 220
  - *Microcystis*, 123
  - *Oscillatoria*, 123
- cicadácea(s), 97, 190, 227
- cicadofita(s), 228
- Cichlidae, 159
- Cícladas (véase islas)
- clido(s), 115, 140, 158, 208, 209
- ciclostomo(s) (lampreas), 200, 202, 207
- ciervo enano, 161, 162, 164
- cilantro, 190
- Ciliata (véase protozoarios ciliados)
- cinodonte(s), 227
- ciperácea(s), 108, 132
- ciplópodo(s), 213
- ciprés, 86, 103
- ciprínido(s), 55, 206, 207
- ciprinodonte(s), 73
- ciprinodóntido(s), 205, 209
- Círculo Polar Ártico, 57, 78
- Cistus*, 85
- Citellus*, 102
- Ciudad del Cabo, 174
- cladismo, 27, 36, 41, 42, 277, 300, 302
- cladista (o filogenetista), escuela (véase escuelas)
- clado(s), 42, 149, 159, 300
- cladogénesis, 25, 31, 66, 115, 255, 259, 261, 269, 278, 282, 301, 303
- cladograma, 27, 31, 33, 37, 42, 43, 43, 59, 158, 159, 264, 273, 300, 304, 305, 306
  - construcción del, 31, 32, 33, 267, 267
  - de áreas, 265, 280, 293
    - robustas, 292
  - de área/especie, 293
  - de taxones, 280, 290, 293
  - radicado, 30, 271, 305
  - reducción, 267, 268
  - taxonómico geográfico, 159, 160, 264
- Cladonia rangiferina*, 108
- cladovicariacismo, 290
- clase(s), 26, 42, 66, 303
  - de área de distribución (véase categoría corológica)
  - de objetos, 301
- clasificación:
  - ecológica, 115
  - zoogeográfica, 66
- clavo, 191
- clima(s), 76
  - cálido, 77, 103, 160, 197, 228, 233, 237
  - cambios de, 101, 104, 140, 146
  - distribución geográfica de los, 78, 79
  - fresco, o frío, 77, 80, 102, 103, 106, 108, 197, 212, 233, 237
  - húmedos, 78, 103, 197, 250
  - mediterráneo, 80, 90
  - oceánico, 78, 190
  - seco, o árido, 77, 80, 90, 103
  - templado, 77, 80, 90
    - frío, 164
- Climate and Time, in Their Geological Relations* (véase Croll)
- climática:
  - estabilidad, 110
  - húmeda templado-tropical, 89
  - intertropical, 82
- cloud forest* (véase bosque de neblina)
- clupeido(s), 207
  - *Alosa*, 207
- clusters, 287, 288
  - análisis (véase análisis)
- cnidario, 204n
- Coarctadema coarctata* (véase nematodo bacteriófago)
- coat(es), 76
- cobayo(s), 75
- cobrído(s), 206, 207
- cobra de anteojos, 262, 263
- cobre, armas de, 194n
- coca, 191

- cociente de las pteridofitas (véase pteridofitas)
- coco, 191
- cocodrilo(s), 41, 43, 56, 57, 71, 139, 228
- cocolitofórido(s), 143, 143, 144, 218
  - *Emiliania huxleyi*, 144
  - planctónico(s), 80
- cocotero, 127
- codorniz(ces), 46
- coeficiente(s):
  - cuantitativos, 285, 286
  - de datos binarios, 285
  - de Dice/Sørensen, 285, 286
  - de Jaccard, 285
  - de similitud, 285, 287
- Coereba flaveola* (véase bananero)
- colémbolo(s), 64, 170, 212, 213
- coleóptero(s), 84, 101, 102, 109, 115, 128, 128, 197, 212, 213, 233, 245, 273n, 283
  - carábidos, 130, 130, 164, 212, 247, 254, 256, 257
    - ápteros, 64
    - cavernícolas, 215
    - epigeos, 215
    - *Niphargus*, 213
  - Caraboidea, 255
  - cavernícolas, 212
  - Coleoptera Sacarabaeidae, 74
  - coprófago, 240
  - coprófilo (*Aphodius fimetarius*), 128
  - *Digitonthophagus gazella*, 119
  - *Duvallius scarisoarne*, 211
  - escarabeidos 211n
  - estafilínido áptero *Micralymma marinum*, 127
  - *Geotrupes ibericus*, 64
  - geotrúpidos, 123, 123, 283
    - fósiles, 245
  - Geotrupidae, 281
  - geotrúpino *Haploerupes reddelli*, 205n
  - *Liatongus monstrosus*, 115
  - *Lyperobius huttoni*, 251, 253, 253
  - *Onthophagus*, 74, 84, 211n, 212
    - *O. albarracinus*, 64
    - *O. chevrolati*, 255
    - *O. hirtus*, 84
    - *O. melitaeus*, 84
    - *O. vespertilio*, 211n, 255
  - pseláfidos, 247
  - *Pseudanopthalmus*, 215
  - Scarabaeoidea coprófagos, 212n
  - sistemática de, 247
  - *Speonomus*, 213
  - subfósiles, 244, 245
  - xilófago(s), 97
- cólera, 195
- Colias*, 69
- colibrí(es), 96
- Colombia, 76
- Colón, Cristóbal, 194

- colonización, 202
  - animal, 112, 126, 132, 137, 166
  - de las aguas dulces, 210
  - de las aguas internas, 200, 201, 202, 203
  - de las aves, 164
  - de las islas, 146
  - de las tierras firmes, 227
  - del planeta, 174
    - fallida, 266
  - humana, 104, 134, 140
  - poder de la, 150
  - vegetal, 108, 116
  - velocidad de la, 146, 146
  - y extinción, 148, 149
- cólquico(s), 79
- colibrido(s), 55
- colúmbidos, 156
- colza, 191
- comadreja(s), 75
- combustibles fósiles, 199
- Comephorus* (véase peces)
- comino, 190
- Commiscuum*, 24
- comparaciones:
  - con un grupo externo, 30
  - ontogenéticas, 30
  - paleontológicas, 31
- Comparium*, 24
- compatibilidad, principio de (véase principio de congruencia)
- compensación material (véase principio darwiniano)
- competencia, 110
  - difundida, 153
  - exceso de, 76
  - interespecífica, 93, 112, 151, 153
  - y sobrevivencia, dinámica de, 143
- compuertas arbóreas, 163, 163
- comunidad(es), 93, 94, 301, 303, 305
- cóndor(es), 108
- conejo(s), 106, 194
- Confesiones* (véase San Agustín)
- Congo, 190
- congruencia, 290, 301
  - entre área y especie, 288, 289, 290, 291, 292, 293
  - principio de, 32, 33
  - método de, 267, 269
- conífera(s), 79, 103, 105, 106, 227, 228
- Cono Sur, 80, 101, 178
- conquista, 194
  - españoles 194
- consanguinidad (apareamiento entre individuos consanguíneos: *inbreeding*), 111, 158, 215
- consenso, 301
- conservación:
  - de la naturaleza, 151, 157, 158, 159, 160
  - política de, 158
- Consolida regalis*, 191
- contouring, 293

- convergencia, 274
  - evolutiva, 103
  - fenómeno de, 199
  - tectónica, 273
- convexo, grupo parafilético, 41, 301
- Convivium*, 24
- Conyza canadensis*, 191
- Cope (véase leyes)
- copépodo subterráneo *Ceytibectes serbicus*, 211
- coral(es), 112, 126, 132, 230
  - arrecifes de, 117, 230/231
- Córcega (véase islas)
- corcho, 103
- cordaites, 227
- Cordillera de Talamanca, Costa Rica (véase sistemas montañosos)
- Corea, 190
- Coriácea(s), 101
- Corlis, J.O., 166
- cormorán(es), 101
- corología, 2, 190, 301
- corotipo (véase categoría corológica)
- corredor(es), 233, 245, 300, 301
- Corriente del Golfo, 127, 127, 232
- corzo(s), 104, 106
- costa(s):
  - ártica eurasiática, 292
  - de Marfil, 116
- córido(s), 207
  - *Cottus*, 207
- coyote(s), 134
- Cracraft, J., 18
- Craspedacusta sowerbyi* (véase medusas de agua dulce)
- Crasulacean Acid Metabolism* (CAM), 78
- crasulácea(s), 78
- Craw, R.C., 45, 242, 270, 273
- creacionismo, 301
- Creatio*, 9
  - *Neogeana*, 8, 9
  - *Palaeogeana*, 8, 9
- Creta, 161
- Crerácico, 14, 15, 71, 74, 89, 111, 114, 135, 136, 137, 139, 143, 210, 221, 227, 228, 245, 247, 248, 249, 261
- Cricetidae, 69
- cricétido(s), 69
- criptobiosis, 124, 165, 166
- criptoespecie(s), 170
- criptógama(s), 227
- crisantemo, 190
- Crisci, J.V., 280n
- Crocodylidae (véase cocodrilos)
- Croizat, L., 13, 86, 87, 88, 88, 217, 241, 242, 246, 261, 170, 270n, 271, 272, 273, 274, 277, 282
- Croll, 13
- cromosómico, número, 78
- Crotalinae* (véase crotalús)
- Crotalus*, 102
- crucifera(s), 79

- Crustacea: Decapoda, 200
- crustáceo(s), 124, 128, 133, 142, 177, 178, 200, 201, 202, 204n, 205, 210, 213, 214
  - acuáticos, 211
  - anfípodos, 210
    - Hadziidae, 210
    - *Niphargus foreli*, 211
  - *Asellus miurai*, 215
  - *Asellus vandeli*, 215
  - *Atya*, 200
  - *Daphnia*, 151
    - *D. magna*, 151
    - *D. longispina*, 151
    - *D. pulex*, 151
  - isópodos Asellidae, 209
  - *Kurasawatrechus*, 215
  - primitivos, 211
  - sincáridos, 214
- Cryptobranchidae, 69
- Cryptobranchus*:
  - *C. alleganiensis alleganiensis*, 69
  - *C. a. bishopi*, 69
- Cuaternario, 12, 85, 149, 173, 177, 210, 212, 220, 221, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240
- cuatronarices, 95
- Cuba (véase islas)
- cucaracha(s), 117, 214
- cuclillo (véase cuco)
- cuco(s), 69
- cuenca(s):
  - amazónica, 204, 206, 209, 117, 250, 250, 251
  - del Mississippi, 206, 208
- Cuetzalán del Progreso, Hidalgo, México, 205n
- cueva(s) y cavidad(es), 201, 210, 211, 212, 213, 214, 215
  - anquialinas, 211
  - artificiales, 211
  - distrófica, 214
  - de América del Norte, 215
  - de Eslovenia, 215
  - eutróficas, 214
  - colonización de, 211, 212, 213, 214, 215
  - fauna de, 210, 211, 212, 213, 214, 215
  - lávicas, 210
  - marinas, 211
  - no cársicas, 210
  - oligotróficas, 214
  - poiquilotróficas, 214
  - secas fósiles, 214
  - subterráneas, 211
  - Tascalolpan (Puebla, México), 212n
- cnlantrillo, 86
- culebra(s), 74, 106
- cultivar* (*cultivated variety*: variedad cultivada), 197, 198
  - mexicano, 198
  - IR8 (arroz), 198



- Curculionidae, 197  
 curculiónido(s), 156, 253  
 curva área/especie (véase relación especies/área)  
*Cynognathus*, 226  
*Cyprinus carpio* (véase carpas)  
*Cystidicola farionis*, 251, 253
- Dacrydium*, 199  
 Dalmacia, 211  
 Dálmatas (véase islas)  
 Danubio (véase ríos)  
*Daphnia* (véase crustáceos)  
 Darlington, P.J., 14, 45, 54, 57, 67, 74, 241, 242, 245, 255  
 Darwin, C., 7, 12, 13, 12, 13, 14, 15, 18, 126, 128, 241  
 datilera, 101  
 datos espaciales, tratamiento de los, 293, 295  
 Dawkins, R., 112  
 De Candolle, A.L.P.P., 7, 8, 13, 63  
*De Civitate Dei* (véase San Agustín)  
 Decán, 74  
*De distributio geographica plantarum* (véase Humboldt)  
 defaunación, 147  
 definición ostensiva, 26  
 degradadores, 94  
*Deinogalerix* (véase insectívoro gigante)  
 Deltacasa, 212n  
 demo, 301  
 demoesponja(s), 165  
 demográfica, explotación, 192  
 dendograma, 123  
 – de asociación, 288  
 – de similitud, 288  
*Dendroaspini*, 74  
*Dendrocoelum lacteum*, 172  
 densidad de demográfica, 50, 59, 61, 195, 197  
 depigmentación, 213  
*deposit feeders* (véase detritos sedimentados, especies que se alimentan con)  
 depredación, 103, 110  
 depredador(es), 73, 98, 99, 110, 134, 196  
 deriva continental (véase teoría)  
 Dermaptera, 180  
 desarmóna, 156, 157, 160, 162  
*Deschampsia antarctica*, 80  
 descomposición, velocidad de, 150  
 desdentado(s), 73  
 desequilibrio dinámico, 149  
*desertum*, 100  
 desierto(s), 80, 94, 98, 100, 100, 101, 122  
 – tipos de:  
 – arenosos (erg), 100  
 – arcillosos (taquir), 100  
 – pedregoso (serir), 100  
 – rocoso (hamada), 100  
 – salado, 100
- de Kalahari, 79, 80  
 – de Karroo, 80  
 – semi-, 80  
 Desmodidae, 71  
*Desmoscolex*, 214  
 detritos, 213  
 – sedimentados, especies que se alimentan con (*deposit feeders*), 166  
 Devónico, 111, 114, 135, 136, 173, 179, 221, 223, 227  
 diacrónico/a, 3, 19, 110, 301, 306  
 – devenir, 93  
 diádro(s), 209  
 diáspora(s), 51, 124  
 diatomea(s), 80, 123, 165, 204  
 – *Asterionella formosa*, 201  
 – *Navicula*, 123  
*Dichogaster* (véase especies peregrinas)  
 dicotiledónea(s), 142, 243  
 – *Oxalis cernua*, 119  
 dicotiledones, 109  
 Didelphidae, 71  
*Didelphis marsupialis*, 56  
 dieta, 197  
 – caza, 197  
 – recolección de frutas, 197  
 – tubérculos, 197  
 – animales muertos, 197  
 difteria, 195  
 difusión, 118, 119, 121, 231, 301, 302  
 – de las mutaciones genéticas, 121  
 – de los seres vivos, 300  
 – hidrócara, 126  
 – paratrópica, 116  
 – rutas de, 249  
*Digitonthophagus gazella* (véase coleópteros)  
 dimensión fractal, 117  
 – de los árboles (véase árboles)  
 Dinamarca, 79, 86, 138, 178  
 dinámica:  
 – de las tierras firmes, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226  
 dinastía Sung, 194  
 dingo(s), 134  
*Dinizia excelsa*, 97  
 dinoflagelado(s), 201  
 – *Ceratium*, 200  
 – *C. hirundinella*, 200, 201  
 dinosaurio(s), 134, 139, 153n, 228  
 dioscoreácea(s), 191  
 Diploglossata, 180  
 dipnoo(s), 206, 209  
 díptero(s) (véase también insectos)  
 – hematófagos, 196  
 – quironómido *Sergentia koschowi*, 204  
 Dirzo, R., y J. Sarukhán, 117n  
 discontinuidad, 62, 121, 301  
 Disderidae, 179  
 disminución de la salinidad, 203  
 dispersal (véase dispersión)  
 dispersalismo, 301  
*dispersion* (véase difusión)
- dispersión, 6, 7, 12, 22, 94, 118, 119, 121, 128, 131, 167, 174, 196, 200, 200, 209, 214, 241, 245, 246, 253, 263, 265, 292, 300, 301, 302  
 – activa, 179, 242  
 – aleatoria, 21, 119, 258, 261, 266, 274, 279, 280, 290, 238  
 – anemócara, 124, 125, 125  
 – antrópica, 129  
 – antropócara, 127, 129, 129, 130  
 – asimétrica, 118  
 – capacidad de, 154, 169, 171  
 – centro de, 5, 56  
 – de las semillas, 96  
 – epizoócara, 127  
 – fenómenos de, 94, 245, 249  
 – hidrócara, 125, 127, 179  
 – pasiva, 168, 178, 196, 203, 242  
 – poder de, 156, 163, 166, 178  
 – masiva, escaso, 170  
 – por irrupción masiva, 122  
 – por fosis, 127  
 – por medio de vuelo, 203  
 – probabilidad de la, 130, 131, 132  
 – rutas (aleatorias) de, 192, 245, 246  
 – tipos de, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130  
 – unidades de, 124  
 – y colonización, 263  
 – y diferenciación, 5  
 – zoócara, 127  
 – zoófila, 96  
 distribución, 168, 170, 201, 214, 245, 246, 247, 251  
 – altitudinal, 12  
 – anfiatlántica, 171  
 – bipolar, 174, 233  
 – circumpolar, 171  
 – de grupos étnicos, 254, 254  
 – eurasiática, 244  
 – espacial, 94, 94  
 – estocástica, 153  
 – geográfica, 93, 175, 180, 199, 200, 206, 212, 213  
 – de taxones, 292  
 – gondwánica, 170, 170n, 178, 226  
 – holártica, 175, 179, 209  
 – no estocástica, 153  
 – paleártica, 175  
 – relictual, 254  
 – restringida, 190  
 – zoogeográfica, 214  
*Distribution and Origin of Life in America* (véase Scharff)  
*Distribution Pattern* (véase patrones de distribución)  
 disturbio moderado (véase hipótesis)  
 disyunción, 62, 301  
 – bóreo-alpina, 238  
 diversidad, 111, 112, 190, 214  
 – arbórea, 109  
 – baja, 160

- biótica (o ecológica), 97, 108, 109, 110, 111, 242  
 – de equilibrio, 112  
 – “puntos calientes” (*hot spots*), 175  
 – recuperación de la, 112  
 – valores de, 170  
*Dociostaurus*, 99  
 dodo(s) (véase aves no voladoras)  
*Dolichopoda*, 295, 215  
 domesticación, 194  
 dominantes (véase especies)  
 Donau (véase glaciaciones)  
 dorsales oceánicas, 144  
 dosel, 95, 96, 97  
 dragón de Komodo (véase gigantismo de los reptiles)  
*Dreissena polymorpha* (véase moluscos bivalvos)  
 drepaníidos fringlidos, 164  
*drip-tip* (véase goteo, punta de)  
 dromedario(s), 101  
 drosófila(s), 162, 164  
*Drosophila*, 157, 157, 243  
 – *D. attigua*, 157  
 – *D. buzzatii*, 262  
 – *D. melanogaster*, 132, 133, 133  
 – *D. primaeva*, 157  
 – *D. simulans*, 132, 133  
 Drozdov, A.L., 166  
*Dryas*:  
 – Primer (*Old Dryas*), 237  
 – *octopetala*, 86, 108, 233, 237, 238  
 – Segundo (*Younger Dryas*), 237  
*Dugesia*:  
 – *D. dugesia cretica*, 172  
 – *D. polychroa*, 172n  
 – *D. schmidtea*, 172  
 – *D. s. mediterranea*, 172  
 – *D. tigrina*, 172n  
 dura, 191
- Eastern Wood, 152  
*Eciton* (véase hormigas guerreras)  
 ecobiogeografía, 93, 277  
 ecofisiología, 93  
 ecogeografía, 6  
 ecología, 2, 6, 45, 58, 94, 114, 119  
 – causa(s) en la, 172  
 ecosistema(s), 45, 94, 113, 114, 302  
 – acuáticos, 137  
 – de altura, 85  
 – ecuatoriales, 255  
 Ecuador, 57, 98, 100, 109, 116, 116, 117, 132  
 Edad:  
 – Clásica, 194  
 – Edad de Piedra, 194  
 – Edad Media, 194, 254  
 efecto:  
 – invernal, 218, 234, 240  
 – “islas pequeñas” (*small island effect*), 150  
 – Lázaro, 135
- Egeria* (véase bivalvos)  
 Egipto, 129, 146n, 191, 200  
 Ehrendorf, F., 54  
*Eichornia* (véase lirio acuático)  
 eidoforonte(s), 24, 46, 47, 302, 303  
*Eisenia foetida* (véase Lumbricidae)  
*Eiseniella tetraedra* (véase Lumbricidae)  
 El Niño, 132  
*El origen de las especies* (véase Darwin)  
 El Salvador, 89  
 Elapidae, 74  
 Elbrús (véase sistemas montañosos)  
*Electrophorus electricus* (véase anguila eléctrica)  
 elefante(s), 73, 75, 99, 160, 161, 188, 194, 230  
 – africano, 262  
 – de la India, 74, 230, 262  
 elemento(s):  
 – erémicos, 74, 302  
 – suberémicos, 74  
*Elephas*:  
 – *E. antiquus*, 161, 164  
 – *E. maximus*, 230  
*Elodea canadensis* (véase monocotiledóneas)  
 elucidación recíproca:  
 – método de, 280  
 – principio de, 280, 283  
 emergencia (véase teoría)  
 emigración, 50, 113, 133, 196  
 Emiliani, C., 143, 144  
*Emiliania huxleyi* (véase cocolitofóridos)  
*Empetrum nigrum*, 289  
 emú(es), 75  
 enanismo de los grandes mamíferos (véase mamíferos)  
 encino/a(s), 85, 103, 233, 286  
 endémico/a(s), 4, 64, 64, 300  
 endemismo, 63, 165, 168, 204, 232, 249, 263, 263, 302, 304  
 – afrotropical, 74  
 – alpino, 164  
 – de los Apeninos, 85  
 – grado de, 248  
 – sistemático, 64  
 – tasa de, 175, 208  
 endemias tropicales, 71  
 enebro, 103  
 energía, estabilidad y área (véase teoría)  
 enfermedad(es):  
 – contagiosas, 195  
 – epidémicas, 195  
 enfiados ciegos, 210  
*Entandrophragma cylindricum*, 97  
 entomofauna(s), 164, 180, 248 (véase también insectos)  
 – neotropical, 248  
 entropía, 109  
 – estadística, 109  
 Eoceno, 221, 228, 229, 249  
 epifito/a(s), 97, 98, 189  
*Epilobium*, 233
- equidad (*evenness*), 109  
 equidna(s), 75  
 equilibrio(s):  
 – insulares, 112  
 – intermitentes, 302, 304  
 equinodermo(s), 124, 126, 131, 202  
 equiseto(s), 190  
 – *Sphenophyta*, 190  
*Equisetum*, 190  
 – *E. arvense*, 289  
 erémica (véase categoría corológica)  
 erémicos (véase elementos)  
 eremita(s), 107  
 erg (véase tipos de desierto)  
*Erica*, 80, 104, 178  
 – *E. tetralix*, 86  
 ericácea(s), 80, 108  
*Erigeron*, 103  
*Eriophorum scheuchzeri*, 233  
 eritroxilácea(s), 80  
 Erwin, T., 255  
*Eryngium* (véase mata rodante)  
 ESA, teoría (véase energía, estabilidad y área)  
 escamado(s), 41, 43  
 escarabajo coprófago, 119, 150, 255  
 escifoario(s), 202  
 esclíndido(s), 101  
 esclerófilo(s), 90, 101, 103  
 Escandinavia, 237, 240  
 Escocia, 223, 223n, 225, 229  
 escorpión(es), 178  
 – pseudo-, 128  
 escuela(s):  
 – biogeográfica (véase biogeografía)  
 – cladista, 27, 40, 41  
 – panbiogeográfica, 88  
 – filogenista (o cladista), 27, 40, 242  
 – holártica, 13, 14, 246, 247, 303  
 Eslovenia, 210  
 Esocidae, 69  
 esócido(s), 206, 207  
 espacio(s):  
 – anisótropo, 119, 120, 121  
 – doméstico (*home range*), 117  
 – ecológico, 136  
 – isotropo (difusión), 119, 272  
 España, 63, 64, 65, 77, 79, 84, 124, 178, 213, 215, 223n, 225, 231, 234, 244  
 Española (véase islas)  
 espárrago(s), 191  
 especiación, 17, 21, 22, 23, 24, 25, 97, 113, 118, 133, 134, 157, 197, 242, 259, 263, 265, 278, 280, 281, 292, 300, 302, 306  
 – alopátrica, 21, 22, 133, 164, 232, 250, 257, 258, 233  
 – explosiva, 114  
 – filética, 24, 303  
 – modelo (véase modelo)  
 – parapátrica, 23, 24  
 – por anagénesis, 24

- por hibridación, 21, 24
- simpátrica, 21, 23
- tasa de, 113, 114
- especie(s), 17, 18, 19, 20, 200
- abisales, 172
- anofthalmia de las, 199
- amorfas, 158
- anádromas, 202
- anfiatlánticas, 171
- autóctonas, 133, 174, 197, 204n
- bentónicas, 177
- cavernícolas, 214
- coexistencia de, 110, 112
- comunes, 5, 56
- concepto de, 18, 18
- cosmopolitas, 116, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 178, 179, 180, 190, 198
- de agua dulce, 200
- de aguas subterráneas, 171
- de aguas superficiales, 172
- diferenciación de, 110, 197
- distribución de, 244, 245
- dominantes, 55
- grupos, 56
- efímeras, 153
- en peligro, 144
- endémicas, 75, 115, 164, 165, 166, 175, 176, 177, 190, 204, 205, 208, 214, 251
- enjambre de (*species flock*), 159, 172, 174
- especialistas, 255
- estables, 152
- estenoalinas, 202
- estenotérmicas, 180
- estrategia K, 130, 163, 213
- estrategia r, 130, 163
- euralinas, 202
- euriecias, 175
- euritérmicas, 180
- exóticas, 112, 168
- fósiles, 111, 133, 179
- gemelas (*sibling*), 132, 133, 262, 302
- generalistas, 212, 255
- *GHN*, 115, 115
- humana, 254, 254
- indicadoras, 90
- insulares, renovación de las, 152, 153
- invasoras, 132
- isotermas, 239
- isoyectas, 239
- lessepsianas, 177
- marinas bentónicas, 131
- nidificadoras, 152
- nivel de, 76
- número de, 109, 111, 111, 112, 113, 113, 114, 136, 145, 146
- peregrinas, 174
- *Amyntas*, 174
- *Dichogaster*, 174
- planctónicas, 177
- plesiomorfa, 159
- raras, 55, 56, 147
- relictas, 74
- simpátricas, 175
- simulación de las, 135
- sinantrópicas, 86
- superiores, 136
- sustitución de las, 134
- (taxón) vicariante, 262, 302
- troglobias, 214
- espectro biológico, 77, 78
- Espeletia*, 108
- espinaca, 190
- Espinosa, D., y J. Llorente Bousquets, 264
- esponja(s), 126
- gémulas de, 124
- marinas, 165, 166
- espora(s), 124
- esquimal(es), 193
- esquistosoma(s), 141
- estabilidad:
  - circadiana, 118
  - estacional, 118
- estacionalidad, 110
- Estados Unidos, 52, 63, 82, 101, 104, 116, 123, 129, 130, 178, 191, 198, 206, 210, 211n, 214, 215, 226, 230, 247, 248, 249, 251, 255, 270n
- estenoecia, 64
- estepa(s), 79, 86, 94, 101, 102, 103
- esterculiácea(s), 79
- estivación, 104
- estrato faunístico (*véase* Simpson)
- estrés físico, 169
- estromatolito(s), 220
- etapa bentónica, 203
- Etiopía, 191, 192n, 198
- etología, 96
- Eubacteria, 166
- Eucalyptus*, 80, 104, 196
- eucariota(s), 78, 166, 220
- Eucaryota, 166
- euclidiana, geometría, 119
- euforbiácea(s), 82, 99, 100
- Euglena* (*véase* protozoarios)
- Euler, L., 32
- Euproctus*, 295
- Eurasia, 15, 74, 79, 82, 102, 133, 141, 188, 195, 204, 224, 226, 244, 246, 254
- Europa, 15, 51, 57, 68, 78, 79, 82, 84, 85, 86, 104, 108, 126, 140, 168, 171, 172n, 174, 175, 178, 191, 192, 195, 204, 204n, 207, 209, 210, 213, 223n, 229, 229, 230, 232, 233, 234, 238
- Central, 124, 127, 207, 204, 224, 229, 239, 240, 244
- mediterránea, 177
- Meridional, 207
- norte de, 244
- Occidental, 110, 168, 232
- oeste de, 168

- Oriental, 15, 127, 189
- europeización, 130
- Eurycope complanata* (*véase* isópodos)
- Euscorpioninae, 178
- Eustala* (*véase* arañas)
- eutroglófilo(s), 213
- Eva africana, 193
- evaporita(s), 231
- evenness* (*véase* equidad)
- evolución, 113, 115, 143
- adaptativa, 255
- anagenética, 25, 46, 46, 59, 134
- biogeográfica, 253
- biológica, 2, 33, 46
- competitiva, 143/144
- extintiva, 143, 144
- y diferenciación, 110, 115
- evolucionismo, 7, 12, 19, 40, 93
- Excessiiformen* (*véase* formas exageradas)
- expansión ploglacial, 288
- expedición francesa, 147
- explosión:
  - demográfica, 196
  - evolutiva, 137
- extinción(es), 113, 116, 118, 133, 134, 136, 138, 146, 146, 148, 152, 152, 200, 227, 232, 274, 292, 302, 306
- “cascada de”, 150
- catastróficas, 135, 138, 138
- con sustitución, 134
- concepto de, 113
- de especies marinas, 138, 138
- de finales del:
  - Cretácico, 135, 135/136, 137, 138, 139, 143
  - Holoceno, 140, 141, 142
  - Ordovícico, 136
  - Paleoceno, 139
  - Pérmico, 135, 136, 137, 156
  - Pleistoceno, 140, 233
  - Plioceno, 233
  - Triásico, 135
- de fondo, 112, 142, 143
- de grupos sistemáticos, 255
- de mamíferos, 142
- debidas al hombre, 142, 142
- dinámica de las, 143
- holocénicas, 140, 141, 142
- *K/T*, 138, 139
- local, 113, 135
- masiva, 13, 74, 76, 112, 112, 113, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 249
- normal, 135, 138
- posglaciales, 149
- planetarias, 135, 138
- pleistocénicas, 141
- probabilidad de, 154
- secundaria, 265
- selectiva, 113, 113, 154
- simulación de las, 135, 135
- sin reemplazo, 134
- tasa de, 113, 135, 141, 158

- tipos de, 135
- velocidad de, 148, 151
- factor(es):
  - abióticos, 121
  - bióticos, 121
- fagotrófico(s), 166
- Familia, 42
- fanerofta(s), 77, 78
- fanerógama(s), 80, 95
- Fanerozoico, 136, 137, 220, 221
- fase de inmovilidad, 270
- Fasianidae, 71
- fauna(s):
  - ahisal, 199
  - biodiversidad de, 199
  - bentónica, 204n
  - cavernícola(s), 247
  - higrófila, 214
  - de agua dulce, 201
  - *Marifugia cavatica*, 201
  - de aguas internas, 202
  - *Gasterosteus aculeatus*, 202
  - de arrecife, 132
  - de la selva, 95
  - del suelo, 98
  - ediacarana, 220
  - endémica, 230
  - epigea, 215
  - freatobia, 211
  - hipogea, 213, 215
  - insular, 13
  - intersticial, 137
  - mediterránea, 90, 177
  - neártica, 249
  - neotropical, 249
  - pliocénica, 161
  - subterránea, 212
  - sudamericana, 248
- feedback* (*véase* retroalimentación)
- félido(s), 69
- felino(s), 95
- feneticismo, 274, 302
- fenético/a, 67, 301
- fenología vegetal, estudios de, 79
- feoficea(s), 80, 202
- fiebre tifoidea, 195
- Filipinas (*véase* islas)
- filófagos, organismos, 96
- filogénesis (o filogenia), 2, 13, 33, 37, 39, 40, 259, 265, 268, 269, 278, 281, 282, 303, 305
- filogenético/a(s):
  - desarrollo, 135, 149
  - relaciones (*véase* relación)
- filogenetista (o cladista) (*véase* escuelas)
- filograma(s), 42
- filtro(s), 245
- Finlandia, 76, 77
- fisuras cársticas, 212
- fitness*, 110, 114, 148, 153, 303
- fitogeografía, 68, 297
- fitoparásito(s), 128

- flagelado(s) (*véase* dinoflagelados y sili-coflagelados)
- flesh and rocks evolve together* (*véase* pan-biogeografía)
- flora(s):
  - boreal, 81
  - centroeuropea, 81
  - circunártica, 81
  - del *Dryas*, 233
  - *F. sibirica*, 7
  - fósiles, 244
  - lusitánica, 238
  - mediterránea, 81
  - póntica, 81
- Flores, 123
- Florida (*véase* península)
  - Cayos de (*véase* islas)
- foca(s), 58, 75, 204
- *Phoca sibirica*, 204
- foraminífero(s), 112, 139, 143, 199, 214
- *Borelis*, 225
- planctónico, 143
- Forestiero, S., 213
- formación:
  - biótica, 89
  - cársticas, 211
  - mediterránea, 90
- forma(s):
  - epigeas, 213
  - exageradas, 162
- Formica rufa*, 107
- fórmula de Boltzmann, 109
- fósil(es):
  - burbujas de aire, 234
  - hallazgos, 161, 173
  - registros, 114, 134, 136, 142, 143, 245, 291
  - restos, 226, 226
  - vivientes, 215, 215n
- fotosíntesis, 78
- ausencia de, 79
- CAM, 78
- Fox, Woese y, 166
- frailejón, 108
- Francia, 77, 85, 128, 168, 172, 177, 198, 204, 211, 223n, 229, 230, 270n
- freatófito(s), 101
- freatoicteo(s), 178, 214
- frijol, 77, 191
- fruta(s):
  - aladas, 125
  - del arce, 104, 125
  - del tilo, 125
  - floración de las, 79
  - maduración de las, 79
- Fungi, 166
- fusiones céntricas robertsonianas (*véase* robertsonianas, fusiones céntricas)
- gacela(s), 73, 195
- gádido(s), 207
- *Lota*, 207
- *L. lota*, 209
- Gaia, 219
- Galápagos (*véase* islas)
- Galaxias* (*véase* salmoniformes)
- Galaxiidae, 209
- Galinsoga parviflora*, 191
- gallina(s), 194
- Gammaridea, 177
- Gammarus*, 177, 177
- gamo(s), 104, 286
- gamuza(s), 108, 234
- ganadería, 197
- ganado, 195
- doméstico, 194, 195
- Gargano (*véase* isla)
- garriga, 103
- gas carbónico, 240
- Gasteracantha* (*véase* arañas)
- gasterópodo(s), 123, 174, 175, 176, 199, 204, 204n, 231, 233
- de agua dulce, 175
- marinos, 131, 142, 143
- *Oxychilus cellarius*, 213
- prosobranquios bivalvos, 200, 204
- pulmonados, 200
- terrestres, 129, 129, 149, 175
- Gasterosteus*, 207
- gato(s), 75
- montés, 104
- gaur, 74, 99
- Gauss, curva de, 121
- Gavialidae, 74
- gaviado(s), 74
- gaviota(s), 58
- Gea, 5
- Gekkonidae, 74
- “General Invierno”, 240
- general track* (*véase* trazos generalizados)
- género, 42
- Genista*, 244
- genoma:
  - humano 192
  - tamaño del, 78
- Gentry, A., 63
- geoestadística, 293
- geofita(s), 77, 78
- geografía, 2, 119
- zoológica, 13
- Géographie botanique raisonnée* (*véase* De Candolle)
- geología, 2
- movilista, 14
- geonemia, 303
- Georgias del Sur (*véase* islas)
- Geospiza*, 243
- Geotrupes ibericus* (*véase* coleópteros)
- Geotrupidae (*véase* coleópteros)
- geotrupino(s), 212n
- geraniácea(s), 80
- Gerbillus*, 101
- Geschichte des Atlantischen Ozeans* (*véase* Ihering)

- Ghats, 116  
 Ghiselin, M.T., 18, 20  
 Gibraltar, 225  
 – estrecho de, 232  
 Gibbs, G.W., 242  
 gigantismo:  
 – de las aves rapaces (véase aves)  
 – de los pequeños mamíferos (véase mamíferos)  
 – de los reptiles (véase reptiles)  
 Gilinsky, N.L., 38, 39  
 gimnosperma(s), 100, 142, 190, 220, 227  
 gimnótid(s), 209  
 – *Electrophorus electricus* (véase anguila eléctrica)  
 Ginkgo, 233  
 girasol, 163, 191  
 GIS (véase Sistema de Información Geográfica: *Geographic Information System*)  
 glaciación(es), 144, 201, 204, 207, 208, 212, 214, 218, 225, 228, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 250, 250, 251  
 – Biber, 232  
 – causa de las, 232  
 – cenozoicas, 232  
 – cuaternarias, 214, 228, 232  
 – dinámica de las, 140  
 – Donau, 232  
 – Günz (primera), 191, 232  
 – Mindel, 232  
 – paroxismos de las, 167  
 – Riss, 213, 232  
 – Riss-Würm, 140, 233, 234  
 – Würm (última), 126, 128, 140, 148, 189, 232, 232, 233, 234, 237, 238, 238  
 Glacial Ártico (véase mares)  
 glaciares, 176  
 gliptodonte(s), 76  
 glossofónido(s), 174  
*Glossopteris*, 226, 227  
 glotón(es), 107  
 Gmelin, J.G., 7  
 góbido(s), 207  
 Gobiesocidae, 207  
 Goldfuss, 166  
 golfo(s):  
 – de Botnia, 149  
 – de Carpentaria, 267  
 – de México, 69  
 – Pérsico, 225  
 golondrina(s), 46, 69  
 Gondwana, 215, 223, 223, 223n, 224, 225, 225, 226, 227, 228, 229, 247, 261  
*Gondwanaedrilus*, 173  
 gondwánico, abolengo  
 Good, R., 82  
*Gordiadrilus* (véase área de distribución)  
 goteo, punta de (*drip-tip*), 96  
 Gould, S.J., 136  
 grado(s), 42, 303  
 grafo(s), 33, 299, 303, 306  
 gramínea(s), 77, 80, 85/86, 99, 102, 107, 108, 128, 191, 196, 233  
 – alimenticias básicas, 194  
 – carrizo de las marismas (*Phragmites australis*), 125  
 Gran Bretaña, 177, 201, 238  
 – aguas internas, 204n  
 Gran Intercambio Americano (*Great American Interchange*), 75, 76  
 gravitación, 84, 210, 255, 303  
 – balcánica, 86  
 – báltica, 84  
 – centroasiática, 60  
 – centroasiática-siberiana, 61  
 – congruente, 84  
 – ecogeográfica, 88  
 – holártica, 79  
 – meridional, 238  
 Gray, A., 13  
*Great American Interchange* (véase Gran Intercambio Americano)  
 Grecia, 76, 77, 179, 231  
 Green, D.M., 35  
 Grehan, J.R., 242, 270, 273  
*gremia*, 58  
 gremio, 55, 303  
 Gridelli, E., 273n  
 Griesbach, 63  
 grillo(s), 164  
 – Phalangopsinae, 215  
 gripe, 195  
 Groenlandia, 82, 127, 158n, 172, 179, 229, 240  
 grosella(s), 107  
*Grosphus*, 178  
 grupo(s):  
 – apomorfos, 266, 304  
 – artificiales, 40, 41, 42  
 – convexos, 59  
 – de distribución paleártica, 68  
 – endémicos, 66  
 – externo (*out-group*), 29, 30, 31, 32, 304, 305  
 – test del, 30  
 – hermanos, 27  
 – holárticos, 69  
 – lingüísticos en Italia, 254, 254  
 – monofilético, 26, 41, 58, 59, 60, 64, 86, 115, 263, 282, 284  
 – parafiléticos, 59, 60, 227  
 – plesiomorfos, 261, 304  
 – poliréticos, 67, 305  
 – relictuales, 56  
 – sistemáticos, 165  
 – supraespecíficos, 26, 27, 59, 84, 245, 278  
 Grylloblattaria, 180  
 Grylloblattoidea, 180  
 Grylloidea, 214  
 guajolote(s), 194  
 Guam, 142  
 guanaco(s), 102  
 guanche(s)  
 Guatemala, 89, 119  
 Guayana(s), 173  
 Gubbio, 138  
 guepardo, 73  
 guerra(s):  
 – mundial, segunda, 109  
 Guinea, 173  
 guisante (arveja o chícharo), 191  
 Günz (véase glaciaciones)  
 Guri (véase lagos)  
 guyot, 303  
 haba, 191  
*Hadzia*, 177  
 Haeckel, E., 30, 166  
 Haffer, J., 242, 249, 250  
 Halacaridae marinos, 179  
 halcón pescador *Pandion haliaetus*, 116  
 Halffter, G., 88, 211n, 212n, 247, 248, 249, 279  
 hamada (véase tipos de desierto)  
 Harlan, J.R., 198  
 harpa (águila), 151  
 haya(s), 104  
 – austral, 80  
 Heads, M., 242, 270, 273  
 Heidegger, M., 297  
 helecho(s), 77, 78, 86, 98, 104, 147, 163/164, 190, 196, 227m, 228  
 hemicriptofita(s), 77, 78  
 hemíptero(s), 128  
 hemisferio boreal, 106  
 Hengeveld, R., 274  
 Hennig, W., 13, 14, 25, 40, 42, 241, 257, 261, 274, 277, 293n  
 herbácea(s), 95, 99, 128, 227  
 herbívoro(s), 57, 71, 73, 75, 78, 99, 101, 102, 104, 134, 151, 195, 196, 262  
 – autóconos grandes, 196  
 – enanos, 163  
 herpetofauna(s), 145  
 herpobdelido(s), 174  
*Heteranthera reniformis*, 191  
*Heterochromis*, 158  
 – *H. multidentis*, 59, 160  
 heterogeneidad espacial (véase hipótesis)  
 heterópodo(s), 175  
 heteróptero(s), 99  
 heterotemo(s), 57, 58  
 hexactinélida(s), 165  
 hibernación, 45, 104  
*Hibiscadelphus distans*, 115  
 hidrácido(s) o hidracrinela(s), 179  
 hidrobiología, 204  
 hidrobionte(s), 166, 170  
 hidrocaritácea(s), 80  
 hidrocoria, 126  
 hidrofira(s), 77  
 hidrozoario, 202  
 hielo permanente (véase *permafrost*)

- hiena(s), 73, 75, 99, 196  
 hierba(s), 104, 108  
 higrófila(s), 106  
 Himalayas (véase sistemas montañosos)  
 himalayos, distritos, 74  
 himenópteros (véase insectos)  
 Hindü Kü, 62  
 hinojo, 191  
 hipopótamo(s), 73, 160, 161, 230  
 hipótesis:  
 – de dispersión, 279  
 – de heterogeneidad espacial, 110  
 – de la extinción de las “especies extintas” (Emiliani), 144  
 – de la población relictual, 251  
 – de vicarianza, 279  
 – del cambio gradual, 110  
 – del disturbio moderado, 110  
 – del impacto del meteorito, 138, 139  
 – filogenética, 267, 267, 280n  
 hiruínido(s), 174  
*Histoire Naturelle* (véase Buffon), 7  
*History of the World* (véase Raleigh)  
 Holanda, 123, 168, 169  
 holartismo, 13, 14, 246, 247, 303  
 holártica:  
 – escuela (véase escuelas)  
 – planteamiento  
 Holártico, 82, 178  
 Holoceno, 133, 140, 221, 237, 248  
 holofilético (véase monofilético)  
 hologénesis, 14  
 holoturia(s), 166  
 holoturoideo(s), 199  
*home range* (véase espacio doméstico)  
 homeotermos (aves y mamíferos), 58  
*Homo*, género, 56, 74, 134, 191  
 – *H. ergaster*, 134, 191, 193, 233  
 – *H. habilis*, 191  
 – *H. neanderthalensis*, 192, 234  
 – *H. sapiens*, 58, 134, 193, 233, 234, 254  
 – origen del, 191, 192, 192, 193  
 – enfermedades que atacan al, 195  
 – sociedades industriales, 197  
 – revolución agrícola, 197  
 homoplasia(s), 31, 32, 267, 303, 305  
 – biogeográficas, 293  
 – filogenéticas, 293  
 homoplásico/a, 31  
 homópteros (véase insectos)  
 hongo(s), 94, 95, 96, 97, 109, 113, 117, 123, 124, 144, 179, 198, 212, 213  
 Hooker, J.D., 13  
*Hoplitomeryx* (véase ciervo enano)  
 hormiga(s), 95, 99, 107, 115, 116, 151, 164, 196  
 – *Atta*, 211,  
 – cortadoras de hojas, 151  
 – depredadoras, 107  
 – guerreras (*Eciton*), 150, 151  
*Hormogaster* (véase oligoquetos)  
*hot spots* (véase “puntos calientes”)  
 huésped/parásito, interacción, 168  
 Huitzilopochtli, 194  
 Humboldt, A. von, 7, 13  
 Humphries, C.J., y R.L. Parenti, 45, 292  
 humus, 102, 108, 179  
 Hungría, 210, 230  
 Huxley, H.T., 8, 12  
*Hydromantes*, 230  
 Iapichino, C., y B. Massa, 48  
 ictiofauna, 115, 140 (véase también peces)  
 iguana(s), 99, 151, 162  
 – Iguanidae, 71  
 iguánido(s), 101  
 Ihering, H. von, 14  
 impacto:  
 – antrópico, 116, 295  
 – del meteorito, 139  
 Inabresia (tierra firme del Cretácico), 15, 247, 248  
*inbreeding* (véase consanguinidad)  
 India, 14, 74, 79, 95, 99, 133, 158, 170, 178, 189, 198, 209, 215, 225, 229, 247, 248  
 – peninsular, 191  
 Índice(s):  
 – de biodiversidad, 109  
 – de Jaccard, 286  
 – de Morisita, 286  
 – de Neil, 234  
 – de propinuidad, 59, 284  
 – de Renkonen, 286  
 – de semejanza, 111  
 – de Shannon, 109  
 – de Shannon y Wiener, 109  
 – de Simpson, 109  
 – foliar, 104  
 – *N* (anidamiento: *nesting departure*), 154  
 indigenación, 21, 57, 112, 166  
 Indigo, 190  
 Indochina, 74  
 Indomalasia, 215, 246  
 Indonesia, 191, 198, 232  
*Inga*, género, 97  
 Inglaterra, 146, 152, 171, 175, 214, 238  
 Ingolfellidae, 177  
 inmigración, 50, 113, 133, 146, 152  
 inmigrantes:  
 – primarios, 76  
 – secundarios, 76  
 insectívoro(s) gigante(s), 161, 161, 162, 163  
 insecto(s), 74, 89, 96, 97, 98, 98, 99, 102, 105, 108, 122, 124, 136, 140, 141, 142, 156, 162, 165, 173, 180, 181, 182, 183, 200, 203, 205, 212, 213, 227, 233, 247, 249  
 – ácaros, 102, 107, 113, 124, 128, 165, 179, 180, 195, 200, 204n  
 – foréticos, 117, 150  
 – acuáticos, 179, 200, 203  
 – arborícolas, 147  
 – asterigotos, 107  
 – coleópteros, 128, 156  
 – coprófagos, 150  
 – depredadores, 151  
 – dípteros, 105, 124, 128, 133, 157, 164  
 – *Drosophila*, 164  
 – parasitoides, 151, 198  
 – *Scaptomyza*, 164  
 – eliminación total, 147  
 – entognatos, 173  
 – fitófagos, 145  
 – fósiles, 247  
 – grandes, 164  
 – hemípteros, 128  
 – himenópteros, 124  
 – homópteros, 124  
 – meiópteros, 162  
 – población de, 148  
 – polinizadores, 79, 150  
 – quironómidos, 204n, 245, 259, 260  
 – superiores, 180  
 – talasófilos, 162  
 Instituto Soviético de Botánica Aplicada, 198  
 insularidad:  
 – síndrome de, 163  
 – teoría de la (véase teoría)  
 intercambio patológico, 195  
 interglacial, último (véase Riss-Würm)  
*inuit*, 193  
 invasión y expansión, 196  
 invasiones biogeográficas, 112  
 invertibrado(s), 74, 104, 105, 105, 113, 136, 139, 158, 169  
 – bentónicos, 126  
 – troglóbio, 211  
 invierno nuclear (*Nuclear Winter*), 139  
 Iperiidea, 177  
 Irán, 82, 191  
 Irenidae, 74  
 iridio, 138  
 Irlanda, 77, 79, 126, 223n, 237  
 – del Norte, 225  
 isla(s), 140, 144, 157, 158, 159, 160  
 – Aleutianas, 82, 144  
 – Anchitea (Mar de Bering), 36  
 – antárticas, 162  
 – Antillas, 166, 232  
 – Mayores, 69, 145, 175  
 – Menores, 144, 206  
 – Ascensión, 144  
 – atlánticas, 162  
 – Azores, 68, 144, 196  
 – Bahamas, 153, 153, 211  
 – Baleares, 229, 230  
 – biogeográficas, 204  
 – “biológica”, 144, 214  
 – Británicas, 76, 77, 86, 115, 145, 178, 210  
 – colonización de las, 238

- Canarias, 68, 79, 145, 195, 211
- Cayos de Florida, 147, 150, 153
- Ceilán (véase Sri Lanka)
- Cerdeña, 85, 86, 161, 161, 172, 173, 175, 178, 210, 215, 226, 229, 230, 231, 286n, 295
- Cícladas, 172
- Clipperton, 131, 132, 144
- continentales, 144
- Creta, 161
- Cuba, 145, 154, 210
- Córcega, 77, 85, 172, 173, 215, 226, 229, 230, 231, 295
- Christmas (o Kirimati), 131, 132, 142
- Dálmaras, 232
- de bosque, 250
- de Gargano, 161, 162, 164
- de Krakatoa, 147
- de Malta, 161, 161, 190
- del Caribe, 172
- del Mediterráneo, 161, 163, 166
- del noreste de Canadá, 82
- del Pacífico, 75, 79, 140, 156, 163, 174, 192, 275
- Española, 145, 168
- Filipinas, 115, 131, 142, 145, 211, 262
- fósiles, 161, 164
- Galápagos, 69, 131, 132, 144, 148, 162, 211, 243
- Georgias del Sur, 71
- Hawái, 63, 75, 79, 115, 116, 124, 132, 144, 157, 162, 163, 164, 190, 197, 211, 243
- Islandia, 68, 76, 77, 77, 78, 82, 127, 146n, 175, 178, 236
- Surtsey, islote volcánico de, 149, 149
- Jamaica, 145
- Java, 191
- Kerguelen, 162, 190
- Lord Howe, 175
- Luzón, 262
- Madeira, 162, 175, 196
- Macquarie, 125
- Malvinas, 71, 145, 173
- Mallorca, 172
- Marianas, 144
- Marquesas, 163
- Martinica, 142
- Mascareñas, 74
- Mauricio, 163
- Mindanao, 262
- Montserrat, 145
- Nueva Bretaña, 156
- Nueva Caledonia, 75, 116
- Nueva Escocia, 223
- Nueva Georgia, 173
- Nueva Guinea, 74, 75, 131, 145, 156, 190, 192, 194, 198, 209, 233, 267
- Nueva Zelanda, 56, 74, 75, 79, 80, 125, 138, 142, 162, 163, 168, 171, 173, 175, 178, 179, 190, 195, 196, 203, 209, 210, 214, 233, 246, 247, 251, 253, 259, 261, 292
- Isla del Norte, 251
- Isla del Sur, 251
- Oahu, 175
- oceánicas, 144, 146, 160, 162, 163, 164, 174
- pleistocénica, 164
- Puerto Rico, 145, 146n
- Puerto Santo, 196
- Rakata, 147
- Rapa, 175
- Redonda, 145
- Rodríguez, 163
- Saba, 145
- Salomón, 75, 145
- Santa Elena, 144, 156, 162, 163, 163
- Seychelles, 74, 77, 78, 145, 162
- Shetland Australes, 71
- Sicilia, 77, 85, 119, 161, 77, 85, 119, 161, 190, 215, 230, 231, 232, 286n
- Sri Lanka, 79, 116, 145, 147, 173
- Tahití, 175
- Taiwán, 144
- tasa de endemismo, 190
- Tristán de Cuña, 144
- volcánicas, 163
- Islandia (véase islas)
- isócrono/a(s):
  - fronteras administrativas, 120
  - líneas (véase líneas)
  - tiempos de recorrido, 120
- isópodo(s), 178, 199, 211, 213
- de agua dulce (véase freatoicteos)
- *Eurycope complanata*, 199
- Phreatoicidae, 215
- terrestres, 212
- *Phymatoniscus tuberculatus*, 127, 128, 173
- isótopo, 60, 121, 303
- Israel, 204
- Italia, 33, 49, 55, 76, 77, 78, 79, 85, 86, 127, 129, 133, 164, 175, 177, 178, 200, 209, 210, 211, 215, 229, 230, 231, 231/232, 232, 233, 234, 254, 270n, 286, 286n
- jabalí(es), 104, 106, 161, 286
- Jablonski, D., 143
- Jaccard, 111, 286
- coeficiente (véase coeficientes)
- Jaculus*, 101
- jaguar(es), 76, 95, 150, 151
- Jalisco, 115
- Jamaica (véase islas)
- jangala, 95
- Janzen, D.H., 52
- Japético (véase océano)
- Jápeto, 221n
- Japón, 68, 106, 172, 175, 180, 190, 192, 214
- Jeannel, R., 14, 215, 247, 248, 273, 299
- jirafa(s), 73, 93, 99
- junco(s), 107, 108
- ártico, 86
- *Juncus articus*, 86
- Jurásico, 111, 135, 204, 209, 210, 225, 227, 229, 247, 249, 261
- Cretácico, 173, 221
- K/T* (véase límite)
- Kalahari (véase desierto)
- Kamchatka (véase península)
- Kannemeyeria*, 226
- Karaman, S., 212
- Karoo (véase desierto)
- Kasting, J.F., et al., 219
- Kenia, 173
- Keratella tropica*, 168, 169
- Kerény, 5
- Kimberley, 267
- Kirimati, o Christmas (véase islas)
- kiwi (o kivi), 71, 75, 162
- koala(s), 75
- Kocb:
  - curva de, 34, 35
  - fractal de, 34
- Komodo, dragón de (véase gigantismo de los reptiles)
- Koompasia excelsa*, 97
- Krakatoa (véase islas y/o sistemas montañosos)
- Kreidel/Tertiär* (véase límite *K/T*)
- kriging*, interpolación, 295
- Kerguelen (véase islas)
- kung* (bosquimanos), 197
- Kusakín, O.G., 166
- Kuwait, 237
- La gènesse des faunes terrestres* (véase Jeannel)
- La Peyrière, I. de, 7
- labirintodóntido(s)
- Lacio, 86
- lagartija(s), 57, 58, 162, 250
- lago(s):
  - Aral, 210
  - Baikal, 110, 172, 175, 177, 200, 204, 224n
  - Biwa, 174, 200
  - Caspio, 200
  - Como, 127, 231
  - de Chapala, 115
  - de Ohrid, 200, 204, 211
  - Erh Hai, 204
  - Garda, 231
  - Grandes, 127, 251
  - Guri, 151
  - Iseo, 127
  - Lanao, 115
  - Malawi-Nyasa, 200, 204, 208
  - Mar, 230
- Mayor (norte de Italia), 204n, 210, 231
- Nicaragua, 66, 69, 89, 89, 101, 249
- Poso, 204
- St. Clair, 127
- Superior, 200
- Tanganyika, 166, 174, 175, 200, 204, 208
- Tiberiades, 204
- Titicaca, 175, 200
- Towuti, 204
- Victoria, 115, 140, 159, 204
- Lagopus scoticus*, 13
- Lakataos, Imre, 246
- Lamarck, Jean Baptiste de Monet, caballero de, 7
- lamarckiano/a, 14
- Lambert, J.H. (véase proyección)
- Lanao (véase lagos)
- langosta(s):
  - del desierto, 122
  - migratoria, 99
- lantánido(s), 74
- Laponia, 108
- Lartitia*, 214
- larva(s):
  - bentónicas, 142
  - lecitótrofas, 142
  - planctónica, 203
  - planctorrofas, 142
  - sedentarias, 142
- Lates niloticus* (véase centropómidos)
- Laurasia, 180, 189, 215, 223, 223, 225, 225, 227
- Laurencia, 15, 223, 223n, 224, 225, 247
- lavanda, 191
- Lázaro (véase efecto)
- Lebensformen*, 77
- Lebensformtypen*, 94
- Lecadella*, 169
- Lecane*, 13, 169
- lechuz(a), 58, 102, 116
- *Tyto alba*, 116
- leguminosa(s), 78, 99, 100/101, 102, 242, 244
- Leipzig, 224n
- Leiopelma*, 271
- lemming(s), 52, 108, 233
- Lemna* (véase lentejas de agua)
- Lemuria*, 14
- lemúrido(s), 74, 134, 229
- lenteja(s), 191
- de agua (*Lemna*), 86, 125
- *L. minor*, 86
- lentisco, 64, 85, 90, 103
- león(es), 73, 99, 196
- leopardo(s), 95, 196
- lepidodendro(s), 227
- Lepidoptera Pieridae, 69
- lepidóptero(s), 213
- esfingido, 64
- macrolepidóptero(s), 125

- lepidosaurio(s), 43
- Lepidosiren*, 206
- Lepisosteus*, 206
- Leptodactylidae, 168
- Leptodirinae, 212
- Leptonchus*, 170
- Leptonchidae, 170
- leptónquidos, 170
- Leuciscinae, 69
- Leuciscus cephalus*, 207
- ley(es):
  - de Stokes, 168
  - de Cope, 113
- liana(s), 97
- Liatongus monstrosus* (véase coleópteros)
- libélula(s), 164
- Libia, 211
- licaón(es), 73, 99, 196
- licopodio(s), 227
- Liebherr, J.K., 180
- liebre(s):
  - de las nieves, 237
  - variable, 108
- Liguria, 85, 230
- liliácea(s), 79, 99
- límite(s):
  - de la fauna endémica chino-japonesa, 68
  - *K/T*, 138
  - meridional de la fauna paleártica, 68
  - septentrional de la fauna oriental, 68
- limnología, 204
- limón, 191
- lince(s), 106, 107
- línea(s):
  - angáricas, 247
  - autopoliploide, 278
  - de base, 271, 272, 272, 274, 282, 303
  - de Lydekker, 67, 74
  - de Reinig, 68
  - de Wallace, 13, 13, 65, 67, 67
  - filéica, 13, 134, 135, 170, 215, 206, 227, 255, 260
  - gondwánicas, 247
  - gondwánico-orientales, 248
  - isócronas, 120
  - laurentinas, 247
  - prejurásicas, 247
- Lingula* (véase braquiópodos)
- Linifidae, 179
- linífido(s), 178, 179
- Linneo, C., 7, 166
- lino, 133
- lipóforo(s), 162
- liproterno(s), 75
- liquen(es), 75, 96, 108, 170, 233
- de los renos, 108
- Liquidambar*, 233
- lirio acuático (*Eichornia*), 125
- liriodendro(s), 104
- lirón(es), 46, 106
- gigante, 161
- Lisenko, T.D., 198
- Lisley, G., 18
- living dead (muertos vivientes), 52, 52
- llama(s), 194
- llano(s), 99
- llantén, 86
- llanuras tropicales cálidas, 124
- Llorente Bousquets, J., 24
- Lobachevski y Riemann, 119
- lobeliácea(s), 164
- lobo(s), 51, 69, 75, 103, 104, 106
- inarsupial (véase demonio de Tasmania)
- Locusta*, 99
- lodo anaerobio (sapropel), 237
- lofidodóntido(s), 229
- Loira (véase ríos)
- Loiseleuria procumbens*, 233
- Lolium termulentum*, 191
- lombriz(ces), 105, 173, 174
- Londres, 123, 127, 244, 245
- Longidoridae, 170
- Lord Howe (véase islas)
- Loricariidae, 71
- loro(s), 75, 96, 159, 164
- *Pionopsitta pileata*, 160
- Lota* (véase gádidos)
- Lovejoy, T., 150
- Lovelock, J., 218, 219
- lucánido(s), 97
- lugar de nacimiento, u origen (*birth-place*), 12, 272
- Lumbricidae, 174
- *Allolobophora*:
  - *A. caliginosa*, 174
  - *A. rosea*, 174
- *Eisenia foetida*, 174
- *Eiseniella tetraedra*, 174
- *Lumbricus rubellus*, 174
- Lumbriculidae, 172, 173
- lúpulo, 191
- Lutra*:
  - *L. canadensis*, 262
  - *L. lutra*, 262
- Luzón (véase islas)
- Luzula parviflora*, 289
- Lyell, D., 12
- Lyperobius huttoni* (véase coleópteros)
- macaco(s), 74
- MacArthur, R.H., y E.O. Wilson, 112, 146, 175
- Macedonia, 204, 211
- macizo:
  - Brasileño, 248
  - Central francés, 211, 226
  - Chino-Malayo, 248
- Macquarie (véase islas)
- Macrocystis*, 80
- macroevolución, 303, 304
- macrolepidóptero(s), 125
- Macropygia* (véase colúmbidos)
- macroscélido(s), 188

- Madagascar, 14, 73, 74, 99, 134, 145, 156, 158, 159, 168, 190, 209, 247, 248  
– oriental, 116  
Madeira (véase islas)  
madroño, 238, 239  
*Magnolia*, 233  
Magreb, 189, 230  
magüey(es), 86  
*main massing* (véase centro de masa)  
maíz, 77, 78, 86, 191, 197  
*Majanthemum bifolium*, 288  
*Malapteruridae*, 74  
Malasia, 74, 116  
Malasia-Indonesia-Australia, sistema, 12  
Mallorca (véase islas)  
Malta (véase islas)  
*Malurus*, 266, 267  
malva(s), 196  
Malvinas (véase islas)  
mamba, 74  
mamífero(s), 27, 28, 41, 42, 43, 53, 56, 69, 71, 74, 75, 76, 79, 98, 102, 105, 105, 113, 117, 128, 138, 139, 142, 153n, 155, 164, 167, 189, 213, 227, 228, 234, 242, 255  
– arcaicos, 75  
– cavadores, 95  
– enanismo de los grandes, 160, 161, 161, 196  
– endémicos, 75  
– frugívoros, 104  
– fósiles, 164, 180  
– gigantismo de los pequeños, 161  
– grandes, 140, 141, 150, 160, 235  
– herbívoros, 150  
– madrigueras de, 211  
– placentarios, 188  
– terrestres, 154, 155, 229  
*Mammalia*, monophylum, 26  
mamut, 230, 233  
Manaos, 150  
Manchuria, 224, 233  
mandarino, 191  
mangle(s), 126  
maní (véase cacahuete)  
manzana(s), 198  
manzanilla, 86  
mapanar(es), 95  
mapuche(s), 107  
mar(es):  
– Adriático, 273n, 224, 231  
– Amarillo, 224  
– Armónico, 223  
– Báltico, 106, 175, 203  
– Caspio, 210, 225, 230  
– circumpolares, 166  
– de Mármara, 84  
– de Tethys, 171, 171, 200, 209, 225, 225, 229, 230, 231  
– occidental, 172  
– de Turgai, 229  
– de yerba, 102  
– del Norte, 203, 224  
– Egeo, 172  
– epicontinentales, 224, 225, 229, 248, 249, 278  
– Glacial Ártico, 235  
– Lete (Giok-Kebir), 211  
– Mediterráneo, 62, 85, 86, 90, 91, 104, 171, 176, 179, 189, 198, 191, 193, 198, 214, 225, 229, 230, 231, 231, 232, 234, 237  
– euroafricano, 103  
– occidental, 129, 172  
– oriental, 86  
– Negro, 127, 176, 176n, 203, 225, 230, 233  
– Protoatlántico, 223  
– Rojo, 74, 177, 198  
– Urálico, 229, 229  
marabú(es), 100  
Margalef, R., 1, 277  
Marianas (véase islas)  
*Marifugia*, 214  
– *M. cavatica*, 201  
mariguana, 190  
mariposa(s), 109, 213, 233, 250  
– de clima húmedo, 150  
– nocturnas carnívoras, 164  
marmota(s), 108, 233  
Marruecos, 14, 84, 178  
marsupial(es), 27, 28, 42, 56, 67, 71, 73, 75, 96, 134, 142, 247  
– depredador, 134  
– topos, 75  
Marsupialia, 28  
Martinica (véase islas)  
Mascareñas (véase islas)  
mastodonte(s), 76, 232  
mata rodante, 125  
– de los desiertos de África (*Eryngium*, *Anastatica*), 125  
– de los desiertos de América del Norte (*Salsola*), 125  
*mating types* (véase poblaciones sexualmente complementarias)  
matorral(es), 79, 80, 90, 103, 103, 104  
– espinoso, 80  
– mediterráneo, 94, 103, 104, 240  
*Matricharia chamomilla*, 86  
Matthew, W.D., 13, 56, 241  
Matthews, 211n  
Mauricio (véase islas)  
Mayr, E., 18, 19, 40  
medio ambiente:  
– anóxico, 211  
– endógeno, 211, 212  
– epigeo, 213  
– hipogeo, 210/211, 212, 213, 214  
– marino, 166, 198, 199  
– oligotrófico, 166  
– variaciones del, 116  
Mediterráneo (véase Mar)  
– medusas de agua dulce (*Craspedacusta sowerbyi*), 126  
Megascolecidae, 174  
meiopterismo (reducción de las alas), 162  
*Melaleuca*, 80  
melanismo, 162  
melanóforo(s), 162  
*Melanoplus*, 99  
melón, 191  
menra, 191  
Mercator, G.  
– el mundo de, 12, 13  
– proyección (véase proyecciones)  
Mérida, 120  
meromixía, 237  
Mesofrítico, 220  
Mesopotamia, 190  
mesopsammon, 177  
*Mesosaurus*, 226  
Mesozoico, 75, 114, 132, 134, 137, 137, 203, 210, 220, 221, 227, 228, 232, 247, 249  
– flora y fauna, 226, 227, 228  
Messiniense, 176, 177, 231, 231  
*Meta menardi*, 178  
*Metaingolfiella*, 177  
*Metania*, 166  
metapoblación(es), 151, 303  
metazoario, 200  
metazoo(s) acuático(s), 123  
– nematodos, 55, 123, 124, 126, 128, 150, 165, 166, 169, 170, 170, 171, 195, 202, 205, 213, 214  
– bacteriófago (*Coarctadema coarctata*), 128  
– *Desmoscolex lemani*, 211  
– fitófagos, 144  
– marinos, 169  
– parásitos de peces, 251  
– parásitos de plantas, 169  
– parásitos de vertebrados, 169  
– terrestres y de agua dulce, 169  
– rotífero(s), 124, 128, 165, 166, 168, 169, 169, 202  
– colonización por, 168  
– *Bdelloidea*, 19, 169  
– sistemática de los, 168  
– tardígrados, 75, 123, 166  
*Metrosideros*, o “médula de hierro” (véase mirtáceas)  
mexica, 194  
México, 5, 51, 65, 76, 80, 82, 95, 97, 117, 120, 128, 129, 190, 194, 195, 198, 205n, 209, 210, 211n, 214, 244, 249, 255  
– Altiplano Central, 194, 248, 249  
– Central, 119, 129  
– poblaciones indígenas 197  
– sur de, 89, 95, 178  
*Mexistenasellus*, 178  
Michoacán, 194n  
*Micralymma marinum* (véase coleópteros)  
microareal, 64

- microartrópodo(s), 75, 78, 97  
microestructuras fósiles, 220  
microevolución, 123, 241, 303, 304  
microfauna, 107, 166, 169  
microhábitat, 171, 175  
microplaca(s), 132, 179, 226, 229, 241, 304  
– Protoligur, 172  
– sardo-corsa, 173, 174, 178, 230  
microplancton (véase plancton)  
*Microstis* (véase cianobacterias)  
migración, 13, 110, 119, 122  
– fauna termófila, de la, 131  
migratorios, fenómenos:  
– masivos, 99  
mijo, 190  
Milankovich, M., 235  
*Milieu Souterrain Superficiel* (véase ambiente subterráneo superficial)  
mimetismo, 213  
Mindanao (véase islas)  
Mindel (véase glaciaciones)  
*minimum spanning tree* (véase árbol de rendido mínimo)  
*Minois dryas*, 233  
Mioceno, 166, 204, 221, 228, 230, 230, 231, 247  
– inferior, 176  
– Plioceno, 177  
miriápodo(s), 205, 213  
mirtácea(s), 79, 80, 163  
*Mirtus*, 85  
misidáceo(s), 201  
mitocondrial, ADN, 193  
*Mizopodiidae*, 74  
modelo(s):  
– *active colonization model*, 212  
– bóreo-austral, 209  
– cladista, 115  
– de especiación, 19, 24, 27, 59, 89, 278  
– de distribución, 209, 210:  
– bipolar, 166  
– periférica, 200  
– dinámicos de biota, 151  
– gondwánico:  
– disyunto, 209  
– generalizado, 209  
– laurasiático, 209  
– partitideo 210  
– *refugium model*, 212  
– pseudogondwánico, 209  
– tetideo, 209  
molusco(s), 74, 98, 104, 124, 128, 129, 132, 140, 142, 145, 174, 175, 176, 177, 196, 205, 214, 230  
– bivalbos, 137  
– *Dreissena polymorpha*, 126, 127  
– de agua dulce, 74  
– estenoalinos, 176  
– marinos, 126, 166  
– *Nautilus*, 225, 231  
– primitivo *Neopilina*, 199  
– provistos de branquias, 200  
– terrestres, 175  
Mongolia, 101  
monimiácea(s), 80  
mono(s), 74, 96, 151  
– frugívoros, 150  
– perezosos, 96  
– platirinos, 71  
– terrestres, 95  
monocotiledónea(s), 80, 128, 142  
– avena común, 128  
– *Elodea canadensis*, 126  
– “plaga acuática”, 126  
monocultivo(s), 198  
monofilético(s), 303, 304  
– grupo, 26  
– taxones, 40  
monofiletismo, 269  
monophylum, 26, 27, 30, 31, 40, 40, 58, 58, 59  
monorrema(s), 2, 28, 42, 56, 75  
Monotremata, 29  
Montandón, 195  
Montserrat (véase islas)  
morera, 191  
morfoespecie(s), 168, 170, 304  
Morisita (véase índices)  
*Mormiridae*, 74  
Morrone, J.J., 280u  
mortalidad, 50  
mosca(s), 108  
mosquito(s), 108, 213  
Mozambique, canal de, 247  
mss (véase ambiente subterráneo superficial)  
mtADN (véase ADN mitocondrial)  
muérdago(s), 129  
Mugilidae, 207  
Müller, P., 1, 9, 67, 242, 249  
*Mulleria*, 74  
murciélago(s), 46, 96, 164, 180, 213  
*Mus* (véase ratones)  
musaraña(s), 106  
musgo(s), 75, 107, 108, 227, 233  
mustélido(s), 69, 106  
Myers, A.A., 190  
– y P.S. Giller, 1  
Myr (millones de años), 39, 39n  
*Mysis relicta*, 201  
*Naja naja*, 262  
Namibia, 100, 101  
nanoplancton (véase plancton)  
Napoleón, 240  
naranja, 190  
násico(s), 70, 74  
natalidad, 50  
*Naturalis Historia* (véase Plinio el Viejo)  
*Nautilus* (véase moluscos)  
nauyaca(s), 95  
*Navicula* (véase diatomeas)  
Neanderthal, hombre de, 193, 234  
Neártico, 69, 77  
necromasa, 105  
*Nectarinia famosa*, 124, 124  
nectarínido(s), 96  
*Necturus*, 215  
Neil (véase índices)  
*Neilurus*, 69  
Nelson, G., 7, 18, 45, 241, 261, 270, 270n, 272, 292  
*Nelumbo nucifera* (véase nuez de agua)  
nematodo (véase metazoos)  
nemoforonte(s), 46, 47, 280, 281, 281n, 282, 299, 304  
nenúfar(es), 77  
*Neoceratodus*, 206  
Neo-Europas, 192, 195  
neofitas, 191  
*Neogeana*, *creatio*, 9  
Neolítico, 191, 193  
neontología, 111  
neontológico/a, 40, 304  
*Neopilina* (véase moluscos)  
neotefitas, 191  
Neotrópico, 73, 74, 77, 82, 159, 190  
Nepal, 101, 170  
*Nereocystis*, 80  
*Nesting departure* (véase índices)  
Nicaragua, 89  
nicho(s):  
– ecológicos, 76, 110, 112, 134, 144, 146, 164, 174, 262, 304, 307.  
– gradiente de, 114  
– vacío, 114  
nidos subterráneos, 211  
Nilo (véase ríos)  
*Niphargopsis*, 177  
*Niphargus*, 177, 210, 211, 212, 213  
no centros o centros secundarios (véase centros de diversidad)  
nodo(s), 273, 304, 306  
– biogeográficos, 273  
Noé, Arca de, 5, 6  
*nomen proprium*, como reconocimiento de un objeto, 26  
*nomina propria*, 26  
uopal(es), 86, 90, 191  
Noruega, 223, 223n, 225, 236  
*Notholca*, 168  
*Nothophagus*, 80, 228, 247  
Notogea, 8  
Notonemuridae, 209  
*Notoryctes*, 75  
norungulado(s), 73  
“nube de puntos”, en la descripción del área de distribución, 47, 47, 48, 49, 62  
*Nuclear Winter* (véase invierno nuclear)  
núcleo:  
– Centroamericano (véase sistemas montañosos)  
– duro, 246  
*Nudospongilla*, 166  
Nueva Bretaña, 156  
Nueva Caledonia, 75, 116

- Nueva Escocia, 223  
 Nueva Georgia (véase islas)  
 Nueva Guinea, 74, 75, 131, 145, 156, 190, 192, 194, 198, 209, 233, 267  
 Nueva Orleans, 120  
 Nueva York, 119, 130, 145  
 Nueva Zelanda (véase islas)  
 Nuevo Mundo, 194  
 – conquista europea del, 194  
 nuez(ces): 197  
 – de agua  
 – *Nelumbo nucifera*, 126  
 – de Brasil, 191  
 – moscada, 191  
*nunatak(her)*, 233, 251, 253, 304, 305  
 nutria eurasiática, 262  
 ñandú(es), 71, 100  
 – de Darwin, 102  
 ñu(s), 99, 161, 195
- Oahu (véase islas)  
 oasis, 121  
 Oaxaca, 49  
 ocapí(s), 73  
 Oceanía, 75, 191.  
 océano:  
 – Ártico, 165, 232  
 – Atlántico, 65, 82, 117, 119, 171, 173, 176, 177, 221n, 226, 231, 231n, 236, 254  
 – Norte, 106, 199, 232, 236  
 – Índico, 73, 74, 166, 171, 209, 225, 229, 230, 236, 247  
 – Japético, 221, 221n, 223, 223, 223n, 225, 226  
 – Pacífico, 71, 119, 130, 131, 176, 209, 221n, 229, 236, 249  
 – Central, 166  
 – Occidental (y. Provincia Marina), 131, 166  
 – Protoatlántico, 221  
 – Reico, 223, 223n  
 ocelote(s), 76  
*Ochridaspongia*, 204  
 Ockham, navaja de, 31  
 odonato(s), 180  
 ofidios (véase serpientes)  
 ógu (véase Unidad Geográfica Operacional: *Operational Geographic Unit*)  
 O'Hara, R.J., 20  
*Olea europaea*, 85, 85  
 Oligoceno, 75, 173, 179, 221, 229  
 oligoqueto(s), 98, 172, 173, 174, 174, 200, 213  
 – *Alma*, 173  
 – *Bythonomus lemani*, 211  
 – cosmopolitas, 174  
 – *Hormogaster*, 173, 231  
 – *H. gallica*, 173, 174  
 – *H. pretiosa*, 173, 174  
 – *H. vedii*, 173, 174  
 olivo, 85, 103, 191
- olmo, 104  
*Onchorhynchus* (véase salmoniformes)  
 onicóforo(s), 70, 97  
*Ononis*, 242, 243  
*Onthophagus* (véase coleópteros)  
 ontogénesis, 304  
 ontogenéticas, comparaciones, 30  
 ontológico/a, 26, 46, 47, 304  
 opalínido(s), 168  
 – *Zelleriella*, 168  
 opiliónido *Ischyropsalis luteipes*, 211  
*Opuntia ficus-indica*, 90  
 orangután(es), 70, 74  
*Orchestia*, 177  
 orden, 42  
 Ordovícico, 111, 112, 112, 221  
 Oregon, 116  
*Oreopithecus*, 230  
 organismos hipogeos, 212  
 Oriente:  
 – Cercano, 195  
 – Lejano, 209, 229  
 – Medio, 104, 191, 198  
 origen:  
 – antrópico, 101  
 – centro de, 5, 6, 7, 258, 258, 261  
 – geográfico, 86  
 – africano, 86  
 – americano, 86  
 – asiático, 86  
 – australiano, 86  
 – europeo, 86  
 – mediterráneo, 86  
 – oceánico, 86  
 ornitóforo(s), 71  
 ornitorrinco(s), 75  
 ornitorrinquido(s), 28  
 ofofita sudeuropeo (véase categoría corológica, o corotipo)  
 orogénesis:  
 – alpina, 229  
 – Caledoniana, 223  
 – Ercínica, 224  
 – Larámida, 89  
 orquídea(s), 125, 164, 240  
*Ortalis*, 250  
 Orthopteroidea, 180  
 ortiga(s), 196  
 ortóptero(s), 102, 213  
 – cavernícolas, 295  
 – *Hadenocetus*, 215  
*Oryctopus afer*, 188  
*Oscillatoria* (véase cianobacterias)  
 oso(s), 46, 58, 69, 106, 107  
 – *grizzly*, 188  
 – hormigueros, 76, 96, 151, 188  
 – terrestres y arborícolas, 71  
 – meleros, 96  
 – polar, 108  
 – *Ursus arctos horribilis*, 188  
 ostensiva, definición, 26  
 osteogloso(s), 206, 209  
 Osteoglossidae, 71
- ostrácodo(s), 133  
*Ottelia alismoides*, 191  
 OTU (véase Unidad Taxonómica Operacional: *Operational Taxonomic Unit*)  
*out-group* (véase grupo externo)  
 oveja(s), 194, 196  
*overall similarity* (véase semejanza total)  
*overkill* (véase exccso de caza)  
*Oxalis cernua* (véase dicotiledóneas)
- paca(s), 150  
 Padre Jacinto, 119  
 Page, R.D., 274, 280n, 282n  
 pájaro bobo, 75, 108  
 Pakistán, 68  
*Palaemonetes* (véase camarones)  
*Palaeogeana, creatio*, 8, 9  
 Palau, 210  
 Paleártica, 15, 247, 248  
 Paleártico, 73, 177  
 paleoantropólogos, 134  
 paleobotánica, 220  
 Paleoceno, 71, 221, 225, 228, 229, 229, 249  
 paleoclimatología, 2  
 paleodictióptero(s), 136  
 paleoecología, 2, 93  
 Paleofítico, 220  
 paleogeografía, 2, 209, 241, 263  
 Paleolítico, 193  
 paleontología, 2, 111, 126, 132, 192  
 paleontológicas, comparaciones, 31  
 Paleozoico, 112, 133, 134, 137, 210, 220, 221  
 – flora y fauna del, 226, 227, 228  
 Palermo, 119  
 Palestini, C., 24  
 palinología, 2  
 palma de aceite, 191  
 palmera(s), 79, 80  
 palo borracho, 125  
 paloma(s), 75, 156  
 pampa, 101  
 Panamá, 69, 206, 255  
 – canal de, 151  
 – istmo de, 232  
 panbiogeografía, 57, 242, 254, 261, 270, 271, 272, 273, 274, 278, 280, 281  
 – escuela (véase escuelas)  
 – método, 271, 273  
 – principio básico (*flesh and rocks evolve together*), 270  
 pandémica, 60, 64  
 pandemismo, 304  
 Pangea, 171, 221n  
 – fragmentación, 225  
 – I, 114, 221, 223, 225  
 – II, 114, 115, 137, 223, 223, 224, 225, 229  
 panizo, 190  
 panmixia, 94  
 Panthalassia, 221

- papa(s), 77, 86, 191  
 – Bintje, 198  
*Papaver* (véase amapolas)  
 Papavero, N., 5, 24, 263, 264  
 papel moneda, 194  
 papilionácea(s), 79  
*Parabuthus*, 178  
 paradigma:  
 – darwiniano, 277  
 – neodarwiniano, 277  
 parafiletico(s), 40, 40, 41, 304  
 parafiletismo, 269  
 Paraguay, 191  
 paralelismo (véase convergencia)  
*Paramecium aurelia* (véase protozoarios ciliados)  
 parámetros:  
 – abióticos, 281  
 – bióticos, 281  
 – ecológicos, variación de, 290  
 páramo, 108  
 – andino, 108  
 parantropismo, 164  
 paraphylum, 40, 41  
 parásito(s), 110, 113, 168, 195, 211  
 – hepáticos (*Billharzia*), 141  
 Parastacidae, 209  
 Paratethys, 126, 177, 210, 230  
 paratetideos, 210  
*Paroigolaimella bermensis*, 55  
 parsimonia:  
 – criterio de, 31, 31, 32, 33, 253, 293, 305  
 – método, 268, 269, 292/293  
 partenogénesis, 19  
 pasárido(s), 97  
 paseriforme(s), 55, 75, 119, 150  
 pasiflorácea(s), 80  
*Pasteurella tularensis*, 102  
 Patagonia, 69, 79, 80, 192, 203, 209, 261  
 patata (véase papa)  
 Paterson, H.E.H., 18  
 patrón(es):  
 – biogeográficos, 274  
 – de distribución (dispersión), 58, 65, 88, 89, 89, 217, 248, 251, 261, 263, 271, 279, 305  
 – Mesoamericano de Montaña, 89  
 – de similitud, 276  
 – sincrónico, 93  
 – único de:  
 – cladogénesis, 290  
 – vicarianza, 290  
 Patterson, C., 5, 274  
 pavo (véase guajolote)  
 pecarí(es), 71, 76, 150, 151  
 Peck, 247  
*Pelargonium*, 80  
 pelcano(s), 101  
 pelicosaurio(s), 227  
 península:  
 – Arábica, 68, 73, 82, 225  
 – Balcánica, 177, 202, 204, 229  
 – de Baja California, 90  
 – de Florida, 52, 76, 225  
 – de Kamchatka, 106  
 – de Yucatán, 98, 126, 139, 212  
 – Ibérica (véase España)  
 – Italiana (véase Italia)  
 pepino, 190  
 Peracca, M.G., 270n  
 peral, 191  
*Perca fluviatilis*, 209  
 Percidae, 209  
 pércidos, 207  
 perdiz(ces):  
 – escocesa, 13  
 – roja (*Caccabis rufa*), 128  
 – variable, 237  
 perejil, 190  
 perennifolia(s), 80, 86, 90, 103  
 perezoso(s), 71, 188  
 Peripatopsidae, 70  
 peripolar, evolución, 13  
 perisodáctilo(s), 229  
*permafrost*, 108  
*permanent frost* (véase *permafrost*)  
 Pérmico, 111, 112, 115, 135, 137, 137, 210, 221, 225, 227, 235, 247  
*Peromyscus maniculatus*, 154, 155  
 perro(s), 161, 194  
 – de las praderas, 102  
 Persia, 190  
 Perú, 101, 131, 191  
 pesca, 199  
 peste, 195  
 pez(ces), 142, 175, 220, 200, 202, 204  
 – anádromos, 207  
 – carácidos, 200  
 – catádomos, 207  
 – *Comephorus*, 204  
 – complementarios, 207, 207  
 – clasificación ecológica (peces de aguas internas italianas), 207  
 – de aguas dulces, 57, 69, 71, 74, 158, 164, 205, 206, 207, 208, 209  
 – esporádicos (diádromos), 207, 207  
 – diádromos, 207, 207  
 – distribución geográfica, 205, 207  
 – endémicos, 141  
 – *Galaxias* 203  
 – *G. maculatus*, 203  
 – gato, 209  
 – *Gasterosteus aculeatus*, 202  
 – introducción antrópica, 207  
 – marinos, 132, 199, 207  
 – número de especies de, 117  
 – primarios, 206, 207, 207, 208, 209  
 – secundarios, 206, 208, 209  
 – silvestres, 106  
 – vicariantes, 207, 207  
*Philosophia Botanica* (véase Linneo)  
*Phragmites australis* (véase gramíneas)  
 Phreodrilidae, 172  
 phyla, 66  
*Phylloscopus*, género, 17  
 phylum, 42  
*Phymatoniscus tuberculatus* (véase isópodos)  
 phytochoria, 224, 227  
 Piamonte, 85  
 picaflor americano  
*Picea*, 106, 190  
 – *P. abies*, 86  
*Picoides tridactyloides*, 107  
 Pielou, E.C., 1  
 pigmeos, 193  
 pimienta, 190  
*Pinguicola lusitanica*, 238  
 pingüino(s), 108  
 pinpedo(s), 142  
 pino(s), 106, 233  
 – piñonero, 103  
 pintada(s), 100  
*Pinus*, 190  
 – *P. silvestris*, 115  
 pinzón(es), 108, 164  
 – de Darwin, 243, 243  
 piña, 191  
 piñón(es), 107  
*Pionopsitta pileata*, 159  
 piquituerto(s), 107  
 piraña (véase carácidos)  
 Pirineos (véase sistemas montañosos)  
 pirotorio(s), 75  
*Psidium*, 176  
*Pistacia*:  
 – *P. lentiscus*, 64, 85, 91  
 – *P. terebinthus*, 91  
 pita(s), 86  
 pitón(es), 95, 147  
 placa(s):  
 – africana, 222, 229  
 – antártica, 222  
 – árabe, 222  
 – caribeña, 222  
 – continentales, 173  
 – de Cocos, 222  
 – de Nazca, 222  
 – de la litosfera, 222  
 – de las Filipinas, 222  
 – eurasiática, 220, 222, 229  
 – indoaustrialiana, 222  
 – norteamericana, 220, 222  
 – oceánicas, 144  
 – rígidas, 220  
 – sudamericana, 222  
 – tectónica de, 13, 221, 229, 246  
 – terrestres, 241  
*Placentalia*, 28  
 placentario(s), 27, 28, 42, 75  
 – afroterios, 188  
 – boreoexterios, 188  
 – vicariantes, 188  
 – xenartros, 188  
 "plaga acuática" (véase monocotiledóneas)

- planaria(s) (véase también platelmintos), 171, 205, 213, 214  
 – endémicas, 172  
 – *Tricladés*, 171  
 – turbelarios paludícolas, 171  
 – *Turbellaria*, 171  
 plancton, 175, 212  
 – aeroplancton, 124, 125  
 – microplancton, 144  
 – nanoplancton, 143  
 planctónica, etapa (*veliger*), 126  
 planctotrofa(s), 142  
 planta(s), 74, 76, 125, 195, 237, 243, 250  
 – acuáticas, 141  
 – adventicias, 191, 196  
 – arhórea(s), 163  
 – atlánticas, 86  
 – comestibles, 197  
 – cultivadas, 198  
 – diversidad genérica, 198  
 – cosmopolitas, 86  
 – de importación antrópica, 197  
 – de tipo alpino, 164  
 – efímeras, 100  
 – en almohadilla, 77  
 – endémicas, 163  
 – italianas, 85  
 – espinosas, 231  
 – estenomediterráneas, 85, 85  
 – exóticas, 86, 130, 197  
 – de origen mexicano, 86  
 – heliófila(s), 97  
 – herbácea(s), 163  
 – insulares, 190  
 – leñosas, 77  
 – mediterráneas, 85  
 – perennes, 77  
 – sin espinas, 197  
 – suculentas, 77, 99, 100, 101, 231  
 – superiores, 139, 190  
 – vasculares, 77, 78, 79, 103, 125, 128, 189, 233  
 – verdes, 94  
 Plantae, 166  
 plántago, 77  
 – *Plantago* 196  
 – *P. maior*  
*Plasmodium*, 168  
*Platacanthomyidae* (véase roedores)  
 plataforma(s):  
 – continental, 199  
 – marina, 199  
 plátano(s), 86  
 – *Platanus orientalis*, 86  
 “plateau”, etapa de, 137  
 platelminto(s), 126, 171, 171, 195, 202, 204n, 210  
 – *Procerodes*, 171, 210  
 – *lobata*, 171, 171  
 – *littoralis*, 171  
 Platnick, N., 7, 18, 45, 270n, 272, 292  
*Platybdeella*, 174  
 plecóptero(s), 203, 209  
*Plectus*, 170  
 Pleistoceno, 89, 129, 140, 145, 161, 161, 221, 232, 233, 234  
 plesiocoría, 305  
 plesiomorfa(s), 27, 30, 159, 305  
 plesiomorfo, estado del carácter, 27, 30, 40, 158, 245, 265, 266  
 Pletodontidae o pletodóntidos, 69  
*Pleurococcus* (véase algas verdes)  
 Plinio el Viejo, 6  
 Plioceno, 66, 73, 74, 75, 161, 162, 176, 221, 232, 249, 253  
 – Pleistoceno, 74, 228  
 pluvisilva, 94, 95, 98, 104, 117  
 – diversidad de la, 249  
 – tropical, 151, 190, 234, 250  
 Po (véase ríos)  
 población(es), 94, 301, 305  
 – humanas, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197  
 – relictual, 253  
 – sexualmente complementarias, 167  
 – tamaño de la, 50  
 podocarpácea(s), 228  
*Podocarpus*, 190  
 Podonominae, 260  
*Poephila*, 266, 266, 266, 267  
 pogonóforo(s), 199  
 polaridad, 30  
 polen(es), 233  
*Policotylus*, 172  
 policultivo(s), 110  
 polifilético(s), 40, 42, 305  
 polifiletismo, 269  
 polimorfismo(s), 130  
 – genético, 193  
 Polinesia, 132, 254  
 polínico, diagrama, 234  
 polinización:  
 – anemófila, 96, 104, 233  
 – cruzada, 96  
 – entomófila, 233  
 – mecanismos de, 96  
 – zoófila, 96  
 poliploide(s), 78  
 poliptérico(s), 206  
 polipteriforme(s)  
 poliqueto(s), 166, 172, 202  
 Polonia, 77  
 polyphylum, 40  
*Polypterini*, 74  
*Polypterus*, 206  
 pontedcriácea(s), 80  
*Popol Vub*, 5  
 Popper, K., 263, 263n  
 Porcellionidae, 178  
 porífero(s), 165, 202, 204, 204n  
 Portugal, 234  
*Posidonia*, 77, 80  
*Potamogeton*, 77  
*Potamopyrgus antipodarum*, 175  
 Praga, 224n  
 Precámbrico, 220  
 predarwiniana (véase biogeografía)  
 Premoli Silva, I., 138  
 presión:  
 – antrópica, 118, 175  
 – selectiva, 242, 262  
 Primario (véase Paleozoico)  
 primate(s), 74, 98, 230  
 primavera, 77  
*Primula farinosa*, 233  
 principio darwiniano de la compensación material, 213  
*Principles of Geology* (véase Lyell)  
 proboscidio(s), 39, 230  
*Procerodes* (véase platelmintos)  
 proceso(s), 1, 13  
 – biogeográficos, 270  
 – de especiación, 110, 112, 149, 162, 176, 271  
 – de migración, 110  
 – filogenético, 277  
 – politémico, 172  
 Procter, D.L.C. (véase teoría)  
 productores:  
 – primarios, 94  
 – secundarios, 94  
 Promontorio Africano, 229  
 propágulo(s), 51, 131  
 propinuidad, 49, 87, 305  
 – criterio de selección de la, 293m  
 prosobranquio(s), 175  
 – continentales, 175  
*Protacarus crani*, 179  
 proteácea(s), 80  
 Proteidae, 69  
 proteína(s), 136  
 Proterozoico, 220, 235  
*Proteus*, 213, 215  
 – *P. anguineus*, 69  
 protista, 19, 53, 166  
 Protoatlántico o Japético (véase océano)  
 Protoctista, 166  
 Protoligur (véase microplacas)  
*Protopterus*, 74, 206  
 Protozoa, 166, 167, 168  
 protozoario(s), 99, 117, 123, 128, 165, 166, 195, 200, 202, 212  
 – ciliados, 197, 197, 198  
 – *Euglena*, 123  
 – *Amoeba*, 123  
 Provenza, 173, 230  
 provincia biótica única, 198  
 proyección:  
 – de Lambert, 229  
 – de Mercator (Universal Transversal, UTM), 47, 48, 82  
*Prunus serotina*, 191  
*Pteridium aquilinum*, 86, 189  
 pteridofita(s), 78, 220  
 – cociente de las, 78  
 Pteridophyta, 189  
 pteridosperma(s), 227

- pterópodo(s), 175  
 Pterygota, 180  
 puente(s):  
 – Centroamericano, 75, 76  
 – intercontinentales, 14, 14, 245  
 – oceánicos, 247  
 puercoespín(es), 104  
 Puerto Rico (véase islas)  
 pulmonado(s), 175  
 puma(s), 150, 151  
 “puntos calientes” (véase diversidad)  
 Purusa, 5  
*puszta*, 101  
 Quebec, 130  
 Queensland, 116  
 quejigo, 86  
 quelonio(s), 43, 69, 71, 160  
*Quercus*:  
 – *Q. cerris*, 86  
 – *Q. ilex*, 85  
 – *Q. robur*, 115  
 Quetzalcóatl, 195n  
 quilópodo, 213  
 quina, 191  
 quironómido(s), 203  
 quiróptero(s), 71, 142  
 quitinasa, 213  
 rabárbaro, 190  
 radiación:  
 – adaptativa, 255  
 – de los insectos, 164  
 – evolutiva, 112, 114, 115, 140, 164, 167, 175, 178, 179, 209, 243  
 radiolario(s), 143  
 Rakata (véase islas)  
 Raleigh, W., 7  
 ramificación (véase teoría)  
 rana(s), 57, 57, 95, 213, 250  
 – género *Rana*, 35  
 – *R. arvalis*, 57  
 – *R. esculenta*, 24  
 – *R. lessonae*, 24  
 – *R. ridibunda*, 24  
 – *R. sylvatica*, 57  
 – *R. temporaria*, 57  
 ránido(s), 55  
 ranunculácea(s), 79  
 Rapa (véase islas)  
 Rapoport, E.H., 48, 49, 60, 284  
 – direcciones preferenciales, 282  
 rarefacción:  
 – asimétrica, 68  
 – progresiva, 68  
 – simétrica, 68  
 rata(s), 196  
 – canguro, 75  
 – de alcantarilla, 116  
 – del desierto, 101  
 – gigante, 161  
 ratón(es), 106, 196  
 – doméstico, 189  
 – *Mus musculus*, 189, 189  
 – *M. domesticus*, 189, 189  
 – *M. spretus*, 189  
 – *M. macedonius*, 189  
 – *M. spicilegus*, 189, 189  
*Rattus*:  
 – *R. norvegicus*, 153  
 – *R. rattus*, 153  
 Raunkiaer, 77, 78  
 Raup, 135, 135, 136  
 razas humanas, 193  
 rebollo(s), 86  
 Reciente (véase Holoceno)  
 recolección, 193  
 Redonda, islote (véase islas)  
 refugio(s):  
 – biogeográfico, 299, 305  
 – glaciales, 251, 251, 252  
 – teoría de los (véase teoría)  
 región:  
 – Africana, 205  
 – Afrotropical, 63, 66, 73, 73  
 – Antártica, 71, 73, 79, 80, 80  
 – Australasiática, 66, 71, 74, 75  
 – Australiana, 8, 9, 13, 13, 67, 79, 80, 80, 209, 242  
 – Capense, 73, 79, 80, 80  
 – Chino-Índica, 205  
 – Circumpolar, 8  
 – Etiópica, 8, 9, 13, 73  
 – Holártica, 66, 68, 73, 73, 79, 80, 82, 172, 205  
 – subdivisiones, 79  
 – Índica, 8  
 – Malgache, 73, 74  
 – Neártica, 8, 9, 12, 68, 248  
 – Neotropical, 8, 9, 12, 66, 68/69, 70, 80, 82, 205, 248  
 – Neozelandesa, 205  
 – Oceánica, 80  
 – Oriental, 9, 13, 13, 65, 66, 67, 67, 74, 180  
 – Paleártica, 8, 9, 13, 68  
 – Paletropical, 79, 80, 80, 81, 82  
 regionalización, 65, 66  
 – zoogeográfica, 205  
 regiones:  
 – biogeográficas, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77  
 – fitogeográficas (o reinos florísticos), 8, 79, 80, 81, 82  
 – zoogeográficas, 12, 13, 66  
 reglas:  
 – de Gloger, 162  
 – de la desviación, 257, 301, 305  
 – de la progresión, 257, 258, 261, 274, 305  
 – de Rapoport, 52, 56  
 regulación “de arriba abajo” (*top-down*), 151  
 Reico (véase océano)  
 Reidae, 71  
 Reinig (véase líneas)  
 reinos florísticos (véase regiones fitogeográficas)  
 relación(es):  
 – espaciales, 264, 283, 290  
 – filogenéticas, 280, 284  
 – temporales, 280  
 – especies/área, 145, 146, 150, 151, 152, 157, 256  
 – filética(s), 3, 27, 28, 29, 30, 31, 158, 159, 215, 234, 259, 259, 260, 261, 262, 264, 265, 272, 273, 281, 284, 290, 292  
 – filogenéticas, 19, 24, 27, 59, 88/89, 259  
 – histórico-genealógicas, 282  
 – genealógicas, 268  
 – ancestro-descendiente, 281  
 – evolutivas, 281  
 relictual, 56  
 relictual(es), 56  
 reliquia(s), 251, 305  
 – glaciales, 212  
 – higrofilas, 212  
 – marinas, 201, 212  
 – termófilas, 212  
 – xerotéricas, 238  
 “relojes moleculares”, 193  
 Remipedia, 211  
 Renacimiento, 6, 86  
 reno(s), 58, 108, 233  
 renovación (*turnover*), 114, 134, 142, 147, 148, 306  
 – tasa de, 135, 146, 146  
 – velocidad de, 152  
 reproducción:  
 – bisexual, 168  
 – tasa de, 99, 163  
 reptil(es), 27, 41, 42, 43, 57, 71, 73, 74, 75, 89, 98, 101, 104, 105, 106, 142, 164, 227, 228  
 – anápsidos, 136  
 – arborícolas, 96  
 – gigantismo de los, 162  
 – insular, 162  
 – diápsidos, 136  
 – sinápsidos, 136  
 República Checa, 77  
 Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP), 130  
 retroalimentación (*feedback*), 235  
 revolución:  
 – francesa, 7  
 – verde, 198  
 RFLP (véase Restriction Fragment Length Polymorphism)  
 Rhin (véase ríos)  
 ricino, 191  
 Ridley, M., 40  
 Riemann, Lohachevski y, 119  
 Rifeico, 220  
 rincocéfalo(s), 43  
 rinoceronte(s), 73, 75, 99, 160, 230  
 – enanos, 161

- río(s), 123  
 – Anazonas, 236  
 – Bravo, 89, 123, 123  
 – Colorado, 123  
 – Congo, 207  
 – Danubio, 95, 207, 209, 210, 232  
 – Don, 207  
 – Loira, 168  
 – Nilo, 237  
 – Paraná, 204  
 – Po, 55, 85, 127, 204 n, 231  
 – Rhin, 127, 203  
 – Támesis, 203  
 – Uruguay, 166  
 – Volga, 127207
- Riss (véase glaciaciones)  
 Riss-Würm (véase glaciaciones)  
 robertsonianas, fusiones céntricas, 305  
*Robinia pseudoacacia*, 86, 196  
 robinia, 86  
 roble(s), 104  
 robledal, 152  
 Rodríguez (véase islas)  
 roedor(es), 56, 58, 95, 96, 102, 104, 108, 119, 142, 151, 230  
 – gigantes, 161, 162, 163  
 – parásitos de, 180  
 – *R. Platacanthomyidae*, 74  
 Roma, 123  
 Romano, Imperio, 239, 240  
 romero, 85, 103  
 Roos, M.C., 293  
 Rosa, D., 14, 270n  
 rosácea(s), 79, 108  
 – enana, 233  
 Rosen, D.E., 241, 261, 269, 270  
*Rosmarinus officinalis*, 85  
 rotíferos (véase metazoos)  
*Rubia peregrina*, 76  
 rubiácea trepadora, 76  
*Rubus humulifolius*, 288  
 Rumania, 212  
*Rumex*, 196  
 rumiante(s), 262  
*Rupicapra*, 234  
 Rusia, 140, 240  
 rutas aleatorias (véase dispersión)  
*Rutilus pigus*, 209
- sabana(s), 80, 94, 98, 98, 99  
 – africana, 197  
 – áridas, 99  
 – baja árida, 267  
 – espinosas, 99  
 – húmedas, 99  
 Sagan, C., 218  
 Sahara, 68, 79, 82, 101, 121, 233, 237  
 salamandra(s), 56, 57  
 – gigantes, 67, 69  
 Salamandridae, 69  
 salinidad, crisis de, 237  
*Salix*:  
 – *S. herbacea*, 86, 233  
 – *S. pulchra*, 288, 289, 290  
 – *S. retusa*, 233  
*Salmo* (véase salmoniformes)  
 salmónido(s), 207  
 – *Thymallus*, 207  
 salmoniformes, 207  
 – *Salmo*, 207  
 – *Onchorhynchus*, 207  
 – *Galaxias*, 207  
 Salomón (véase islas)  
*Salsola* (véase mata rodante)  
 Salticidae, 179  
 salicido(s), 179  
*Salvelinus namayush*, 251, 253  
 San Agustín, 6  
 sándalo, 190  
 Santa Elena (véase islas)  
 Santo Tomás de Aquino, 6  
 sapo(s), 168, 213  
 sapropel (véase lodo anaerobio)  
 sarampión, 195  
 Sarcodina, 197  
 Sarukhán, J., y R. Dirzo, 117n  
 sauce, 106, 108  
 – enano, 86  
 – rastrero, 108  
 saurio(s), 71  
 saurópido(s), 27, 28, 43, 227  
 saxifraga(s), 77  
*Saxifraga*: 244, 244, 252  
 – *S. harati*, 115  
 saxifragácea(s), 79  
 Sbordoni, V., 213  
*Scaptomyza* (véase insectos dípteros)  
 Scarabaeidae, 102, 109  
*Scenedesmus* (véase algas verdes)  
 Scharff, 14  
*Schistocerca*, 99  
 Sclater, P., 8, 9, 13, 248  
*Scotoniscus*, 178  
 Seattle, 120, 130  
 secuencia espacio-temporal, 281  
 Secundario (véase Mesozoico)  
 selaginelácea(s), 227  
 selección:  
 – artificial de productos agrícolas, 197, 198  
 – natural, 113, 306  
*Selenidera*, 250  
 selva(s) y/o bosque(s):  
 – caducifolio, 105, 106  
 – de coníferas, 106, 106, 109, 116, 144, 237  
 – de larifolias, 104, 105  
 – de neblina, 217  
 – ecuatorial, 95  
 – espinoso de zonas semiáridas, 98  
 – estacional latifolia, 98  
 – húmeda, 96, 117, 118, 194  
 – mesófilo, 80  
 – de montaña, 98  
 – monzónicas tropicales, 95  
 – reducción de la extensión del, 117  
 – subtropicales, 175  
 – templado, 94, 96, 175, 240  
 – templado caducifolio, 104, 106  
 – tropical(es), 80, 95, 96, 97, 150, 170, 217, 250, 250  
 – de llanura, 95  
 – de montaña, 66, 190  
 – de neblina (*cloud forest*), 66, 80, 98  
 – húmeda, 94, 95, 96, 97, 98  
 – pluviales, 79/80, 82  
 semaforante(s), 25, 25, 306  
 semejanza, 111  
 – total, 274  
 semilla(s), 195  
 semínvoros, organismos, 96  
 Senecio, 103  
 – *S. jacobaea*, 115  
 Senegal, 177  
*Sequoia*, 190, 233  
 serir (véase tipos de desierto)  
 serpiente(s), 41, 57, 58, 95, 99, 101, 102, 139  
 – arborícolas, 96  
 – herbívoras, 112  
*Serrasalmus* (véase carácidos)  
 pseudoextinción, 134  
 pseudo-turnover, 148  
 Seudo-Agustín, 6  
 Sevilla, 123  
 Shannon y Wiener (véase índices)  
 Shetland Australes (véase islas)  
 Siberia, 82, 86, 137, 172, 204, 223, 224n, 229, 229, 230, 233, 237, 240, 244, 244  
*sibling species* (véase especies gemelas)  
 Sidney, 175  
 Sierra Madre Occidental (véase sistemas montañosos)  
 Sierra Madre Oriental (véase sistemas montañosos)  
 sífilis, 195  
 sigilaria(s), 227  
*Silene*, 103, 244  
 – *S. acaulis*, 233  
 silicoflagelado(s), 80  
 Silúrico, 111, 112, 115, 135, 137, 221, 227, 235  
 silúrido(s), 206  
 siluriforme, pez gato, 209  
 Simberloff, D.C., 37, 273  
 simbiote(s), 211  
 simpatria, 21, 23, 189, 233  
 simpliomorfía, 27, 28, 28, 29, 267, 306  
 Simpson, G.G., 18, 40, 42, 52, 241, 242, 245, 274  
 – estrato faunístico de, 88, 302  
 sinapomorfía, 27, 28, 29, 32, 265, 267, 306  
 sincrónico/a, 3, 19, 40, 58, 110, 301, 306  
*single track* (véase trazo individual)

- Sínico, 220  
*sink areas* (véase zonas)  
 sirénido(s), 188  
 sistema(s):  
 – agrosilvopecuario de uso múltiple, 110  
 – de Información Geográfica (*Geographic Information System*, GIS), 295  
 – cársticos (rocas calizas), 210  
 – Cerdeña-Córcega, 172, 215  
 – fisurados (rocas graníticas), 210  
 – porosos (*alluvium*), 210  
 – saharo-síndico, 68, 74, 82  
 – montañoso(s), monte(s) y/o volcán(es):  
 – Alpes, 79, 85, 124, 127, 178, 207, 210, 229, 232, 233, 237  
 – Andes, 108, 176, 194, 198, 229, 233, 244  
 – Apalaches, 223n  
 – Apeninos, 85, 164, 91, 210, 215, 230  
 – Ararat, 6, 7  
 – Balcanes, 230, 234  
 – Cárpatos, 79, 233  
 – Cáucaso, 79, 86  
 – cordillera de Talamasca, 89  
 – Elbrús, 62  
 – Himalayas, 68, 86, 116, 229  
 – Krakatoa, 139  
 – Núcleo Centroamericano, 89  
 – Pirineos, 178, 207, 229, 232, 233, 237, 295  
 – Rocallosas, 86, 154, 229  
 – Sierra Madre Occidental, 229  
 – Sierra Madre Oriental, 89  
 – volcán del Chiriquí, 69, 89  
 – Volcánico Transversal, 89, 255  
 – Urales, 79, 223n, 224  
 – Usambara, 176  
 – Zagros, 230
- sistemática, 2, 13, 26, 40, 270, 306  
 – cladista, 42  
 – de los seres vivos, 241  
 – filogenética, 3  
 – tradicional, 42  
*Sisyphus schaefferi*, 240  
*small island effect* (véase efecto islas pequeñas)  
*Smilacina*:  
 – *S. daburica*, 288  
 sobreexplotación, por el hombre, 101  
 sobrepastoreo, 101  
 solitario(s) (véase aves no voladoras)  
*Sorex*, 155  
 – *S. araneus*, 238  
 – *S. hoyi*, 154  
 – *S. minutus*, 238  
 – *S. monticolus*, 154  
 sorgo, 78  
 sotobosque, 95, 104  
*source areas* (véase zonas)  
 soya (o soja), 190
- species flock* (véase enjambre de especies)  
*Specimen zoologiae geographicae, quadrupedum domicilia et migrationes sistens* (véase Zimmermann)  
*Spelaemopsis*, 201  
*Spermophilus elegans*, 154, 155  
*Sphagnum*, 233  
*Sphenodon* (véase tuatara)  
 – *punctatus*, 56  
 Spongillidae, 166  
 Squamata (véase escamados)  
 Sri Lanka (véase islas)  
*Stellaria radicans*, 288  
 Stevens, G., 53  
*Stipa*, 102  
 Stokes (véase leyes)  
*Strix occidentalis*, 116  
 subcontinente Índico, 74, 82, 229  
 subducción, fosas de, 144  
 subregión(es), 81  
 – Centroeuropea, 79  
 – Circumboreal, 79  
 – Circunártica, 79  
 – Macaronésico-mediterránea, 79  
 – Póntico-sudiberiana, 79  
 subtróglófilo(s), 213  
 Sudáfrica (véase África del Sur)  
 Suecia, 76, 77, 175  
 suelo(s):  
 – arcilloso, 103  
 – de “barro colorado”, 103  
 – húmedo, 108  
 – xéricos fósiles, 251  
 “sueño invernal”, 106  
 Suez, canal de, 177  
 suido(s), 69  
 Suiza, 76, 77, 140  
 Sukatchev, V.N., 88  
 Sulawesi, 190, 204  
 sumergencia (véase teoría)  
 suministro (véase zonas)  
*Summa contra gentiles* (véase Santo Tomás de Aquino)  
 supercontinentes, 114, 115  
 Surtsey (véase islas)  
 sustitución de especies (véase especies)  
*Synurella*, 177  
*Systema theologicum de preadamitarum hypothesis* (véase De la Peyrière)  
*Systematic Zoology*, 241
- tabaco, 191  
 rábano(s), 108  
 Tahití (véase islas)  
 taiga, 86, 94, 106, 107, 227, 240  
 Tailandia, 142  
 Taiwán (véase islas)  
*Talpa*, 234, 235  
 – *T. caeca*, 234  
 – *T. europaea*, 234  
 – *T. occidentalis*, 234  
 – *T. romana*, 234  
 – *T. stankovici*, 234
- Talpidae, 234, 235  
 Tanganyika (véase lagos)  
 Tanzania, 116, 176  
 rapir(es), 71, 75, 150, 151, 229, 232  
 Taquiglósido(s), 28  
 taquir (véase tipos de desierto)  
 tar, 74  
 taráxaco, 77  
*Taraxacum*, 196  
 tardigrado (véase metazoos)  
 tarsero(s), 74  
 Tasmania, 74, 125, 142, 145, 190  
 – demonio de, 134  
 raxocenosis, 109  
*Taxodium*, 233  
 taxodonte(s), 76  
 taxón(es), 2, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 40, 42, 56, 57, 64, 66, 68, 70, 80, 82, 93, 97, 98, 165, 169, 180, 202, 230, 233, 257, 306  
 – ciclo del, 255  
 – de agua dulce, 204  
 – endémicos, 74, 80  
 – insulares, 156  
 – monofilético, 270, 303  
 – origen marino 209  
 – polifilético, 305  
 – pulsación del, 255, 255, 257  
 – renovación normal de, 114  
 – superiores, 76, 135, 177, 208  
 – terminales, 273  
 – vicariante, 295  
 taxonomía, 241, 306  
 – fenericista, 17, 274, 276, 288n  
 – filogenetista, 258  
 Tayasuidae, 71  
 té, 191  
 tecameba(s), 168  
 técnicas agrícolas, 197  
 Tebuacán, 205n  
 Tehuantepec, Istmo de, 66, 69, 89, 166  
 teleosteos, 231  
 Teliphonidae, 74  
 temperatura(s):  
 – bosque latifolio, 94  
 – desierto, 94  
 – pradera, 94  
 – selva tropical, 94  
 – taiga, 94  
 – tundra, 94, 94  
 tenebriónido(s), 101  
 – ápteros, 101  
 – micrópteros, 101  
*Tenrecidae*, 74  
 tenrecido(s), 188  
 teoría(s):  
 – de la deriva continental (Wegener), 14, 190, 220, 241, 246, 247, 248  
 – de la emergencia, 199  
 – de la extinción, 155  
 – de la insularidad, 118, 144, 145, 146, 147, 148, 148, 149, 149, 150  
 – de la ramificación, 34, 36, 37, 38, 39



- de la sumergencia, 199
- de los árboles, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 269
- de los asilos, 299, 305
- de los grafos, 274
- de los refugios, 249, 250
- de MacArthur y Wilson, 148, 149, 150
- de Procter, 169
- ESA (energía, estabilidad y área), 117, 118
- insular de MacArthur y Wilson, 214
- teosinte (“madre del maíz”), 194
- terápsido(s), 227
- Tercer Mundo, 198
- Terciario (véase Cenozoico)
- terebinto, 90
- teria, 28, 42
- termita(s), 97, 99, 116
- terofita(s), 77, 78, 102
- Terranova, 123, 171, 223
- Tethys (véase mares)
- Tetrahymena pyriformis* (véase protozoarios ciliados)
- tetraónido(s), 107
- Texas, 14, 52, 119
- Thienemann, A., 204
- Thorne, A.G.
- Thymallus* (véase salmónidos)
- Thymus serpyllum*, 115
- tiburón(es), 231
- Tierra del Fuego, 79, 173
- Tierra Santa, 195
- tierras:
  - firmes, 220
  - negras, 102
- tifón(es), 166
- tigre(s), 95, 161
- tilacino(s), 75
- Tilia cordata*, 238
- tilo (véase también frutas aladas), 233
- silvestre, 238
- Tinamidae, 71
- Tinca tinca*, 207
- ritanis, 76
- Titicaca (véase ríos)
- tlacuache(s), 56, 71
- tocogenético(a)s, 306
- relaciones, 55, 58
- tomate, o jitomate, 86, 191
- romillo, 77
- Tomisidae, 179
- top-down (véase regulación “de arriba abajo”)
- ropo(s), 106
- toro almizclero, 108, 233
- Torres, estrecho de, 267
- tortuga(s), 56, 57, 134, 136
- de tierra, 104
- galápagos, 162
- gigantes, 74, 162
- verde, 160
- tos ferina, 195
- Toscana 173, 210, 230
- Tournefort, J. Pitton de, 7
- toxodonte(s), 75
- track (véase trazo)
- tracoma, 195
- Trafalgar Square, 244, 245
- transfaunación(es), 209
- Transición (véase Zona de Transición)
- transición-sustracción (véase Zona de Transición)
- Transilvania, 211
- trazo(s), 86, 87, 280n, 300, 303
- estándar, 88, 306
- generalizados (o *general tracks*), 65, 86, 88, 261, 272, 273, 273, 274, 279, 280, 304
- individual (o *single track*), 87, 88, 271, 271, 272, 272, 273, 274, 280, 306
- trébol, 191, 196
- Trechinae, 212
- trepadora(s), 77
- Triásico, 97, 111, 135, 136, 137, 221, 225, 227, 229, 247
- Triatoma*, 99
- Trichonthophagus*, 74, 84
- tricóptero(s), 205, 213
- Tridacna gigas*, 176
- Tieste, 210
- Trifolium*, 244
- trigo, 77, 78, 133, 190, 194, 198
- trilobite(s), 134
- Trisetum spicatum*, 289
- Tristán de Cuña (véase islas)
- Trochosphaera*, 168
- trocófora, larva, 172
- trófica(s):
  - cadenas, 113
  - pirámide, 158
- troglobio(s), 213, 214
- terrestres, 213, 214
- trogloxeno, 213
- trogófilos terrestres, 214
- Tropico de Cáncer, 57
- trucha de lago, 251
- Trypanosoma cruzi*, 99
- Tsuga*, 233
- tuatara, 162
- tubérculo(s), 197
- tucán(es), 97
- tularemia (enfermedad), 102
- tulipán, 77
- tundra, 56, 86, 107, 107, 233, 237
- alpina, 108
- ártica, 169
- circumpolar, 108
- Túnez, 84, 231
- tupaido(s), 74
- turbelario(s), 204
- paludícolas (véase planarias)
- Turbellaria* (véase planarias)
- turbera(s), 86, 107
- Turgai (véase mar)

- Turín, 119
- Turkestán, 190
- turnover (véase renovación)
- Turquía, 76, 226, 230
- Typhaeus* Leach, 281, 283
- Typhlocavis lethaea* (véase camarones)
- Tyto alba* (véase lechuzas)
- Ucrania, 79
- Udvardy, M.D.F., 1, 45, 242
- UHZ (véase ambiente subterráneo superficial)
- uidián, o uadi, 100
- umbelífera(s), 79
- úmbridos 207
- ungulado(s), 69, 74, 102, 196
- parásitos de, 195
- unidad(es):
  - biogeográfica regional, 65, 66, 91, 307
  - biótica regional, 65, 89, 307
  - eorológicas, 3
  - Geográfica Operacional (*Operational Geographic Unit*, oGU), 288n, 290, 292
  - regional, 3
  - Taxonómica Operacional (*Operational Taxonomic Unit*, oTU), 288n, 302
- Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza y sus Recursos (World Conservation Union, wcn), 141
- Unionidae, 175
- Universal Transversal de Mercator, proyección (véase Mercator)
- UPGMA (*Unweighed Pair Group Method using arithmetic Averages*), 287
- Upper Hypogean Zone* (véase ambiente subterráneo superficial)
- Urales (véase sistemas montañosos)
- Urállico (véase, mar)
- Urano, 5
- uricotelico(s), 101
- urraca(s), 106
- urticácea(s), 79
- Uruguay, 209
- río (véase ríos)
- Uruguayia*, 166
- Usambara (véase sistemas montañosos)
- Usinger, R.L., 18
- UTM (véase Mercator)
- vagilidad, 149
- baja, 177
- total, 242, 245, 307.
- Valparaíso, 174
- vampiro(s), 71
- Vampyroteuthis infernalis*, 176
- Vancouver, 130
- Varanus komodoensis* (véase gigantismo de los reptiles)
- variabilidad:
  - fenotípica, 111

- genotípica, 111
- variación(es):
  - ecogenética, 262
  - genética, 198
  - geográficas, 262, 295
  - térmicas, 239
- varicela, 195
- variedades cultivadas (véase cultivar)
- Varignon, teorema de, 59, 62, 282
- várzea(s), 99
- Vavilov, Nicolai I., 198
- vegetal(es), 76, 196, 180, 190, 227
- velde, 101
- veliger (véase etapa planctónica)
- velocidad del escurrimiento, 210
- venado(s), 69, 99, 106, 107, 151, 161, 238, 286
- Venezuela, 151, 169, 173, 270n
- Veracruz, 119
- Veronica* spp., 191
- vertebrado(s), 24, 57, 78, 96, 97, 99, 100, 101, 104, 105, 107, 151, 228, 248, 249
- fósiles, 226
- superiores, 104
- terrestres, 139, 164
- vía de expansión preferencial, 121
- víbora(s), 74
- vicariancismo, 278
- vicariante:
  - ecológico, 134, 262
  - geográfico, 262
- vicarianza, 7, 13, 21, 22, 93, 200, 209, 258, 258, 260, 261, 262, 263, 265, 271, 272, 279, 279, 289, 307.
- dinámica, 279, 290
- enmascarada, 203
- fenómenos de, 248, 263
- geográfica, 292
- vicuña(s), 108
- vid, 190
- Viejo Mundo (o Viejo Continente, 5, 6, 7, 56, 57, 82, 101, 106, 191, 192, 194, 195, 196, 249, 262
- vikingos, 240
- vilano(s), 125
- vinchuca(s), 99
- viperido(s), 101
- viruela, 195
- virus, 144, 198
- visión general del mundo, 267, 267n
- visón(cs), 107
- vivéridos (o Viverridae), 69
- vizcachas(s), 75
- Volga (véase ríos)
- Vomero, V., 36, 278
- Wallace, A.R., 5, 7, 12, 56, 66, 97, 113, 241, 248
- Línea de (véase líneas)
- Wallacea, 13, 67, 74
- Washington, 116
- wcmc (véase Centro Internacional de
- Monitoreo para la Conservación)
- wcn (véase Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza y sus Recursos)
- Weber, 67
- Wegener, A. (véase también teoría), 14, 15, 173, 220, 241, 247, 293
- Wegeneriella*, 173
- Weltanschauung* (véase visión general del mundo)
- Welwitschia mirabilis*, 100
- Wiley, E.O., 18, 19, 245, 292
- Willdenow, 13
- Williams, C.B., 165
- Wilson, A.C., 193
- Wilson, E.O. (véase también MacArthur), 18, 255
- Wilson, J.T., 221n
- Woese y Fox, 166
- Wolpoff, M.H., y A.G. Thorne, 193
- Woodward, S.P., 8
- Würm (véase glaciaciones)
- Xanthorrhoea*, 80
- xantofila(s), 80
- Xenarthra*, 188
- xilobios, 156
- Yemen, 191
- Yugoslavia, 77
- Zagros (véase sistemas montañosos)
- zanahoria, 191
- zarigüeya(s), 76
- zarza(s), 107
- Zelleriella* (véase opalínidos)
- Zimmermann, E.A.G., 7
- Zodaridae, 179
- zona(s):
  - abisales 198, 199
  - áridas, 79
  - bético-magrebina, 243
  - de agotamiento (*sink areas*), 51, 118, 306
  - de anisotropía negativa (véase anisotropía)
  - de distribución, 89, 118
  - de dispersión, 154
  - de extinción, 140
  - de subducción, 144
  - de suministro (*source areas*), 50, 51, 118, 148, 306
  - de superposición, 279
  - de Transición, 9, 12, 13, 66, 67, 73, 77, 89, 307.
  - análisis (véase análisis)
  - China, 68, 68, 74, 248
  - de América del Sur, 71, 75
  - en el sentido de Darlington: transición-sustracción, 74, 248
  - Mexicana, 69, 89, 89, 190, 248, 249, 255
  - de tundra (véase tundra)
- Zondec, M.Y., 293
- zoocoría, 127, 129
- zoogeografía (véase zoología geográfica)
- Zoogeography of Caribbean Insects* (véase Liebherr)
- zoología geográfica, 7, 13, 68, 248, 297
- zopilote(s), 262
- zorro(s), 104, 106, 107
- ártico, 108
- zosteraza(s), 80
- Zullini, A., 282
- Zunino, M., 24, 26, 212n, 282

Este libro se terminó de imprimir y encuadernar  
en el mes de enero de 2003 en Impresora y  
Encuadernadora Progreso, S.A. (IEPSA), calzada  
de San Lorenzo, 244; 09830 México, D. F.

*Se tiraron 2000 ejemplares*

Diseño, formación y preparación del material gráfico:

*Mauricio Vargas Díaz*  
con tipos Adobe Garamond, Futura  
y Optima, en cuerpos de 11:12, 10:11  
y 9:10 puntos de pica

Corrección:

*Abdiel Macías Arvizu, Diego Iturriza*  
y *Juan José de Giovannini*

Preparación del índice analítico:

*Abdiel Macías Arvizu*

Preprensa:

*Alta Resolución*

Cuidado de la edición:

*Marcela Pimentel*

Coordinación editorial:

*María del Carmen Fariás*

**E**l objeto de estudio de la biogeografía —nos dicen los autores— es la distribución espacial de los seres vivos; y su objetivo principal es la descripción y el análisis, en términos causales, de la distribución de los seres vivos, tanto en su dimensión actual como en el transcurso histórico.

El elemento básico de toda investigación o estudio biogeográfico es el área de distribución de los organismos. Las áreas de distribución, reconocidas y figuradas en un mapa, con sus fronteras y su estructura, pueden estudiarse de acuerdo con enfoques diferentes.

El enfoque *sistemático-descriptivo* de la biogeografía utiliza los datos sobre las áreas de distribución con finalidades múltiples. La biogeografía regional suele reconocer una serie de categorías (regiones, provincias, etc.) y organizarlas en un esquema jerárquico, intentando así clasificar la superficie de la Tierra según criterios que no difieren sustancialmente de los de la clasificación linneana.

El enfoque *causal* tiene por objeto interpretar los factores que influyen en la distribución geográfica de los seres vivos.

En síntesis, el objetivo de la biogeografía tiene dos caras, que, sin embargo, están profundamente integradas: utilizar las distribuciones de los seres vivos para reconstruir la historia de la Tierra y, al mismo tiempo, interpretar las distribuciones aplicando las teorías de la historia de la Tierra y de la evolución orgánica.

En fin: en su Prólogo a esta edición en español, nos dicen los autores: “el doctor Gonzalo Halffter, del Instituto de Ecología (Xalapa, Veracruz, México), manifestó su interés en este libro y durante su elaboración nos suministró generosamente tanto su asesoría como valiosos materiales, también inéditos”, con lo cual cumplen la tarea que se habían impuesto: “ofrecer al público iberoamericano no una simple versión en castellano de un libro publicado en 1995, sino una revisión y una puesta al día del texto original.”



www.fce.com

