

HISTORIA DEL DESARROLLO Y LA RECEPCIÓN DE LAS IDEAS PANBIOGEOGRÁFICAS DE LÉON CROIZAT

por

Jorge Llorente^{1,2}, Juan J. Morrone¹, Alfredo Bueno³, Roger Pérez-Hernández⁴,
Ángel Viloría⁵ & David Espinosa⁶

*El experimentador de los Espacios tiene que impugnar "geológicamente"
ese proceder: muestra que el pretendido espaciotiempo vacío está poblado
por unos habitantes.... e inventa una escritura capaz de nombrarlos.*

Sobre los espacios: pintar, escribir, pensar. J. L. Pardo, 1991

Resumen

Llorente, J., J. Morrone, A. Bueno, R. Pérez, A. Viloría, & D. Espinosa: Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(93): 549-577, 2000. ISSN 0370-3908.

El botánico italo-americano Léon Croizat (1894-1982) desarrolló el método panbiogeográfico al ponderar básicamente sus metáforas "vida y tierra evolucionan juntas", "dispersión = translación en espacio + diferenciación morfológica" y "la dispersión se repite por siempre". Este método esencialmente consiste en marcar las distribuciones de organismos en mapas y conectar las localidades de colección o áreas de distribución disyuntas mediante líneas llamadas trazos. Los trazos individuales de grupos de organismos no relacionados son repetitivos, y las líneas resultantes de su coincidencia son trazos generalizados que indican la preexistencia de biotas ancestrales, subsiguientemente fragmentadas por cambios tectónicos y/o climáticos. A pesar de que los autores pertenecientes al 'establishment' dispersionista descalificaron las contribuciones de Croizat, otros consideraron que Croizat

1 Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. postal 70-399, 04510 México D.F., México.

2 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

3 Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, 09320 México D.F., México.

4 Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apdo. 47058, Caracas 1041-A, Venezuela.

5 Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Apdo. 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

6 Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, Av. Guelatao 66, Col. Ejército de Oriente, 09230 México D.F., México.

adelantó la fundación de una nueva síntesis en biología comparada. Aquí llevamos a cabo un análisis geográfico del cambio científico, en que se presenta y compara la recepción de las ideas de Croizat en los Estados Unidos, Nueva Zelanda y América Latina, además de comentar brevemente la divergencia en cuanto a sus ideas originales.

Palabras clave: Biogeografía, trazos, nodos, historia de la biogeografía, Venezuela, Nueva Zelanda, México, Argentina.

Abstract

The Italo-American botanist Léon Croizat (1894-1982) developed the methodology of panbiogeography, based on his metaphors "life and Earth evolve together", "dispersal = translation in space + form-making", and "dispersal forever repeats". The panbiogeographic method is basically to plot distributions of organisms on maps and connect the disjunct distribution areas or collection localities together with lines called tracks. Individual tracks for unrelated groups of organisms are repetitive, and the resulting summary lines are generalized tracks that indicate the preexistence of ancestral biotas, subsequently fragmented by tectonic and/or climatic changes. Although authors belonging to the dispersalist establishment dismissed Croizat's contributions, others considered that Croizat advanced the foundations of a new synthesis in comparative biology. We attempt herein a geographical analysis of scientific change, where the reception of Croizat's ideas in the United States, New Zealand, and Latin America is presented and compared, and divergence concerning his original ideas is briefly commented.

Key words: Biogeography, tracks, nodes, history of biogeography, Venezuela, New Zealand, Mexico, Argentina.

Léon Croizat fue una de las figuras más controvertidas en la historia de la biología comparada del siglo XX. Originalmente se formó como botánico experto en el Jardín Botánico de Nueva York. Estudiante de la evolución y de la distribución de lo vivo, se convirtió en crítico del darwinismo. No sólo se apartó de la explicación permanentista a la distribución geográfica de los seres vivos, sino del propio mecanismo de evolución darwinista, que asigna a la selección natural un papel preponderante como agente del cambio orgánico. Las ideas de Croizat resultaron atractivas para algunos biólogos, debido a que sugieren la posibilidad de una nueva síntesis evolutiva, más amplia e integral, que conjuga los conceptos de espacio, tiempo y forma. A través de sus propuestas biogeográficas (Croizat, 1952, 1958, 1964, 1976), y más aún luego de su amalgamamiento con la sistemática filogenética de Willi Hennig (Nelson & Platnick, 1981), Croizat contribuyó de manera significativa a una visión nueva de la biología comparada. Pese a que en principio sus ideas fueron rechazadas por los integrantes del 'establishment' neodarwinista y dispersionista, varios autores de diversas áreas del mundo comenzaron a aplicarlas a partir de las últimas décadas del siglo XX.

Nuestro objetivo es contribuir a la historia de la panbiogeografía, mediante un análisis geográfico del cambio científico, comparable a los de Dupuis (1979) y Craw

(1992) para la recepción temprana de la sistemática filogenética hennigiana. Primero esbozaremos algunos aspectos biográficos de Croizat, luego presentaremos brevemente sus ideas sobre evolución y biogeografía, y finalmente nos referiremos a la recepción de sus ideas en algunas partes del mundo, comentando las divergencias posteriores en relación con la formulación original de este autor.

Síntesis biográfica de Léon Croizat

El punto geométrico es invisible. De modo que hemos de definirlo como un ente abstracto..., el punto significa interrupción, no-existencia (componente negativo) y al mismo tiempo es un puente entre una unidad y otra (componente positivo)... exteriormente, el punto es simplemente el elemento práctico, utilitario... Debajo de lo práctico o lo "funcional" quedamos muertos sin vida..., la nueva ciencia... sólo podrá surgir cuando los signos se vuelvan símbolos... el punto muerto se convierte en un ser viviente... El punto es el resultado del choque del instrumento con la superficie material... Al tener lugar el choque la base queda fecundada...

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Algunos aspectos de la vida de Léon Croizat han sido comentados por Croizat (1982), Craw (1982, 1984a,b), Zunino (1992), V. J. Croizat (1997), Morrone (2000) y Díaz & Gómez (2000). A continuación presentaremos una síntesis.



Figura 1. Profesor León Croizat en 1951, acompañado de algunos indígenas durante una caminata de recolección en el Amazonas venezolano. La foto fue publicada por Joseph Grelier (1954) quien fuera el jefe del grupo expedicionario francés en la Exploración a las nacientes del Río Orinoco.

Léon Croizat (Fig. 1) nació en Turín (Italia) el 16 de julio de 1894 y murió en Coro (Venezuela) el 30 de noviembre de 1982. Su familia originalmente era de Bresse, Francia. Su padre, Víctor Croizat, nació en Chambéry, y su madre Marie Chaley fue natural de Lyon (Croizat *in* Texera, 1998: 680). Su padre fue un industrial adinerado que se dedicó a la explotación petrolera en Italia y Rumania, y se destacó como pionero en las industrias eléctrica y automotriz. Cuando Léon tenía seis años, sus padres se separaron, y para el año de la muerte de su padre (1915) la familia estaba en bancarota.

Desde muy joven, Croizat se aficionó a la naturaleza. Con frecuencia era invitado a la casa del Conde Peracca, un herpetólogo aficionado de Turín, donde pasaba horas en su invernadero, entre iguanas gigantes y tortugas de Galápagos. Allí Croizat comenzó a interesarse por la taxonomía y la teoría evolucionista de Darwin. Sin embargo, su padre se oponía a que se dedicara a las ciencias naturales, a las que consideraba un mero pasatiempo, y prefería que siguiera la carrera de ingeniería. **Craw & Heads** (1988) destacaron la relevancia de esta 'conexión turinesa', que podría implicar el reconocer a Daniele Rosa -autor de la teoría de la hologénesis- como uno de los precursores intelectuales de Croizat. No obstante, de acuerdo con **Luzzatto et al.** (2000), esto es erróneo, ya que en realidad Croizat descubrió la obra de Rosa recién en 1963, cuando Colosi le envió una copia de la *Ologenesi* (Croizat, 1978: 60).

Entre 1914 y 1918, Croizat sirvió en el ejército italiano, donde llegó a ser Capitán de Infantería. Tuvo dos hi-

jos: Víctor, nacido en Trípoli (Libia) en 1919, y Georgette, nacida en Turín en 1921. Al finalizar la Primera Guerra Mundial, obtuvo un doctorado en jurisprudencia en la Universidad de Turín (1919) y comenzó a trabajar con un amigo en un molino textil, pero el ascenso del fascismo lo obligó a emigrar a los Estados Unidos de Norteamérica. En 1924 arribó a Nueva York, mientras que su esposa y sus hijos permanecieron por un tiempo en Ceyzerieu (Francia), para viajar más tarde a reunirse con él. Durante sus primeros años en América, Croizat pasó por algunas penurias económicas, ganándose la vida mediante diversas ocupaciones; más tarde comenzó a pintar acuarelas y después de participar en varias exhibiciones de arte llegó a obtener cierto éxito. Hacia fines de la década del 20, gozaba de solvencia económica, pero cuando el mercado para obras de arte decayó, debido principalmente a la caída bursátil de 1929, Croizat y su familia decidieron regresar a Europa, para probar mejor suerte en París. Allí encontraron que la situación era aún peor, sobre todo porque unos años antes Croizat se había nacionalizado estadounidense y no conseguía permiso de trabajo, por lo que decidieron regresar a Nueva York.

Esta vez, Croizat consiguió trabajo identificando plantas para un inventario topográfico que se estaba llevando a cabo en los parques de Nueva York. Mientras realizaba esta tarea, visitaba con frecuencia el Jardín Botánico del Bronx, donde conoció a su director, el Dr. E. D. Merrill. Éste habría de ser fundamental para su futuro, ya que cuando asumió la dirección del Arnold Arboretum de la Universidad de Harvard, en 1937, contrató a Croizat como asistente técnico. Allí tuvo a su disposición un importante jardín botánico, un enorme herbario y una riquísima biblioteca especializada. En esta última pasaba horas, leyendo y traduciendo innumerables trabajos, ya que como parte de su formación intelectual, Croizat era políglota: el francés y el italiano eran sus lenguas maternas y además leía, hablaba y escribía fluidamente en latín, español, portugués, inglés, alemán y ruso; también leía el griego con ayuda del diccionario.

Mientras desempeñaba sus tareas en Harvard, Croizat comenzó a publicar trabajos botánicos, sobre todo referidos a la sistemática de plantas cactáceas y euforbiáceas. En una ocasión envió un manuscrito para ser publicado en la revista del Arboretum, en el cual criticaba un trabajo del influyente botánico inglés T. A. Sprague, de los Jardines Botánicos de Kew. Esta revista, rechazó el manuscrito debido a que consideraba inadecuada la crítica a Sprague. Sin embargo, el trabajo fue publicado eventualmente en otro medio. Este hecho, sumado al carácter peculiar de Croizat, fueron razones para que progresivamente se crea-



Figura 2. Algunos de los cuadernos de notas acumulados por Croizat en Harvard, hoy conservados en su residencia, Coro, Venezuela. Fotografía J. J. Morrone.

7 Novembre, 1948

Cher M. Pittier,

Mille fois merci de votre lettre du 5 oct. qui vient de m'arriver. Tout est réglé pour le départ et je vous suis excessivement reconnaissant de l'intérêt auquel vous me faites preuve. Vos amis sont certainement aussi pleins.

Je partirais volontier dans un mois s'il n'était de deux raisons que je vous laisse à juger. Ma fille aura un enfant (son premier) dans le courant du mois de décembre prochain, et tout a été arrangé avec un docteur de Boston depuis longtemps. Elle est actuellement chez nous, et elle ne nous quittera pas avant la première semaine de janvier 1949.

Pour ce qui me concerne de plus près - pour ainsi dire - j'ai des engagements avec un éditeur auquel je dois livrer le manuscrit d'un manuel de phytogéographie générale avant le mois de mars 1949. Il s'agit d'un travail sur des bases entièrement nouvelles, c'est-à-dire qui ne contiennent pas de la théorie mais des faits. On y analyse en détail les courants d'immigration qui s'en viennent, par exemple, au Royaume tout aussi bien qu'à Bornéo. Ce travail qui n'a coûté pas moins de dix ans d'efforts soutenus est presque achevé, et sera mis aux mains de l'éditeur à la fin de Janvier 1949.

Les deux raisons que je viens de vous dire m'empêcheraient de quitter New York avant la première semaine du mois de Février 1949, soit dans deux mois et demi au plus long.

Pour ce qui est de ma vie, le voici. Née à Turin (Piémont) de parents de pure origine française (mon père était de Chambéry, au nord de Lyon, et toute sa famille est originaire de la Bresse) j'y fis mes études, en sortant diplômée d'université en 1919. Je parle donc Français et Italien comme mes langues-mères. Ayant fait de solides études classiques, je mane le Latin sans aucune difficulté, ce qui me veut de faire les descriptions pour de nombreux amis ici. J'ajouterais que dans des buts professionnels j'appris le Russe (que je lis fort couramment) et l'Allemand. Naturellement, je parle et écris Anglais. Je comprends parfaitement l'Espagnol, que je lis comme le Français, et que je parle tout juste pour les besoins courants à l'heure actuelle. Le Portugais ne me fait aucune difficulté. Au point de vues langues, je puis donc rendre d'assez bons services.

La tournure des affaires européennes à partir de 1919 me conseilla de quitter le vieux monde alors qu'il en était encore temps. Je vins aux Etats Unis en 1924 et plusieurs années s'écoulèrent dans le courant desquelles je travaillais au service des parcs de New York, en me perfectionnant, entre-temps en Anglais. M. le Dr. Merrill me fit entrer à l'Arnold Arboretum à Harvard en 1937. J'y fus assistant de M. le Prof. Rehder à partir de 1939, lors de mon retour d'une mission au Muséum de Paris pour le compte de l'Université.

(T) le 18 Juillet 1948.

Pour ce qui est de voyager ce sera
 pour un moment, mais pour
 pas plus tard.

Profitent des moyens vraiment hors lignes qui me furent mis sous le main par les bibliothèques et les herbiers d'Harvard je ne suis occupé pendant ces dix ans de botanique générale au sens le plus complet du mot. Je connais assez bien la littérature professionnelle classique et courante et tous les points de vue. Je suis à jour de toute question de morphologie, et de classification, nomenclature, etc. Je suis donc tout à fait disposé de faire quoique ce soit à vos services. Je ne prétend aucunement de me mêler des travaux qui ne me regarderaient pas, mais je puis vous dire d'autre part que je tiens en mes mains environ 350 carnets de notes les plus diverses, sur véritable vade-mecum de questions botaniques avec toutes sortes de rappels, croquis etc. Quand on a le bonheur d'avoir sous la main une bibliothèque comme celle de l'Arnold Arboretum on serait fou de ne pas en profiter. Soyez très certain que j'en ai profité, et profité dans toute la mesure de mes moyens.

Mon intérêt aux Euphorbiacées est connu bien qu'il ne représente qu'une moindre partie de mes aspirations ici. Evidemment, je serais heureux de me dédier à l'étude votre flore de tout genre que vous jugerez convenable d'indiquer. La nature m'intéresse dans tous ses aspects.

Vous pourrez également des références à son sujet en vous adressant à M. le Prof. Alfred Rehder et à M. le Dr. Merrill à l'Arnold Arboretum, et à M. E. P. Killip au Smithsonian Institute à Washington.

Veuillez me dire s'il est autre chose que vous désiriez de savoir, ou des références supplémentaires qui vous seraient nécessaires. J'ai assez de connaissances dans le camp botanique, M. A. Dugand de Bogota, par exemple, étant un nombre de mes bons amis.

Je ne vous demande pas quelle sera la durée de mes services chez vous, car ce serait un peu courir que de s'occuper de ces questions à l'heure qu'il est. Je puis néanmoins vous assurer que, Latin de bon sens, je verrais sans déplaisir l'occasion de mettre à profit en Amérique Latine ce que j'ai pu apprendre au pays ou le dollar tout puissant à se concentrer des moyens inouïs. Il se pourrait, comme toute, qu'il y ait beaucoup trop de certains côtés, et que la manie qui sert de me s'occuper que de quelque "specialty" finisse par unir par rapport à des vues plus profondes. J'ai observé et pendant de longues années, et vous devinez sans peine ce que j'ai pu conclure.

Agrées, cher M. Pittier, mes plus sincères salutations,

Leon Croizat

Leon Croizat
 Arnold Arboretum
 Harvard University
 Jamaica Plain 50 Mass.
 U.S.A. - J'ai aussi un fils, Victor, diplômé de la Syracuse University, Faculty of Forestry, qui fait actuellement sa carrière dans l'armée; il y est major des U.S.A. Marines, ayant fait le guerre de Guadalcanal à Iwo-Jima, et stationne actuellement à Honolulu.

Figura 3. Facsimil de la carta de presentación que envió León Croizat al Dr. Henri Pittier en Venezuela (cortesía Y. Texera, archivos del Instituto Botánico de Caracas).

Croizat, puesto que este último había realizado determinaciones taxonómicas de las euforbiáceas que el sabio suizo había enviado a los Estados Unidos, desde el incipiente herbario nacional de Venezuela. Así, el 5 de octubre de 1946 le informó que, en vista de su posición como jefe del Servicio Botánico y el apoyo de amigos en el gobierno, podría ofrecerle un trabajo temporal. De tal suerte que Croizat presentó su currículum a Pittier en una carta fechada el 7 de noviembre de 1946, en donde se deja ver que la decisión de trasladarse a Venezuela era algo inminente.

En marzo de 1947, Croizat llegó a Venezuela y el día 15 comenzó a trabajar en el Servicio Botánico del Ministerio de Agricultura y Crfa, cuya sede estaba en Caracas. En un informe de Pittier de 1948 (Texera, 1991) dijo lo siguiente de Croizat: "*botánico versado en taxonomía, especializado en el estudio de las euforbiáceas, cactáceas, lentiburlariáceas, droseráceas y sarraceniáceas. Además de sus funciones como botánico de este departamento, está encargado oficialmente de la parte botánica en el Proyecto de Reforestación de Tacagua*". Una transcripción completa del referido documento (Texera, 1998) descubre que León Croizat habría venido a este país por corto tiempo, pero en vista del entusiasmo despertado por la naturaleza venezolana decidió quedarse un lapso adicional. Ese lapso sería nada menos que los 34 años que le restaban de vida.

En Caracas también atendió suplencias como docente en botánica en la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela pero, en 1950, luego de rescindir su contrato con el Servicio Botánico, se trasladó al occidente del país (Mérida), donde fue admitido como profesor ordinario de botánica y ecología en la Escuela de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes. Hizo allí un estudio de la faja xerófila andina (Croizat, 1954), en donde se dejó ver su creciente inclinación a la comparación fitogeográfica de estos enclaves biológicos, y que luego traería a discusión con motivo de una visita a las zonas áridas andinas de Chile (Croizat, 1961). La Junta Militar de Gobierno lo designó, en 1951, el botánico oficial de la Expedición Franco-Venezolana que alcanzó por primera vez y exploró las fuentes del río Orinoco. Este período resultó decisivo en el rumbo que tomaría su vida en el futuro próximo. Esta expedición debiera considerarse de manera especial entre las misiones científicas hacia áreas inexploradas de Suramérica durante el siglo XX, ya que a pesar de sus considerables logros para la ciencia, fueron pocos los incidentes gloriosos, medidos frente a la hazaña de aquel heterogéneo contingente humano comprometido bajo una coordinación militar, de sobrevivir a

una seguidilla incomparable de expectativas, penurias, agotamiento, hambre, enfermedades, humillaciones y, finalmente, decepciones y desconciertos. Por lo menos cinco versiones originales y de primera mano (Contramaestre, Ríquez-Iribarren, Grelier, Gheerbrant, Anduze y Lichy) ofrecen un panorama elocuente (a veces contradictorio) sobre las extremas incomodidades físicas y psicológicas en las que se desarrolló esa empresa. Uno de los testimonios más impresionantes de la participación de León Croizat en esta aventura lo consignó el insigne entomólogo venezolano Pablo Anduze (1960: 48-49):

"Sigue León Croizat, botánico y erudito científico. Pese a su edad trabajó con un ahinco y una fortaleza ejemplares, hasta el momento de la crisis de la última evacuación. Muchas cosas influyeron en el ánimo de Croizat. Luchaba mentalmente contra el tiempo, pues tenía una imperiosa necesidad de regresar a Estados Unidos de Norte América en día determinado. Luego principió a sufrir atroces y desesperantes dolores de muelas y más tarde, en el Ugueto, sufrió una gastroenteritis que minó definitivamente su salud, cuando menos por la duración de la expedición. Por propia voluntad fue evacuado desde el primer campamento después del Ugueto. Hay detalles que no se olvidan. Ninguno de nosotros tomó notas con tanto afán como Croizat. De su pluma hubiese salido una historia de la Expedición del Orinoco que sería documental, porque Croizat tiene un estilo clarísimo y minucioso, pero parece que una parte de sus notas de viajes se perdió.

Cada conversación con Croizat era una clase de botánica, una discusión sobre ecología o una disertación sobre historia. Al llegar al campamento de la base del Raudal Dickey y habiendo caminado por una vertiente extremadamente abrupta del sitio, Croizat se dio cuenta de que no podía seguir adelante con los "40 kilos" con los que decía el Mayor Ríquez que iniciaría las marchas. Manifestó claramente su deseo de ser evacuado, tanto porque se daba cuenta de que sus capacidades físicas disminuían, como por el temor de convertirse en rémora para los demás compañeros. El Mayor aprovechó la oportunidad para depurar el equipo, basado en los exámenes del médico, que ya habían sido efectuados en la confluencia del Ugueto. El regreso de Croizat a la civilización fue una odisea. Muchas veces he pensado en lo que ha debido ser esa bajada. No había uno solo del grupo, salvo los peones, a quienes nada importaba, que llevara la mente tranquila: uno desesperado por salir de lo que consideraba un infierno, otro con urgente necesidad de regresar; Lichy decepcionado por no haber podido seguir el viaje y Boutron [sic] anonadado porque no lo dejaron proseguir. Ni siquiera tenían seguridad en sí mismos, porque el grupo de hombres que formaba el equipo de evacuación, salvo Joaquín Conde, no era el mejor que pudo haberse escogido y los escollos naturales entre el sitio de evacuación y el Raudal Waika, que no hacía tanto tiempo habían sobremontado con la ayuda de todo el contingente, eran los peores encontrados en todo el viaje."



Figuras 6 y 7. Jardín Botánico Xerófito 'Léon Croizat', Coro, Venezuela. Izquierda: vista de la entrada; derecha: interior. Fotografías J. J. Morrone.

habían establecido en 1970 (Figs. 6 y 7). Croizat falleció de un ataque cardíaco el 30 de noviembre de 1982, a los 88 años de edad. Catalina Croizat murió el 29 de julio de 1997, cuando contaba 89 años. Los restos de ambos reposan en una tumba común, totalmente rústica y sin ningún ornamento, en el cementerio público de Coro (Fig. 8).

La evolución según Croizat

El tamaño y las formas del punto varían..., el punto puede ser determinado como la más pequeña forma elemental....Es difícil señalar límites exactos para el concepto de "la más pequeña forma".

El punto puede desarrollarse, convertirse en superficie e inadvertidamente llegar a cubrir toda la base o todo el plano..., es la relación de tamaño la que de un modo preciso fija la idea de punto...saber matizar..., o conferir alguna inestabilidad al movimiento positivo (en ciertos casos negativo)...., combatir a la naturaleza mediante la abstracción...., formular conceptos más exactos y efectuar mediciones más rigurosas. En este sentido, la expresión cuantitativa, se volverá inevitable...el esfuerzo para dar un salto más allá, con objeto de establecer nuevos valores, y en último término, fórmulas nuevas. Las fórmulas caducan y deben ser reemplazadas por otras nuevas.

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Antes de adentrarnos en el método biogeográfico de Croizat, comentaremos brevemente sus concepciones acerca de la evolución. **Croizat** (1958, 1964) consideraba que para entender el proceso de la evolución orgánica resultaba fundamental desarrollar un concepto de evolución dirigida internamente. **Grehan** (1984) hizo notar que el mismo Darwin trabajó sobre un concepto similar, al cual se refirió como las 'leyes del crecimiento'. **Craw** (1984) sostuvo que aunque Darwin reconoció a la selección natural como el proceso fundamental de la evolución, hay escritos suyos donde se evidencia que reconocía a las 'le-

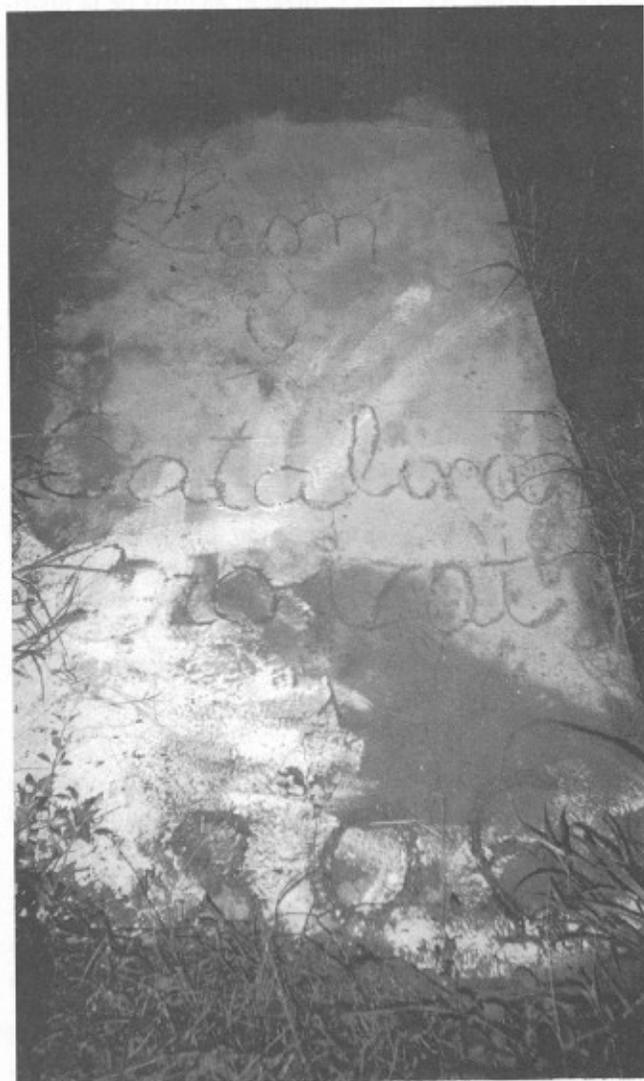


Figura 8. Tumba de Léon y Catalina Croizat, cementerio de Coro, Venezuela. Fotografía Juan J. Morrone.

yes del crecimiento' como un proceso de mayor importancia que la selección natural. **Craw** (1984) mencionó algunos pasajes de la obra de Darwin en los que se resalta que la modificación de rasgos variados ha tenido como causa a las leyes del crecimiento y no a la selección natural. Darwin pensaba que con su concepto de selección natural no había sino apenas delineado un esbozo del complejísimo problema del origen de las especies, y que podía haber otras leyes complejas que aún era necesario investigar.

Mientras que para la síntesis neodarwiniana la evolución es 'descendencia con modificación' y 'cambio en la frecuencia de genes', para Croizat la evolución no queda circunscrita a la forma, sino que es la síntesis de espacio, tiempo y forma. Así, para Croizat el análisis de la distribución orgánica implica entender el proceso de la evolución en el tiempo y en el espacio.

Al igual que diferentes críticos del darwinismo, Croizat también criticó la sobrevaloración de la selección natural y dirigió su interés a la ortogénesis como un proceso evolutivo importante, analizando su relación con respecto a la adaptación. Las ideas ortogenetistas de Croizat pudieran provenir de la influencia de Rosa y su teoría de la hologénesis. Si bien dentro del pensamiento ortodoxo evolucionista se admite que hay tendencias evolutivas ('trends'), éstas a fin de cuentas se atribuyen al efecto de la selección natural. Croizat refutaba esta afirmación, argumentando que existen tipos estructurales de organización a los cuales pertenecen los diversos organismos, independientemente del ambiente en el que vivan y de las adaptaciones que posean. Ello implica que el tipo de organización estructural se hereda, con independencia de las presiones del ambiente. De ahí que la ortogénesis de Croizat se refería a los procesos de determinación no ambiental que se heredan y que 'orientan' a los organismos sin cuenta de las condiciones ambientales, y no al concepto de evolución progresiva y dirigida.

Darwin también reconoció la intervención de procesos no ambientales en la evolución orgánica, referidos en *El origen de las especies* como 'leyes del crecimiento'. Aunque reconoció al proceso vicariante como el responsable de producir un patrón en mosaico de formas que se reemplazan espacialmente, terminó supeditando ese fenómeno a los centros de origen y la dispersión, y la ortogénesis a la selección natural. Aunque se decidió por la selección natural, Darwin sostuvo que aún había mucho por aprender acerca de las 'leyes del crecimiento'. Croizat consideró que Darwin no fue capaz de resolver la tensión entre sus ideas seleccionistas y ortogenetistas, y aunque mostró una con-

cepción pluralista al reconocer la intervención de la vicarianza y la ortogénesis en el proceso evolutivo, falló en ponderar suficientemente su importancia.

Sin embargo, la ortodoxia neodarwiniana vinculó a las corrientes ortogenetistas con ideas finalistas, progresionistas y direccionales, y las condenó como acientíficas, acusándolas de apelar a causas misteriosas sin sustento empírico. No obstante, **Grehan** (1984) argumentó que la ortogénesis, en el sentido de Rosa, Croizat y Darwin, no tiene nada de misterioso ni teleológico, ya que simplemente propone que la forma cambia como consecuencia de un cierto estadio inicial de acuerdo con leyes genéticas y potenciales evolutivos.

Según Croizat, la ortogénesis determina el tipo y amplitud de variación sobre la que puede actuar la selección natural, de modo que ésta se ve reducida tan sólo a jugar un papel secundario, ya que no puede actuar más allá de la variación proporcionada. Ello implica que las adaptaciones deben analizarse primero como estructura, antes que como la función resultante. Así, la adaptación se compone de: (1) una 'adaptación estructural', que es primaria y ortogenética, y (2) de una 'adaptación ambiental', que es secundaria y mediada por la selección natural. Ello evita la confusión conceptual que evidencian términos como 'ventajoso', 'selectivo', 'no adaptativo', 'preadaptativo' y 'neutral', que se enfocan sobre el aspecto funcional. Croizat consideró que era crucial determinar el mecanismo subyacente a la ortogénesis.

Croizat aceptaba que la variación es la materia prima sobre la que actúa la evolución, pero negaba terminantemente que tal variación sea azarosa, sino que por el contrario, está orientada por limitaciones históricas, representadas por los tipos básicos de organización. De este modo, las reglas básicas de la evolución orgánica, a través del tiempo y del espacio, pueden resumirse como sigue:

- (1) La 'selección natural' trabaja con lo que aporta la ortogénesis. Ello implica que la selección natural no es el elemento creativo de la evolución; en el mejor de los casos sólo poda y elimina, pero carece de poder generativo. Se limita a actuar a nivel de especies y subespecies. Con ello, Croizat cuestiona uno de los fundamentos del darwinismo, que es asumir la misma causalidad para la micro y la macroevolución. Las macromutaciones, es decir, las mutaciones orientadas en series, constituyen el elemento fundamental del desarrollo [la duda surge: ¿era Croizat un conocedor de la genética, de los mecanismos de variación genética?; esta afirmación está en el mismo tenor de Rensch, quien en la década de 1940 propuso causalidades diferentes para la micro y la macroevolución, y sobre el

que dirigieron sus críticas los neodarwinistas (gradualistas), principalmente Mayr y Dobzhansky]. Con ello resulta que los elementos internos, como son la herencia y la capacidad de sufrir cambios, son mucho más importantes que los factores externos, como la selección natural y la adaptación. Los factores internos rigen entre el 75 y el 80% del desarrollo. Un colibrí, señala Croizat, es un colibrí, ya sea que habite la costa o los páramos alpinos.

(2) La distribución geográfica actual de un organismo es el resultado de la formación vicariante de grupos taxonómicos que se vieron involucrados en ella y no el subproducto de migraciones a grandes saltos. Toda la biogeografía basada en centros de origen, dispersión, medios de transporte, no es más que pseudociencia.

Panbiogeografía

Una vez el punto se instala en la superficie, se afirma allí de modo definitivo. De esta forma representa la afirmación interna más permanente y más concisa, que surge con brevedad..., no es la forma sino la tensión existente en ella, lo que la caracteriza y constituye el elemento...El elemento "tiempo" se halla casi totalmente descartado...*El punto es la forma temporal mínima...*

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Léon Croizat insistió en que la panbiogeografía es un método de la biogeografía histórica que supone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo que se resume en la metáfora "vida y tierra evolucionan juntas". Tal como fue formulado por Croizat (1958, 1964), la panbiogeografía se oponía al paradigma imperante en el momento —el Dispersionismo— originado con Darwin (1859), aunque con raíces rastreables a varios mitos judeocristianos antiguos (Papavero *et al.*, 1997; Bueno *et al.*, 1999; Llorente *et al.*, 2000). En dos capítulos de 'El origen de las especies', Darwin discutió cuestiones biogeográficas. Para explicar las distribuciones disyuntas —es decir las que poseen taxones emparentados que se encuentran en dos o más áreas ampliamente separadas entre sí— los autores predarwinianos habían postulado la existencia de 'centros de creación' múltiples, mientras que Darwin (1859) las interpretó como resultado de la evolución o descendencia con modificación. Luego de evolucionar en 'centros de origen' a partir de especies preexistentes, los organismos se dispersaban al azar por sus diferentes medios, atravesando barreras preexistentes, para llegar a ocupar nuevas áreas. A partir de las ideas de Darwin, surgió el paradigma dispersionista, impulsado en el siglo XX por un grupo de autores estadounidenses, entre los que se destacan Matthew, Darlington, Simpson, Mayr y Briggs. La identificación del centro de origen de

un taxón constituye el punto de partida de un análisis dispersionista. Una vez identificado dicho centro, es posible reconstruir la historia biogeográfica del taxón, postulando rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución. Dado que los medios de dispersión de cada taxón son diferentes y la dispersión es un fenómeno que se da al azar, las historias biogeográficas de los distintos taxones no coincidirán entre sí.

Croizat (1958) señaló: "Como naturalistas, nosotros tratamos constantemente con las corrientes de la evolución, y la evolución en sí misma es consecuencia de tres factores que trabajan como uno solo, *tiempo, espacio y forma*. Siendo este el caso, necesitamos desde luego una ciencia que, esencialmente relacionada con el espacio y el tiempo —v. gr., dispersión— rescate de toda crítica los conceptos constructivos de esos dos factores, dejando a cada naturalista en libertad de manejar la *forma* en relación con su campo específico de interés, ya sea taxonomía, filogenia, genética, etc. Sin embargo, *tiempo, espacio y forma*, como un todo, son finalmente una tríada inquebrantable."

En su *Panbiogeography*, Croizat (1958) reconoció que los trabajos botánicos de Good constituyen un primer esfuerzo por asociar los patrones de distribución de las plantas con eventos geológicos. Good utilizó la teoría de Wegener y las teorías sobre glaciaciones e interglaciaciones como argumentos para explicar la distribución de las plantas. Si bien Croizat valoró el intento de Good por tratar de asociar la historia geológica con la historia de las distribuciones de plantas, por otro lado criticó la teoría de Wegener en cuanto a la secuencia de eventos geológicos. En particular, Croizat destacó que la cronología de eventos geológicos sugerida por Wegener resultaba incongruente con los patrones biogeográficos a lo largo del Pacífico. Él reconoció que la teoría wegeneriana sólo explicaba satisfactoriamente los patrones más antiguos, anteriores al Pérmico, pero era incongruente con los patrones posteriores. Sin embargo, Croizat aclaró que desechaba la teoría de Wegener como una hipótesis geológica particular, en un intento por evitar un sesgo a su análisis, ya que prefería arribar a sus propias conclusiones a la luz de la observación de los patrones de distribución de plantas y animales: "Si la biogeografía se ha de ganar el respeto de los geólogos, la biogeografía debe, antes que todo, pararse sobre sus propias piernas, como una ciencia independiente y analítica, evitando rigurosamente aquellas teorías en las que los geólogos mismos no están de acuerdo" (Croizat, 1958).

Resulta interesante ver el modo en que Croizat analizó un problema biogeográfico particular. En el caso de

las Antillas, **Croizat** (1958) utilizó dos familias de aves, *Todidae* y *Momotidae*, estrechamente emparentadas, para ejemplificar su crítica a la biogeografía de Mayr. Las *Todidae* contienen un solo género, *Todus*, con cinco especies de distribución estrictamente antillana, mientras que las *Momotidae* poseen seis géneros, 13 especies y cerca de 50 razas de distribución neotropical estrictamente continental. ¿Cómo se explica la distribución actual de ambas familias a la luz de la idea de centros de origen y dispersión a saltos entre continente e islas? Al respecto, se propusieron tres posibilidades: (1) ambas son de origen continental, pero sólo *Todus* pudo invadir las Antillas con una posterior extinción local en el continente; (2) las *Momotidae* invadieron las Antillas, en donde, debido al prolongado aislamiento, hubo una divergencia tan grande con respecto a las formas ancestrales que derivaron hacia una familia totalmente distinta; y (3) las *Todidae* son ancestralmente antillanas, y alguna de sus especies alcanzó el continente por dispersión, donde luego operó una fuerte radiación hasta producir otros seis géneros distintos.

De acuerdo con **Croizat** (1958), es imposible someter a prueba cualquiera de estas tres explicaciones, por lo que carecen de validez científica. Si la distribución actual es resultado de eventos de dispersión, ¿cómo se explican los numerosos casos de endemismo en las islas, incluso al nivel genérico, aun en aquellas que tienen supuestamente un origen oceánico? Normalmente se había asumido un origen distinto de los dos grupos de islas antillanas. Se sugería que las Antillas mayores habían tenido periodos de conexión al continente, mientras que las Antillas menores habían estado aisladas del continente desde su origen. Ambos sistemas insulares tienen identidad biológica propia. El núcleo central de las Antillas menores —Guadalupe, Dominica, San Vicente, Santa Lucía y Martinica— tienen géneros endémicos de aves como *Conococerthia*, *Ramphocinclus* y *Cichlherminia*, mientras que las especies antillanas de *Magnolia* se distribuyen sólo en las tierras altas del bloque principal de las Antillas mayores —Cuba, Española y Puerto Rico—. Sin embargo, existen otros grupos que relacionan a ambos núcleos como *Talauma* (cercana a *Magnolia*).

El análisis panbiogeográfico de **Croizat** reveló relaciones más complejas entre las Antillas y la biota de otros lugares. Los rasgos más relevantes de la biota antillana indican sucintamente: (1) un trazo que relaciona al bloque de las Antillas menores con el Caribe sudamericano (norte de Colombia, Venezuela y Guyana) y con la península de Florida; (2) otro trazo que relaciona el bloque de las Antillas mayores con dos porciones de América Central: las Sierras de Chiapas y Guatemala, por una parte, y

Panamá-Costa Rica por otra, ambas separadas por la depresión de Nicaragua; y (3) la naturaleza compuesta de la biota de Cuba, la cual se relaciona en su extremo oriental con el oeste de la Española, Jamaica y América Central (Sierras de Chiapas y Guatemala hasta la depresión de Nicaragua), mientras que el resto de la isla tiene relaciones más estrechas con Florida, Oriente de la Española y el núcleo de las Antillas Menores.

Espacio, tiempo, forma

La línea geométrica por definición es un ente invisible. Es la traza que el punto deja al moverse y por lo tanto es un producto suyo. Surge de la alteración del reposo total del punto. Con ella se salta de una situación estática a una dinámica...la recta...la forma más simple de la infinita posibilidad de movimiento

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Croizat centró su crítica al darwinismo no tanto en la evolución de la forma, sino en la del espacio, ya que es finalmente a través del tiempo y el espacio que la forma cambia. Ha sido señalado repetidamente que Darwin asignó un papel importante al espacio en la formulación de su teoría de la descendencia con modificación. No es casual que justo en el primer párrafo de su obra capital haga referencia directa a la distribución orgánica: "Cuando iba como naturalista a bordo del H. M. S. *Beagle*, me sorprendieron mucho ciertos hechos de la distribución de los seres vivos que viven en América del Sur... "(**Darwin**, 1859, *El origen de las especies*).

Croizat consideraba que, si bien Darwin reconoció explícitamente la importancia de la distribución geográfica de los organismos, falló en su interpretación, de modo que tomó la original iniciativa de poner a prueba la hipótesis darwiniana que supone a la distribución orgánica como el resultado de la dispersión a partir de centros de origen. **Croizat** desarrolló así su método de trazos para analizar los patrones de distribución de múltiples taxones, y encontró que esos patrones se repetían, y que lo mismo los compartían organismos relativamente vágiles, como aves y mariposas, que organismos extremadamente sedentarios, como lombrices de tierra e insectos ápteros. Estos patrones recurrentes relacionaban áreas ampliamente separadas en la geografía actual, como por ejemplo, el oriente de Asia y América del Sur, y además entraban en conflicto con las regiones biogeográficas tradicionales, concebidas entonces como estables y coherentes. A partir de que **Wallace** popularizó las regiones de **Sclater**, la concepción permanentista se convirtió en un enunciado central del dispersionismo. En *La distribución geográfica de los animales*, **Wallace** (1876) adoptó el sistema de regio-

nes de Sclater aduciendo dos razones principales: (1) que era inteligible y no contradecía la costumbre, y (2) que reflejaba las divisiones *naturales* de la superficie terrestre. Así, se afirmaba que las regiones zoogeográficas se correspondían con los rasgos principales y más estables de la geografía. Por el contrario, admitir que las regiones actuales eran configuraciones meramente pasajeras y mudables implicaba negarlas como las divisiones primarias de Sclater (Fichman, 1977). Incluso en tiempos relativamente recientes, y a pesar de las evidencias de la expansión del fondo oceánico, uno de los líderes principales del neodarwinismo (Mayr, 1984) ha persistido en el intento de rescatar el principio permanentista, aduciendo que si bien pueden admitirse cambios en la posición relativa y en las relaciones entre las grandes masas continentales, sus rasgos generales han permanecido esencialmente estables.

A partir de las relaciones entre áreas disyuntas que daban los trazos, Croizat refutó los sistemas de regiones

fitogeográficas y zoogeográficas de Wallace y De Candolle, a los que consideró como derivados de una concepción permanentista. En cambio, admitió fragmentaciones de la superficie terrestre, que es sobre la cual los seres naturales muestran un cierto orden en su distribución. Tal rechazo a la concepción permanentista permitió cambiar de una historia natural a una historia de la naturaleza, ya que el rompimiento implica una secuencia, una historia. Esa fragmentación abre la posibilidad de tratar de entender a la naturaleza desde un punto de vista histórico.

Space, time, form: The biological synthesis (1964) es la obra más 'filosófica' de Croizat y, de acuerdo con su autor, constituye un resumen de sus tres libros anteriores (Croizat, 1952, 1958, 1960). En la introducción y primer capítulo, Croizat brindó algunas precisiones acerca de su método panbiogeográfico. De acuerdo con Croizat, el fenómeno de la dispersión —"de interés inmediato para la evolución en relación con el espacio y el tiempo" (Croizat, 1964: ii)— de algún modo fue sofocado por

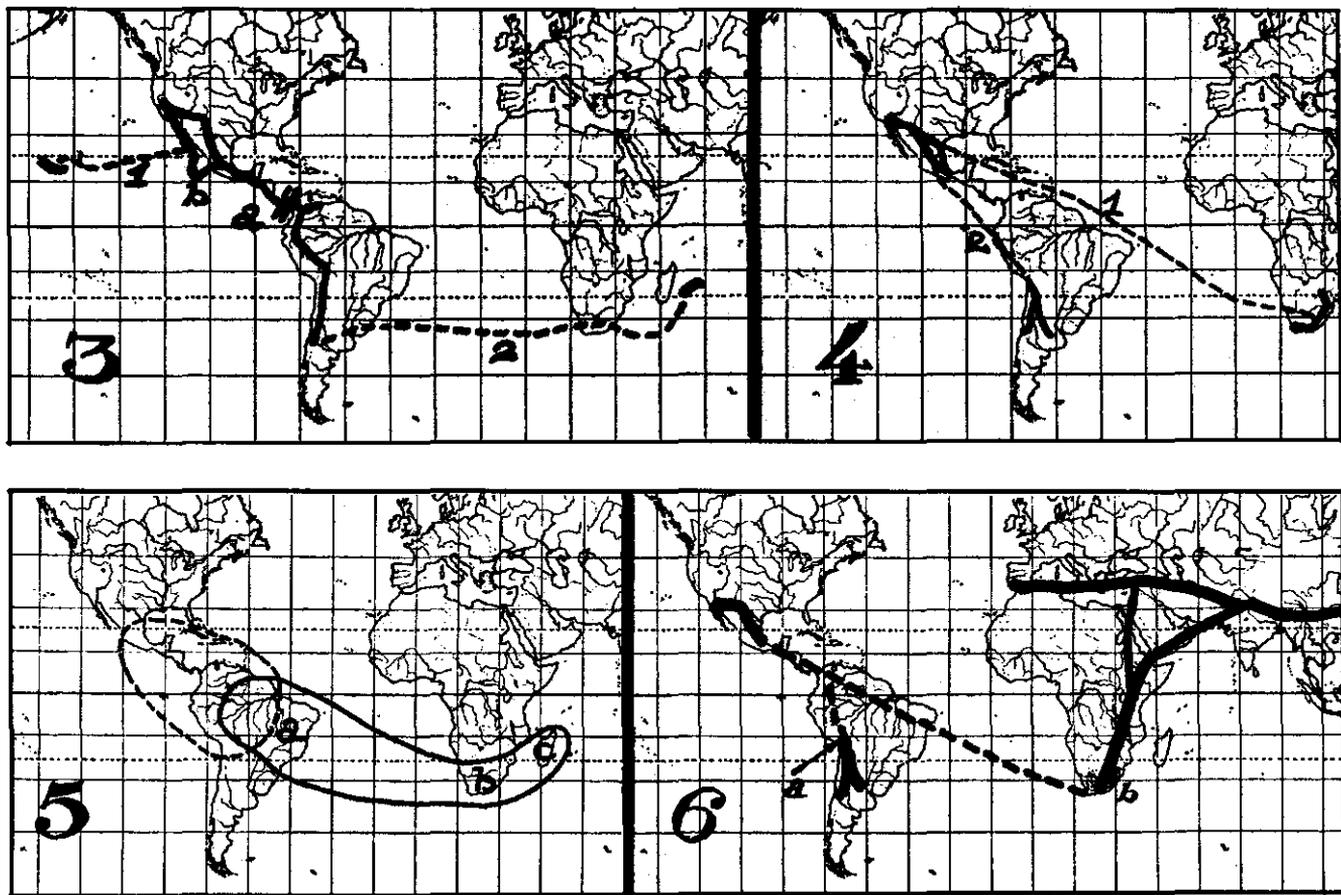


Figura 9. Trazos representados por Croizat (1958: 16, 22). 3, *Lepechinia*; 4, *Menodora*; 5, *Phenakospermum*, *Strelitzia* y *Ravenala*; 6, *Menodora* y *Jasminum*.

autores anteriores bajo un pesado bagaje de supuestos teóricos. En este sentido, la aplicación del método panbiogeográfico conduce a "descubrir lo que la naturaleza misma nos dice a través de estrictos registros fácticos" (Croizat, 1964: iii).

El medio práctico y analítico empleado por Croizat para su análisis biogeográfico fue la construcción de trazos, los "grafos de distribución geográfica" o las "coordenadas primarias... en *espacio*, que nos abren el camino hacia investigaciones acerca de los factores de *tiempo* y *forma*" (Croizat, 1964: 7, itálicas en el original). (Cabría acotar que, de acuerdo con Craw (1988a), la concepción de estos trazos no sería original de Croizat, sino que provendría de Van Steenis (1934-35)). Mediante la comparación objetiva de estos trazos es posible descubrir patrones (Fig. 9), los que a su vez permitirán comprender conjuntamente la diferenciación morfológica ('form-making') y la translación en espacio. Según Croizat, no es posible especular acerca de la diferenciación morfológica de un taxón determinado sino es en el contexto del espacio y el tiempo, y la translación en espacio no necesariamente equivale a migración.

En el capítulo 2, el autor exploró las relaciones entre los trazos y la evolución geológica. A partir de numerosos ejemplos, Croizat demostró la correlación entre las distribuciones de taxones de animales y plantas con los geosinclinales. En el capítulo 3 presentó diversos ejemplos de la aplicación del método panbiogeográfico. Uno de ellos se refiere al género *Gossypium* en el Nuevo Mundo, y muestra interesantes conexiones entre México, las islas Hawaii y Galápagos, y Ecuador (Fig. 10). Otros ejemplos se refieren a la distribución de *Pedilanthus*

(Euphorbiaceae) y la biogeografía del Caribe, las Antillas, el océano Pacífico y Australia.

El extenso capítulo 4 fue dedicado a la diferenciación morfológica debida a la vicarianza. Mediante un diagrama (Fig. 11), Croizat expresó el modo en que un taxón ancestral (A) se encuentra inicialmente ampliamente distribuido en un área, aunque diferenciado en dos taxones subordinados, como subespecies o razas (a y b). Cuando surgen montañas, lagos y volcanes, actúan como barreras que fragmentan la distribución original e inducen la diferenciación de nuevos taxones. Una vez que los mismos se han diferenciado, es posible que incrementen o disminuyan su área de distribución. Este proceso involucra dos etapas diferentes: el inmovilismo, responsable de la vicarianza, y el movilismo, que permite la expansión de las distribuciones.

En los capítulos 6 y 7 se describieron diferentes aspectos de la evolución vegetal, animal y humana, discutiéndose el modo que la ortogénesis afecta el curso de la evolución. El capítulo 8 constituye una crítica al darwinismo, en que básicamente se contrastan las ideas de Darwin del *Viaje del Beagle* con las de *El origen de la especie*. Asimismo, Croizat discutió la biogeografía de las islas Galápagos y nociones acerca de teleología, selección natural y adaptación.

En el capítulo 9 estableció las conclusiones de su obra, las que también constituyen un resumen de las ideas de Croizat. A continuación detallamos las principales, en especial relación con la biogeografía:

(1) La evolución orgánica es función del espacio, el tiempo y la forma. De estos tres elementos, el espacio es el

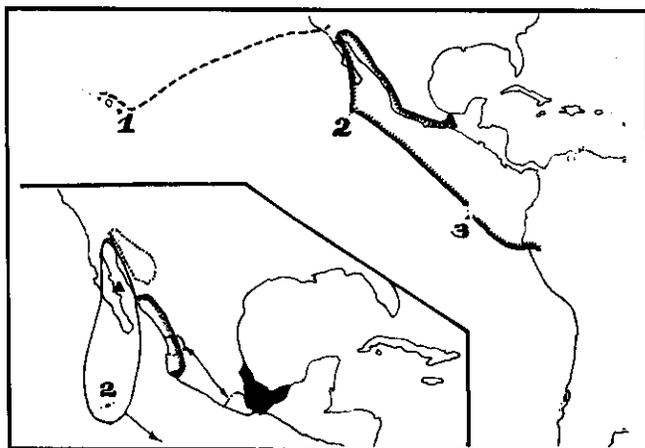


Figura 10. Trazo de *Gossypium*, representado por Croizat (1958: 92).

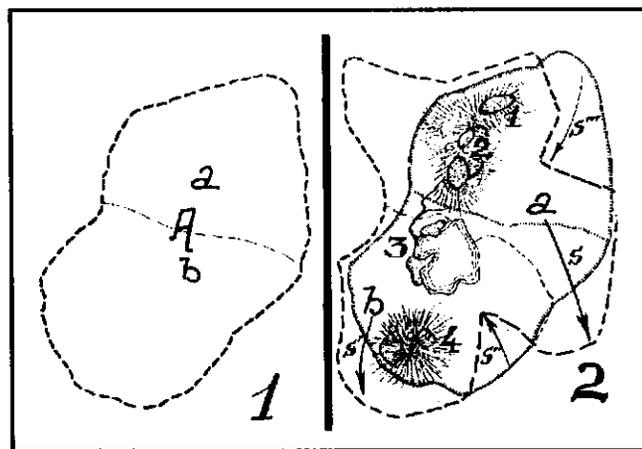


Figura 11. Diagrama de Croizat (1958: 188) para ilustrar el proceso de diferenciación morfológica en espacio y tiempo.

que concierne particularmente a la biogeografía, aunque interactúa necesariamente con el tiempo y la forma. Por ello, una comprensión satisfactoria de la evolución orgánica es inseparable de la apreciación constructiva de la biogeografía.

(2) La biogeografía, como ciencia del espacio y el tiempo, tiene una relación íntima con la geología, especialmente con sus aspectos históricos y tectónicos, pues Tierra y vida evolucionan juntas.

(3) La panbiogeografía no es una teoría, sino un método de análisis de la distribución geográfica de animales y plantas. Este análisis se basa en un método estrictamente comparativo y estadístico, que (i) descarta teorías formuladas *a priori*, reemplazándolas con inferencias sobre los hechos, de acuerdo con el sentido común; (ii) elimina discusiones acerca de los méritos de los diferentes enfoques, siendo el único enfoque válido la comparación a una escala suficiente que permita descartar los casos excepcionales; y (iii) descarta el principio de autoridad como carente de valor, cuando se lo contrasta con los hechos y el sentido común. Así concebida, la panbiogeografía no cuenta con el favor académico, pues en realidad está destinada a destruir radicalmente todo lo que es comfortable académicamente sin por ello ser verdadero.

(4) La panbiogeografía es independiente de otras ciencias, aunque interactúa y colabora con ellas, en lo general y en lo particular. La panbiogeografía no intenta imponer sus métodos, principios y conclusiones a otras ciencias, siendo inevitable lo recíproco.

(5) En sus métodos y principios, la panbiogeografía es esencialmente incompatible con la zoogeografía y fitogeografía derivadas de los conceptos darwinianos de 'distribución geográfica', 'origen de las especies', 'migraciones' y 'medios casuales'. El avance del conocimiento en el futuro permitirá discernir entre la panbiogeografía y lo que se le pueda parecer sin compartir esencialmente su método y principios.

(6) La decisión entre la panbiogeografía y lo que se la parezca más cercanamente se hará, como ocurre siempre en la ciencia, en términos de su eficiencia para avanzar en el conocimiento.

(7) La panbiogeografía tendrá una influencia poderosa en el pensamiento biológico, considerando Croizat que su trabajo era preliminar. Esta influencia provendrá básicamente de la revalorización de la interacción entre espacio, tiempo y forma.

(8) En la evolución es posible discernir claramente entre dos momentos. Uno es primariamente direccional (ortogenético), es decir que resulta del despliegue de premisas estructurales que, una vez establecidas, determinan el curso de la evolución a lo largo de secuencias irreversibles. El otro momento involucra adaptación y selección natural en función de la dirección primaria. Las teorías evolutivas que fallan en discriminar entre estos dos momentos no pueden ser satisfactorias; por ejemplo la idea de 'ortoselección' confunde ambos momentos. Un

ave es ortogenéticamente un ave antes de estar expuesta a la selección que la haga ser un buitre o un gorrión. La adaptación y la selección necesariamente operan sobre una base proporcionada por la ortogénesis.

(9) Siempre resulta posible asignar un conjunto de morfologías diferentes a un nodo morfogenético común. Las diferencias morfológicas observables entre los componentes de una familia de plantas o animales, es decir un conjunto de géneros consanguíneos, es función de la morfogénesis característica de la familia como un todo. La morfogénesis descansa sobre un concepto primario de conjunto estructural modificable en detalle, siendo la morfología su consecuencia.

(10) El proceso básico de diferenciación morfológica en la naturaleza está dado por la fragmentación de una población ancestral en grupos subordinados, requiriendo este proceso como condición esencial que exista la capacidad potencial de cambio durante el periodo de aislamiento. La adaptación sólo opera secundariamente sobre un componente primario provisto por la ortogénesis.

(11) Consistiendo esencialmente en la fragmentación de una población ancestral en poblaciones subordinadas en espacio y tiempo, debido a modificaciones de la forma, el proceso de diferenciación morfológica, esencial para la evolución, conlleva como subproductos a la vicarianza geográfica, taxonómica y ecológica. Algunas fórmulas simples que representan las interrelaciones esenciales entre biogeografía y evolución son las siguientes: (i) evolución = espacio + tiempo + forma; (ii) dispersión (en general) = translación en espacio + diferenciación morfológica; (iii) dispersión (en el tiempo de diferenciación morfológica vicariante o inmovilidad) = diferenciación morfológica + translación en espacio; (iv) dispersión (en el tiempo de la radiación activa, migración o movilidad) = translación en espacio + diferenciación morfológica.

(12) Dado que la diferenciación morfológica en la etapa de inmovilidad es un proceso fundamental de la evolución y la dispersión, el que un taxón en un área excluya a otro taxón afín es un hecho de la mayor importancia, pues es la prueba de que ambos han evolucionado separadamente y demuestra que las teorías que postulan 'migraciones', 'medios casuales' y 'ecología', como medios biogeográficos son esencialmente erróneas.

(13) Los patrones de distribución de plantas y animales, cualesquiera sean sus medios de dispersión, son absolutamente congruentes, como un hecho natural, en un mínimo de trazos y centros. Dado que esos trazos y centros para la 'vida moderna' fueron establecidos por la paleogeografía de hace 200 millones de años, la dispersión se repite sin cesar.

(14) No existe nada casual en la naturaleza, pues todo obedece a leyes inflexibles, aun si sus manifestaciones son diferentes en detalle. La forma, en sus aspectos técnicos, puede llevarnos a consideraciones diferentes si el objeto de nuestro estudio es una margarita o una ballena, pero la diferenciación morfológica como proceso en espacio y tiempo es por el contrario la misma para ambas.

(15) El darwinismo es inviable como teoría general de la evolución debido a que: (i) originalmente no fue claro en cuanto a hechos de la mayor relevancia, como la interrelación entre forma tiempo y espacio, o entre 'leyes de crecimiento' (ortogénesis) y adaptación / selección natural; (ii) evita enfrentar los problemas que van más allá de la 'selección natural', por vicios de su origen, que nunca fueron corregidos en los desarrollos subsiguientes; y (iii) es responsable de un vasto vocabulario técnico que, quizás aunque preciso en ciertos aspectos, es tan impreciso en otros que impide la discusión eficaz.

(16) Es falso que el 'origen de las especies' sea un problema fundamental para la biología, éste es sólo uno de los muchos problemas de la evolución en general. Resulta desafortunado que los autores que han aceptado el 'origen de las especies' como dado, hayan fallado al discriminar entre dos conceptos diferentes: (i) la especie como eslabón en la cadena de cambio evolutivo y como conjunto de poblaciones con un ancestro común; y (ii) la especie como grupo que podemos definir absolutamente y otorgar un nombre binominal. Esto ha inducido a los naturalistas a definir la especie a cualquier costo en el sentido de la taxonomía formal, como prerrequisito para discusiones de otra índole, con lo que se privilegian las palabras en lugar de los conceptos.

Una apreciación muy interesante de *Space, time, form* es la de **Craw & Heads** (1988). Estos autores analizan esta obra a través de la perspectiva deconstructivista del filósofo francés Jacques Derrida, quien mediante relecturas/ reescrituras de algunos textos 'clásicos' destruye/ reconstruye conceptos tradicionales. En este sentido, **Craw & Heads** (1988) consideran que *Space, time, form* es la deconstrucción de *El origen de las especies de Darwin* (1859). En esta última, Darwin siguió la secuencia siguiente: variación en el estado doméstico y selección natural (capítulo 1), el problema de la especie (capítulo 2), competencia (capítulo 3), selección natural (capítulo 4), leyes de crecimiento (capítulo 5), dificultades de la teoría (capítulo 6), objeciones a la teoría (capítulo 7), instinto (capítulo 8), hibridación (capítulo 9), registro geológico (capítulos 10 y 11), biogeografía (capítulos 12 y 13), el sistema natural, morfología y embriología (capítulo 14) y conclusiones (capítulo 15).

El texto de Croizat invierte o deconstruye la secuencia de Darwin: biogeografía y su relación con la geología (capítulos 1-3), evolución en relación con la biogeografía (capítulo 4), leyes de crecimiento (capítulos 5 y 6), el problema de la especie (capítulo 7) y selección natural (capítulo 8). De este modo, quedaría evidenciada la preeminencia otorgada por Croizat al espacio, en contraposición a la importancia dada por Darwin a la forma (ver discusión más adelante).

El debate entre la prioridad de la forma y el espacio

No hay, por tanto, que sorprenderse de que no exista trayecto que permita colmar la distancia entre dos cosas...*no son dos cosas* ontológicamente diversas, sino una sola concebida bajo distintos modos de pensamiento.

Sobre los espacios: pintar, escribir, pensar. J. L. Pardo, 1991

A pesar de las fuertes críticas que han hecho a la panbiogeografía, los biogeógrafos vicariancistas reconocieron el mérito de la obra de Croizat, ya que representó un rompimiento con la tradición biogeográfica de Darwin-Wallace. La voluminosa obra de Croizat puede reducirse a dos enunciados que sintetizan su visión de la historia de la Tierra y la evolución:

1. La explicación de que áreas diferentes tengan especies distintas es el cambio tectónico y no la dispersión.
2. Las principales regiones biogeográficas no se corresponden con los continentes actuales, los cuales tienen un origen híbrido y complejo, sino con las modernas cuencas oceánicas.

Esta concepción implica una diferencia fundamental con la biogeografía dispersionista del darwinismo, pues considera que las áreas de endemismo están interrelacionadas causalmente. Mientras que el dispersionismo separa la historia geológica de la distribución orgánica, la panbiogeografía de Croizat las une (**Humphries & Parenti**, 1999).

Darwin expresó una concepción estática del espacio. De acuerdo con su modelo evolutivo, las especies se generan lenta y sucesivamente en 'centros de origen' para después dispersarse sobre la superficie terrestre, debido a que ocurren cambios climáticos así como de disponibilidad de hábitat. Ello supone que los rasgos geológicos y geográficos son anteriores a los organismos, y aunque la Tierra evoluciona de manera lenta y continua, los continentes permanecen esencialmente estáticos sobre una superficie terrestre de dimensiones fijas. Croizat hizo ver que la Tierra y la biota siempre han evolucionado conjuntamente, incluso antes de que se aceptara la Teoría de Tectónica de Placas y, por ende, la movilidad de los continentes. La panbiogeografía reconoce que la única forma de descubrir la historia biogeográfica es mediante el examen de los patrones globales de distribución de la vida, ignorando mecanismos preconcebidos sobre procesos. Croizat no suscribió las áreas de endemismo propuestas por De Candolle, Sclater y Wallace, considerando que estaban definidas de forma un tanto arbitraria, pues creía

que sólo mediante el análisis de las biotas podrían llegar a establecerse las entidades biogeográficas naturales (Humphries, 2000).

La panbiogeografía (al igual que la biogeografía de la vicarianza) fue criticada desde el punto de vista estadístico. **Simberloff et al.** (1979) hicieron notar que el concepto de trazo generalizado no había sido sometido a prueba estadística alguna y podría ser un mero artefacto. Un trazo generalizado es un conjunto de distribuciones coincidentes y se considera como una evidencia *prima facie* en contra de que la dispersión haya causado ese patrón; sin embargo, nunca se especifica el universo de distribuciones del cual se obtuvo la muestra de distribuciones coincidentes. Al construir trazos generalizados, se procede inductivamente, ya que se buscan datos confirmatorios en vez de datos falsatorios. Por ejemplo, sería bastante improbable predecir un trazo de ocho taxones coincidentes especificando de antemano los taxones en particular, pero suponiendo que hubiera 100 taxones en la región bajo análisis, habría $(100/8) = 1.86 \times 10^{11}$ octetos. Dentro de este enorme número, no sería sorprendente que alguno de los octetos tuviera taxones con distribuciones coincidentes. A tales críticas estadísticas tuvieron que responder las escuelas de biogeografía histórica contemporáneas.

En 1984, los neozelandeses Robin Craw y Peter Weston emplearon la metodología de los programas de investigación de Imre Lakatos para analizar los diferentes enfoques actuales de la biogeografía histórica. De acuerdo con el criterio de **Lakatos** (1978), un programa de investigación es progresivo cuando las modificaciones que ocurren conducen a nuevas predicciones teóricas o a confirmaciones empíricas. La panbiogeografía, desde el punto de vista de **Craw & Weston** (1984), resulta ser la corriente más progresiva de la biogeografía histórica, en comparación con el dispersionismo y la biogeografía de la vicarianza, en razón de su capacidad predictiva y heurística.

No obstante, esa conclusión ha sido rebatida por adherentes de la biogeografía de la vicarianza. **Seberg** (1986), si bien reconoce a la obra original de Croizat como una corriente que sirvió de impulso para el desarrollo de la biogeografía de la vicarianza, considera que la versión modificada de la panbiogeografía que han desarrollado los biólogos neozelandeses tiene una pesada carga de supuestos *a priori*. Afirma que acaso la única contribución original de Croizat fueron sus conceptos de trazo y trazo generalizado, de los cuales ya había antecedentes en el trabajo de **Jeannel** (1942), quien los llamaba 'líneas filéticas'. Calificó como fútil el intento de **Craw & Weston** (1984) por analizar a la panbiogeografía de acuerdo con el modelo de Lakatos, aduciendo en primer término que

hay algunos puntos no aclarados en este modelo: ¿todos los programas de investigación tienen un núcleo duro?, ¿qué es precisamente lo que distingue al núcleo duro como opuesto al cinturón protector?, ¿quién decide cuál es la parte del núcleo duro no sujeta a prueba y cuál es el cinturón de seguridad que sí está sujeto a prueba? Además, el programa de Lakatos parece adecuado para elaborar explicaciones retrospectivas, pero no para aplicarse a programas rivales contemporáneos. Así, mientras que **Craw & Weston** (1984) consideran al dispersionismo/centro de origen como un programa degenerativo, sus adherentes podrían argumentar que el concepto de centro de origen es parte del núcleo duro, mientras que los 13 criterios citados por **Cain** (1944) son su cinturón protector, con lo que el dispersionismo resultaría también un programa progresivo. Cuando no se ve retrospectivamente, el núcleo duro de cualquier programa más bien parece un escudo *ad hoc* que puede delimitarse y extenderse a voluntad.

Los vicariancistas efectuaron críticas a la panbiogeografía desde el punto de vista metodológico (**Seberg**, 1986; **Platnick & Nelson**, 1988); señalaron que el procedimiento que se sigue para dar orientación a los trazos es ambiguo, pues puede hacerse tomando en cuenta la distancia mínima con respecto al vecino más cercano o bien con base en relaciones filogenéticas entre los taxones. Incluso los trazos pueden orientarse de acuerdo con la ubicación de los *centros de masa*, que son áreas en donde existe la máxima diversidad genética, numérica o morfológica. Este último inevitablemente recuerda a los criterios ambiguos que se usaron tanto tiempo en el enfoque dispersionista para determinar centros de origen y, por tanto tienen la misma debilidad, que esencialmente es que son apriorísticos (**Cain**, 1944; **Bueno & Lorente**, 1991). Resulta así que hay una confusión metodológica en la construcción de trazos, pues no se sabe cuál de los tres criterios se ha empleado. Por otra parte, se asume *a priori* que los trazos deben estar contenidos dentro de bases oceánicas, sin dar razones convincentes del por qué tendría que ser así.

La afirmación de que la panbiogeografía ha hecho predicciones novedosas que después han sido corroboradas por la geología histórica (**Craw & Weston**, 1984) también fue cuestionada por **Seberg** (1986). Las reconstrucciones sobre la sucesión de eventos geológicos en la historia de las áreas generalmente son tan incompletas e imprecisas que pueden servir para justificar hipótesis biogeográficas diferentes e incluso opuestas. Algunos modelos de geología histórica podrían verificar las supuestas predicciones de la panbiogeografía, aunque otros podrían contradecirlas. Así, el poder predictivo que le

asignan los biogeógrafos neozelandeses a la panbiogeografía puede ser mera ficción, pues cuando hay conflicto entre los trazos y la geología, basta postular otra hipótesis geológica *ad hoc* para salvarlo. Pero además hay otra implicación importante a este respecto: la geología histórica se convierte ahora en el árbitro final de las hipótesis biogeográficas, pues es la que determina si un programa es progresivo o degenerativo. Entonces, resulta que la versión de la panbiogeografía que desarrollan *Craw* y *Weston* deja a este enfoque como mero anexo de la geología histórica, más que como una teoría biogeográfica independiente, lo cual no era lo que sostenía *Croizat*.

Platnick & Nelson (1988) efectuaron un deslinde entre las ideas propiamente de *Croizat* y las de los biogeógrafos neozelandeses. A la corriente elaborada por estos últimos prefirieron denominarla 'biogeografía de los árboles de tendido mínimo', más que panbiogeografía. Su principal característica, según afirmación de sus propios adherentes, es que permite establecer relaciones biogeográficas con poca e incluso sin información cladística sobre los taxones implicados. Ello permitiría resolver las relaciones biogeográficas sólo con base en la proximidad geográfica, lo cual representaría un ventajoso 'atajo' que evitaría el gran consumo de tiempo que lleva el análisis cladístico.

Los panbiogeógrafos han promovido el uso de árboles de extensión mínima, que se distinguen por conectar los puntos (taxones o áreas) de manera directa, a diferencia de los árboles mínimos de *Steiner*, los cuales adicionan puntos hipotéticos para acortar las distancias entre los puntos reales que se están analizando. **Page** (1987) justificó este procedimiento argumentando que el considerar la distancia mínima entre las localidades actuales no implica suponer que la evolución sea parsimoniosa. Tampoco supone que los árboles de extensión mínima representen con precisión la distancia entre las localidades en el pasado. Simplemente, el unir los puntos por distancia mínima se practica un recurso metodológico que puede aplicarse de manera general en ausencia de otra información para la construcción de trazos. Pero si hubiera información cladística de que el vecino geográfico más cercano no es el pariente filogenético más próximo, se debe abandonar el criterio de distancia mínima.

Page (1987) argumentó como una razón a favor del uso de árboles de extensión mínima el que se pueden calcular de manera exacta y eficiente, además de que resultan computacionalmente económicos. **Platnick & Nelson** (1988) señalaron que la facilidad de calcularlos en sí misma no es una razón para considerarlos una herramienta más

apropiada. El unir los vecinos geográficamente más cercanos llevaría a conclusiones erróneas cuando esos vecinos no fueran también los parientes más cercanos o cuando la geografía actual no es la misma que había en el tiempo en que se originaron los taxones. Cuando se trabaja con un conjunto grande de datos, es probable que se presente cualquiera de estas dos condiciones, por lo que los árboles de extensión mínima resultarían frecuentemente inadecuados. Recuérdense los casos de colisión o convergencia de placas tectónicas continentales *v. gr.* India-Asia.

Una crítica fundamental que los biogeógrafos vicariancistas han hecho a la panbiogeografía radica en el empleo relajado que hace esta última del análisis filogenético. En el método de **Page** (1987), aunque se considera útil la información cladística, sólo sirve para orientar los árboles de extensión mínima, es decir, para enraizarlos. Ello representa, a fin de cuentas, una simple aplicación parcial de la regla de la progresión de *Hennig*, que asocia la progresión morfológica con la progresión corológica, y *a priori* supone que la forma más ancestral se encuentra en el centro de origen. La información cladística no se usa entonces para lo fundamental, que es revelar las relaciones filogenéticas, las cuales pueden quedar enmascaradas por la geografía actual. Si no se dispone de información cladística, se pueden cometer errores tanto en la construcción misma de los árboles de extensión mínima como en asignarle raíz. Dado que el número de taxones en donde no se ha efectuado análisis cladístico sobrepasa con mucho al de los taxones analizados, la construcción de trazos no serviría para develar relaciones históricas entre áreas, sino que sólo reflejaría su proximidad geográfica actual (**Platnick & Nelson**, 1988).

Craw (1988) justificó el uso de árboles de extensión mínima recurriendo al criterio hennigiano de la iluminación recíproca entre la sistemática y la biogeografía. La panbiogeografía aduce que las relaciones espaciales pueden sugerir relaciones genealógicas. El caso clásico que suelen citar los panbiogeógrafos es el de las plantas carnívoras, afirmando que *Croizat* redefinió las relaciones taxonómicas entre dichas plantas con base en sus relaciones espaciales. Sin embargo, **Platnick & Nelson** (1988) advirtieron que *Croizat* no se basó en la proximidad geográfica, sino en sus caracteres morfológicos para reagruparlas. Así, mientras que para los panbiogeógrafos los caracteres son evidencia blanda para establecer relaciones taxonómicas, los biogeógrafos de la vicarianza los ven como la única evidencia directa que puede servir para construir una clasificación precisa, independientemente de su distribución en el tiempo y en el espacio. Los

vicariancistas señalan que si bien *Craw* está en lo correcto al aceptar que la incongruencia de un taxón con un patrón biogeográfico reconocido puede *sugerir* una hipótesis sistemática incorrecta, la incongruencia por sí misma no puede tomarse como *evidencia*. Los métodos que buscan dar respuestas rápidas haciendo a un lado el análisis cladista, como ya lo demostró la taxonomía fenética, más que atajos pueden ser desviaciones que conducen a callejones sin salida (**Platnick & Nelson, 1988**).

La biogeografía de los árboles de tendido mínimo sólo revela los rasgos más generales de los patrones de distribución y es insuficiente para resolver relaciones a niveles más finos. Cualquier congruencia revelada por la biogeografía de los árboles de extensión mínima siempre será incierta, pues siempre queda la posibilidad de que sólo sea un artefacto producido por la vecindad geográfica. Finalmente, los resultados de la panbiogeografía y las relaciones que encuentra únicamente pueden evaluarse por su congruencia o su incongruencia con los resultados del análisis cladístico de caracteres (**Platnick & Nelson, 1988**).

Aun suponiendo que la construcción de trazos revelara conexiones causales entre áreas, son incapaces para develar con precisión el grado diferencial de relación entre las áreas bajo análisis (**Bueno & Llorente, 1991**). Al no definir un patrón jerárquico de interrelaciones, solamente dan un conocimiento incompleto de las relaciones históricas entre las áreas (**Humphries & Parenti, 1987**). En cambio, los cladogramas de área precisan cuáles son los pares de áreas más estrechamente relacionadas entre sí, permitiendo con ello plantear hipótesis falsificables *sensu* **Popper** (1962).

A pesar de lo que afirman los adherentes de la panbiogeografía, el método de trazos carece de rigor para definir cuáles son los datos brutos de las homologías biogeográficas y qué es precisamente lo que determina las relaciones de área. En consecuencia, el concepto de región pierde significado cuando se clasifica usando grados de similitud. Incluso los trazos generalizados, aunque ofrecen una solución para identificar áreas de endemismo, sólo contienen enunciados generales de conexiones entre áreas. Sólo hasta que **Hennig** clarificó el concepto de relaciones en sistemática, se pudo entender la relación entre áreas de endemismo (**Humphries & Parenti, 1999**). Para que una teoría biogeográfica tenga sentido, debe ser capaz de formular enunciados falsables a varios niveles: primero, ¿qué constituye un área?; segundo, ¿cuáles son las relaciones entre esas áreas?, y tercero, ¿cuál de las dos clases de factores causales, la

vicarianza o la dispersión, es el que tiene mayor relevancia para nuestras hipótesis sobre la historia biótica de la Tierra?

La panbiogeografía busca, mediante el empleo de trazos generalizados, reconstruir biotas ancestrales que se habrían fragmentado a través del tiempo mediante cambios geográficos. La biogeografía cladística en lo general comparte esta aspiración, aunque considera que el punto débil de la panbiogeografía es que no define claramente qué es lo que constituye las relaciones entre áreas. La biogeografía cladística se interesa por definir cómo se reconocen tanto las áreas como las relaciones entre áreas. Afirma que al asumir una clara correspondencia entre las relaciones sistemáticas de diferentes taxones en áreas similares, proporciona relaciones biogeográficas informativas sobre las biotas de esas áreas. Las relaciones de áreas se infieren a partir de los nodos internos de cladogramas, los cuales tienen en los nodos terminales la distribución geográfica de los taxones. Las relaciones históricas de las áreas se infieren por la congruencia entre los patrones de dos o más grupos de taxones, y la historia común queda representada en diagramas ramificados, con relaciones jerárquicas entre áreas derivadas de los cladogramas de taxones (**Humphries, 2000**).

Se puede entender que **Croizat** no tuviera mucha confianza en que el análisis de caracteres pudiera develar las relaciones entre los grupos de niveles inferiores, ya que la práctica taxonómica de su época definía a las especies por unos cuantos caracteres. Ello explica que haya recurrido a la biogeografía para develar la historia de los taxones y sus interrelaciones, aunque ello no significa que considerara a la proximidad geográfica como un criterio decisivo en sí mismo. Las razones personales por las cuales **Croizat** rechazó a **Hennig**, podrían explicar su aversión al análisis de caracteres y a la sistemática en general, y su convicción de la precedencia de la biogeografía. Los biogeógrafos neozelandeses continuaron con esa tendencia, elaborando una 'panbiogeografía' cada vez más independiente de la sistemática (**Platnick & Nelson, 1988**).

¿Hay analogía espacio-taxones y taxones-caracteres?

La Tierra está escrita, pero sus mensajes están siempre encapsulados unos en otros, envueltos y arrollados en un pergamino infinito....

Sobre los espacios: pintar, escribir, pensar. J. L. Pardo, 1991

Hovenkamp (1997) resumió las críticas a la biogeografía de la vicarianza. Los enfoques de la

biogeografía que emplean cladogramas de principio asumen una analogía estricta entre análisis filogenético y análisis biogeográfico. Sin embargo, según este autor, mientras que existe una teoría evolucionista que predice la existencia de taxones que se relacionan entre sí de manera jerárquica, no hay una teoría biogeográfica equivalente que prediga la jerarquía de áreas de endemismo. Incluso hasta podría dudarse de la existencia de tales áreas pues siempre que se trata de ver la coincidencia entre las áreas de distribución de dos taxones, resulta que no tienen exactamente la misma distribución. Aunque esto es un efecto de la escala y del detalle.

En segundo término, la evolución parece ser un proceso principalmente divergente (los casos de fusión de linajes parecen ser sólo una posibilidad teórica). Por tanto, se esperaría una relación jerárquica entre taxones. En cambio, la historia de las áreas rara vez se esperaría que fuera exclusivamente divergente. Más bien, parece que en muchos casos sería exactamente lo opuesto, pues las áreas se juntan y se dan relaciones reticulares entre ellas. Aunque puede admitirse que la historia de la Tierra influye sobre la historia de la vida, y que ésta es fundamentalmente divergente, no se sigue de allí que la historia de la Tierra también tenga que ser divergente y que pueda representarse mediante cladogramas.

En tercer término, es dudoso que los taxones puedan tratarse como si fueran caracteres de áreas, de la misma manera como se trata a los caracteres taxonómicos en el análisis filogenético. Cuando dos taxones comparten un carácter, la similitud homoplástica puede distinguirse de la similitud sinapomórfica porque esta última tiene congruencia con la distribución de otros caracteres. En cambio, en el análisis biogeográfico puede haber similitudes no homólogas, que tienen por causa la transferencia horizontal y no la herencia común (Sober, 1988). Mientras que en el análisis filogenético las similitudes compartidas pueden tratarse como hipótesis de ancestría común, y someterse a prueba de manera independiente, en el análisis biogeográfico los taxones compartidos no sólo pueden tomarse como hipótesis de ancestría compartida, pues hay otra alternativa. Además, no se pueden poner a prueba con la distribución de otros taxones, pues no hay por qué esperar congruencia en la distribución, dado que puede haber otros elementos en la transferencia horizontal.

La recepción de las ideas de Croizat

La aportación de un material abundante y ordenado a la filosofía, tarde o temprano producirá nuevas síntesis... toda

imagen, ya sea del mundo exterior, o del interior, puede ser expresada en líneas, en una especie de traducción.

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Estados Unidos. En las épocas tempranas de la panbiogeografía prácticamente ningún científico angloparlante parecía haber leído o considerado seriamente las obras sintéticas de Léon Croizat. Un profesor de la Universidad de Colorado, Áskell Löve (1967), en la revista *Ecology* presentó una impresión general bastante positiva de *Panbiogeography* y en especial de *Space, time, form...*, crítica que además de demorada no parece haber suscitado mayor interés en la inmensa comunidad de biólogos de Norteamérica.

Algunas de las autoridades estadounidenses del dispersionismo, como Simpson, Darlington y Mayr, conocieron la obra de Croizat, pero deliberadamente evitaron mencionarla. Resulta interesante el hecho que durante un breve periodo, Simpson llegó a mantener correspondencia con Croizat (correspondencia que Simpson interrumpió). Ernst Mayr, por su parte, eligió denigrar la obra de Croizat "Ni Simpson ni ninguna otra persona ha afectado mi tratamiento de Croizat, mas que su estilo y metodología totalmente anticientíficos. El tiempo es muy corto para argumentar con autores de este tipo y uno no puede simplemente referirse a Croizat sin un análisis detallado. Yo estoy preparado para ser criticado por ello, pero cualquier científico tiene que decidir donde traza la línea." (Mayr según Nelson, 1977: 452).

En cuanto a Croizat, siempre expresó del modo más franco su disconformidad con estos autores: "El lector del presente artículo puede censurarme por litioso, vilo lento, osado, etc, y rechazar de plano mis puntos de vista. Todo eso carece de importancia. Lo verdaderamente importante es, a mi manera de entender, que el lector sepa que yo entiendo la biogeografía como una ciencia biológica fundamental tanto en relación con la biología como la geología, sin 'centro de origen', 'medios de transporte' y 'emigraciones' al estilo de Darwin, quien sigue siendo el Dios a quien Mayr, Darlington, Simpson, etc etc, todavía queman incienso y van cantando alabanzas. No cabe duda de que las obras de estos autores son a menudo ir formativas y merecen como tales ser ojeadas y consultadas. A título de tratados, manuales, etc de BIOGEOGRAFÍA sin embargo no merecen la atención (Croizat, 1983: 174). (Mayúsculas en el original). "Me atrevo a preguntar cuál podría ser el significado biogeográfico y científico y el valor de un enunciado como, por ejemplo, los Marsupialia 'migraron' en alguna época desconocida con algún centro hipotético

(¿Patagonia?, ¿Canadá?, ¿Nueva Guinea?, ¿Tasmania?, etc) usando sus patas como medios de dispersión/ distribución. Si Mayr realmente cree que cuestiones académicas de este tipo, y la proliferación de teorías, adivinanzas, parloteo, etc, que las mismas suscitan, constituyen una CIENCIA DE LA DISPERSIÓN, él está equivocado y se coloca a sí mismo fuera del campo de la ciencia concreta." (Croizat, 1984: 65). (Mayúsculas en el original).

Gareth Nelson, Donn E. Rosen y Norman Platnick, del American Museum of Natural History, decidieron emprender una cruzada a favor de la panbiogeografía de Croizat. En 1973, cuando Nelson era editor de *Systematic Zoology*, invitó a Croizat a enviar un manuscrito sobre panbiogeografía. Varios de los expertos a quienes Nelson contactó se rehusaron a revisar el manuscrito, y de los que aceptaron, uno solo recomendó publicarlo tal cual estaba, mientras que 15 solicitaron modificaciones más o menos sustanciales y cuatro sugirieron rechazarlo (Hull, 1988). En general, los comentarios negativos se referían al particular estilo de redacción de Croizat, o al excesivo énfasis en criticar a sus oponentes, en lugar de presentar sus propias ideas. La mayoría de los revisores, sin embargo, mostró cierta curiosidad por la ideas de Croizat, aunque preferirían una presentación más concisa de sus ideas. Entre los comentarios de quienes declinaron revisar el trabajo, el que más molestó a Nelson fue el de Simpson: "El estudio de la voluminosa obra de Croizat me ha convencido de que él pertenece al círculo de lunáticos. Por ello no puedo hacer una revisión objetiva y sería desleal que actuara como revisor." (Simpson, según Nelson, 1977: 451).

Nelson envió a Croizat su manuscrito con las sugerencias de los revisores y pronto recibió la versión corregida. Ésta, sin embargo, tampoco satisfizo a los revisores. Nelson escribió a Croizat para sugerirle que él y Rosen revisaran el manuscrito y se hicieran coautores del mismo. Rechazar un trabajo de Croizat en coautoría con dos investigadores de una de las instituciones científicas más prestigiosas del mundo, uno el editor del *Systematic Zoology* y el otro el presidente de la sociedad que editaba la revista, iba a resultar muy difícil. Croizat accedió y Nelson y Rosen realizaron tres modificaciones importantes al manuscrito original de Croizat: agregaron una sección introductoria, numerosas citas a pie de página y una discusión de los principios filogenéticos. Así, el trabajo finalmente salió publicado (Croizat *et al.*, 1974).

Pese a la resistencia que despertaba la figura de Croizat entre los dispersionistas, otros miembros del American Museum comenzaron a interesarse en su obra. En 1973,



Figura 12. Carta que envió Croizat al director del American Museum of Natural History protestando por la calidad científica del trabajo de Ernst Mayr y William Phelps, Jr. (cortesía de Yolanda Texera, archivos de la Colección Ornitológica Phelps).

McKenna y Rosen propusieron que Croizat fuera hecho miembro correspondiente del mismo. Varios de los miembros del Museo se opusieron del modo más vehemente; uno de ellos le escribió al presidente del Consejo del Museo para objetar la candidatura de Croizat, expresando que Croizat era "una de las parodias más estrambóticas de un científico de este o cualquier otro tiempo" (Hull, 1988: 308). La razón principal del rechazo era una carta que Croizat había dirigido al director del Museo unos años antes, deplorando la calidad de un trabajo publicado en el *Bulletin* del mismo; este trabajo (Mayr & Phelps, 1967), se refería a las aves de los tepuyes de Venezuela y no incluía a Croizat en sus referencias (Platnick & Nelson, 1988) (Fig. 12).

Unos años más tarde, en mayo de 1979, el Grupo de Discusión del American Museum decidió organizar un simposio sobre biogeografía, como homenaje a Croizat (Platnick & Nelson, 1988). Este evento tuvo gran publicidad, ya que se esperaba que dispersionistas y vica-

riancistas se confrontaran. Por ello, un reportero de la revista *New Yorker* se hizo presente. Luego de entrevistar a varios de los participantes, éste escribió una nota, donde se aseguraba que la biogeografía de la vicarianza se habría originado a partir de un 'botánico aficionado, venezolano y adinerado'. Al leer esto, Croizat se enfureció y escribió una carta a la revista pidiendo una rectificación. Más tarde, cuando Virginia Ferris publicó en *Systematic Zoology* un comentario acerca del simposio (Ferris, 1980), observó que el trabajo de Croizat fue leído cerca del final del evento y que si hubiera sido leído antes, quizás muchas de las discusiones habrían tomado otro cariz. Al leer esto, Croizat se enfureció aún más. Para él resultaba obvio que existía una conspiración de Nelson, Rosen y Platnick para confundir su panbiogeografía con la biogeografía de la vicarianza que ellos propugnaban. Rosen, Nelson, Platnick y Ferris le escribieron a Croizat para disculparse, pero él continuó distanciado (Hull, 1988).

La aparición del libro de Nelson & Platnick (1981) habría de ser el punto culminante en la disputa. Según estos autores, ellos habrían 'sintetizado' las ideas Croizat con las de Hennig y Popper. La asociación con la sistemática filogenética de Hennig era algo que a Croizat le resultaba intolerable, ya que poco tiempo antes había denunciado a Hennig por considerar que éste había plagiado las ideas de Daniele Rosa (Croizat, 1978). En una de sus últimas contribuciones (Croizat, 1982) habría de referirse a sus diferencias con los vicariancistas de Nueva York: "Bajo el inadecuado nombre de 'biogeografía de la vicarianza' se confunden hoy en día dos ramas muy diferentes del pensamiento y la praxis, que son la *Panbiogeografía* de Léon Croizat y la '*Biogeografía de la Vicarianza*', que tiene por principal autor y promotor a Gareth Nelson... La *Panbiogeografía* (1952-1982) de Croizat es un método, la *Biogeografía de la Vicarianza* de Nelson una teoría. La primera básicamente consiste en un modo de investigación totalmente empírico y estadístico de los registros vivientes y fósiles de la distribución geográfica de plantas y animales, dirigido a establecer las coordenadas de tiempo y espacio presentes en la evolución orgánica..." (Croizat, 1982: 299-300) (itálicas en el original).

El grupo del American Museum asoció el concepto de trazo de Croizat con el método de la sistemática filogenética de W. Hennig (1950, 1966), creando la biogeografía cladística o de la vicarianza (Nelson, 1969, 1973, 1974, 1978, 1983; Rosen, 1976, 1978; Platnick & Nelson, 1978; Nelson & Platnick, 1981). La biogeografía cladística asume una correspondencia entre relaciones

taxonómicas y relaciones entre áreas. Si se comparan los cladogramas de áreas derivados de los cladogramas taxonómicos de diferentes grupos de plantas y animales de una cierta región, se reconoce el patrón general de fragmentación de las áreas involucradas (Morrone & Crisci, 1995).

El *opus magnum* de la biogeografía cladística es *Systematics and biogeography/Cladistics and vicariance* (Nelson & Platnick, 1981), en cuyo prólogo sus autores señalan: "Los puntos de vista presentados en este volumen se basan en el trabajo de dos biólogos, el fallecido Willi Hennig, autor de un libro de 1966 llamado *Phylogenetic Systematics*, y Léon Croizat, autor de un libro de 1964 llamado *Space, time, form: The biological synthesis*, y en los escritos de un filósofo de las ciencias, Sir Karl Popper. Hennig y Croizat no encontraron sus trabajos particularmente compatibles (Hennig nunca citó a Croizat, y Croizat publicó comentarios negativos acerca de Hennig), y ninguno de los dos indicó interés alguno en los puntos de vista de Popper o los citó como especialmente compatibles con los suyos. Sin embargo, Hennig y Croizat han hecho contribuciones sustanciales (y sustancialmente similares) al (1) señalar las insuficiencias mayores de algunos métodos convencionales de la sistemática y la biogeografía, respectivamente, y (2) sugerir métodos significativamente mejorados para esos campos. Nosotros creemos que las contribuciones de Hennig y Croizat pueden ser fácilmente (y fructíferamente) entendidas en el contexto de los puntos de vista de Popper acerca de la naturaleza y crecimiento del conocimiento científico, y que las ideas de estos tres hombres son ampliamente compatibles." (Nelson y Platnick, 1981: ix) (itálicas en el original). Un esquema de discusión epistemológica expuesto por Vuilleumier (1999: 93-94) considera argumentos semejantes, aunque con otros propósitos.

De acuerdo con interpretaciones más recientes (Llorente & Espinosa, 1991; Espinosa & Llorente, 1993; Colacino, 1997; Morrone, 2000), una de las diferencias más importantes entre ambos enfoques radica en la relación entre espacio y forma. En la panbiogeografía, se asume axiomáticamente que "vida y tierra evolucionan juntas", es decir que la vicarianza es el proceso fundamental que conduce a la evolución de la forma. En la biogeografía cladística, por el contrario, esta relación se invierte, y son las hipótesis sobre la forma (expresadas mediante cladogramas) las que preceden a los planteamientos sobre el espacio (Nelson & Platnick, 1981). El análisis de Craw & Weston (1984) muestra que la panbiogeografía y la biogeografía cladística son dos programas de investigación (en el sentido de Imre Lakatos) progresivos y diferentes.

Muy poca discusión y contribuciones originales se han seguido en la Panbiogeografía desde los Estados Unidos, donde más bien ha tomado dominancia la Biogeografía de la Vicarianza, cuya teoría y métodos han preponderado en las contribuciones analíticas en biogeografía histórica. Diversas revistas y libros guardan testimonio de esta afirmación, excepción hecha de las contribuciones de neozelandeses y latinoamericanos. No obstante, parece haber una nueva corriente que busca trascender las viejas discusiones en aras de un nuevo status ontológico y epistemológico (Andersson, 1996; Stott, 1998; Vuilleumier, 1999); aunque tal corriente soslaya la gran contribución de Croizat, como otros la valoran (Morrone, 2000; Llorente *et al.*, 2000; Nelson & Ladiges, en prensa).

Nueva Zelanda. A partir de finales de la década de 1970, varios biólogos neozelandeses retomaron las ideas originales de Croizat (Craw, 1979, 1984a, 1985; Craw & Gibbs, 1984; Heads, 1986; Craw & Sermonti, 1988; Grehan, 1988, 1989; Craw *et al.*, 1999). No habría de pasar mucho tiempo para que los partidarios de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística iniciaran un amplio debate acerca de los valores relativos de ambos enfoques (Craw, 1982, 1983, 1988a, b; Craw & Weston, 1984; Seberg, 1986; Page, 1987; Craw & Page, 1988; Platnick & Nelson, 1988; Humphries & Seberg, 1989).

La evolución de la recepción de las ideas de Croizat en Nueva Zelanda puede seguirse principalmente a lo largo de cuatro obras (Craw & Gibbs, 1984; Craw & Sermonti, 1988; *New Zealand Journal of Zoology-Panbiogeography Special Issue*, 1989; Craw *et al.*, 1999).

En 1984, Craw & Gibbs editaron un volumen especial de la revista *Tuatara*, dedicado a analizar la influencia de dos obras de Croizat, *Panbiogeography* y *Principia Botanica*, en la biogeografía y la sistemática botánica, respectivamente. Además de las contribuciones de Craw, Grehan & Heads, esta obra incluyó una contribución de Croizat (Croizat, 1984a), enviada a la revista poco antes de morir, y una traducción al inglés de un trabajo del mismo autor (Croizat, 1984b), originalmente publicado en español (Croizat, 1977). En su conjunto, la obra proporciona valiosos datos biográficos de Croizat; comentarios sobre panbiogeografía, ortogénesis y darwinismo; y una bibliografía de la obra de Croizat.

La obra de 1988, coeditada por Sermonti & Craw, fue publicada en la *Rivista di Biologia-Biology Forum*. Las contribuciones de Craw, Grehan & Heads trataron algunos aspectos teóricos, mientras que los trabajos de Climo y Chiba constituyen aplicaciones empíricas a moluscos y lepidópteros, respectivamente.

El número especial del *New Zealand Journal of Zoology* (1989) resultó más ambicioso que las dos obras anteriores. Integró diversas contribuciones teóricas y aplicadas, así como contribuciones dedicadas a aspectos tectónicos y a la aplicación de la panbiogeografía a la conservación de la biodiversidad (Morrone, 1992a).

El libro de Craw *et al.* (1999) representa la madurez de las ideas de los panbiogeógrafos neozelandeses, por lo que merece un análisis detallado (Morrone & Llorente, 2000). En el capítulo inicial, los autores caracterizan a la panbiogeografía y describen la relación entre dispersión, vicarianza, medios de dispersión y distribución geográfica, además de sintetizar los principales conceptos panbiogeográficos (trazos individuales y generalizados, nodos, centros de masa y líneas de base). En el segundo capítulo exploran la relación entre panbiogeografía y ciencias de la Tierra, a través de varios ejemplos que muestran que los patrones biogeográficos globales y regionales tendrían un origen mesozoico y terciario temprano, más que pleistocénicos, como se sugiere con frecuencia. El siguiente capítulo constituye una síntesis preliminar de la historia y la ecología del continente africano mediante un enfoque panbiogeográfico, destacando que la dicotomía ecología/historia impide integrar apropiadamente los complejos patrones de distribución geográfica y que la panbiogeografía permitiría comprender la relación entre las mismas. El capítulo cuarto se refiere a la relevancia de la evidencia geográfica para interpretar procesos evolutivos y relaciones filogenéticas de especies y taxones superiores, siendo la idea básica. El capítulo cinco es metodológico y describe los principales caminos existentes para llevar a cabo un análisis panbiogeográfico. El sexto capítulo se refiere a la biogeografía regional, mostrando cómo la aproximación panbiogeográfica a través de la homología espacial y las líneas de base en ocasiones señala que unidades biogeográficas conocidas pueden no ser naturales, es decir no compartir una misma historia evolutiva (filogenia biótica-espacial). El último capítulo se refiere a la aplicación de la metodología panbiogeográfica a la selección de áreas prioritarias para la bioconservación.

América Latina. Las condiciones en las que llegó Croizat a Venezuela en 1947 pueden considerarse ventajosas. Su mentor, el botánico suizo Henri Pittier se había establecido definitivamente en Venezuela desde 1920 y, cuando invitó a Croizat, se encontraba en una posición respetable como director del Servicio Botánico nacional y bastante bien relacionado a nivel gubernamental, especialmente con el ministro de Agricultura y Cría. Llegar respaldado por la anuencia de quien fue uno de los hombres de ciencia más reverenciado en Venezuela fue venta-

joso, y así sus credenciales académicas recibieron el debido respeto de la comunidad científica venezolana. Su relación personal con quienes le rodearon osciló, dependiendo de la persona, entre excelente y mala, principalmente porque Croizat no toleraba la mediocridad profesional, la cual puede ser inevitable en los ambientes ministeriales. No obstante durante el poco tiempo que pasó al lado de Pittier y sus discípulos y en el Servicio Botánico, parece haber entablado interacciones cordiales con algunos académicos prominentes, incluyendo al erudito botánico y folklorista Francisco Tamayo, quien parece ser la única persona con quien Croizat llegó a co-autorear un artículo (ver referencias en **Heads & Crow**, 1984).

De 1947 a 1951 la obra escrita de León Croizat se vio disminuida notablemente en comparación con lo que había hecho en la década anterior, quizá su productividad se vio afectada por la transición que significó adaptarse a nuevas costumbres y condiciones de trabajo bastante distintas a las que pudo haber tenido en Harvard, aunque es posible que ya estuviera invirtiendo parte de su tiempo en las enormes obras posteriores.

No deja de ser curioso la escasa consideración que recibiría por parte de sus colegas botánicos venezolanos la publicación de las obras de biogeografía y evolución que Croizat legó a partir de 1958. La biología venezolana, en general, se encontraba todavía en un período descriptivo y es posible que, en ese momento, fueran pocos los científicos preparados para asimilar el impresionante cúmulo de datos, la enorme carga analítica y filosófica, y el carácter subversivo del lenguaje croizadiano. Se ha dicho antes, que la expedición al Orinoco marcó para siempre el rumbo de la vida del biogeógrafo. Fue a la fecha de su regreso que Croizat abandonó por propia voluntad todo compromiso docente y, en efecto, laboral. Casi a los sesenta años, la unión con Catalina representaba la liberación de todas las incómodas obligaciones que por años mantuvieron a raya la pluma del genio, pero a su vez ocasionó el desprendimiento paulatino de la pequeña sociedad científica local y, poco a poco, delineó un aislamiento físico autoimpuesto para el logro de los objetivos trazados. Croizat jamás salía a la calle cuando escribía, y esto podía significar semanas.

Su gran amigo, el arqueólogo José María Cruxent, inmigrante catalán, que como aquel llegó a Venezuela para convertirse en el padre de una ciencia nacional, se constituyó, sin querer, en el primer científico local que entendió y aprobó abiertamente la *Panbiogeografía*, y así, apenas circularon los volúmenes de Croizat, se apresuró a relacionar su contenido con el campo del conocimiento que dominaba (**Cruxent**, 1959). Cruxent dirigía el Museo de Cien-

cias Naturales de Caracas en 1951, cuando junto con Croizat fue enviado al Orinoco. Posteriormente, su pasión profesional por coincidencia lo llevó a radicarse cerca de un enorme yacimiento arqueológico y paleontológico en el caserío de Taratara, a corta distancia de Coro, de manera que Croizat disfrutó su presencia y amistad hasta la fecha de su deceso; poco antes, en 1981 se había publicado otra nota de **Cruxent** sobre el tema panbiogeográfico.

En su época, Croizat indudablemente fue leído en el país, en particular por intelectuales como Cruxent y Pascual Venegas Filardo, así como los académicos que lo postularon, en 1972, como miembro correspondiente de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, en Caracas (ver **Carrillo & González**, 1999), entre ellos William H. Phelps, hijo, cuya amistad con Croizat quedó bastante maltrecha después de una discusión por su crítica cooperación con Ernst Mayr. El botánico norteamericano Julian Steyermark, radicado por muchos años en Venezuela y en donde hizo excelente carrera, estuvo completamente familiarizado con la obra de León Croizat, tanto en materia de sistemática, como en biogeografía y últimamente en lo concerniente al Jardín Botánico de Coro.

En la ciudad de Coro, donde los Croizat se rodearon de un círculo de amigos intelectuales, también se conoció -al menos en lo esencial y entre algunos biólogos- el significado de las ideas panbiogeográficas; sin embargo, jamás se creó una escuela de seguidores antes de 1982. La Universidad Nacional Experimental 'Francisco de Miranda' (UNEFM), aun cuando impuso la categoría de Profesor Honorario a Croizat en 1981, no pudo aspirar a tenerlo impartiendo cátedra en sus aulas, debido a su avanzada edad.

Los antecedentes de la enseñanza de la biogeografía en las universidades venezolanas pueden fijarse a finales de los años sesenta, cuando el profesor Janis Racenis creó la cátedra de zoogeografía en la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela (UCV); sin embargo, no existen indicios de que en sus cursos se divulgaran las ideas de Croizat. En este período la asignatura también fue dictada por el Doctor Eduardo Rapoport durante un semestre en 1969, quien no tenía una opinión positiva de Croizat. En 1971 Racenis concluyó el primer ciclo de la enseñanza de la zoogeografía en Venezuela. Croizat se mantuvo desvinculado de la enseñanza formal desde 1953, por lo cual no tuvo discípulos directos en el país.

Durante el Octavo Congreso Latinoamericano de Zoología, organizado por el Dr. Pedro Salinas en la ciudad de Mérida, en octubre de 1980, algunos participantes escucharon la participación de Croizat, quien fue invitado a

presentar una conferencia; su ponencia fue "la biogeografía desde mi punto de vista" (Croizat, 1982), se presentó en el simposio sobre "Zoogeografía de los vertebrados neotropicales" coordinado por el Dr. Jaime Pefaur, que se publicó en el tomo I de las Actas del Congreso.

De 1987 a 1992 se reactivó la enseñanza de la zoogeografía, cuando la cátedra comenzó a ser regentada por uno de nosotros (R. P.-H.) y por primera vez se introdujo, como uno de los temas del programa, el estudio y discusión de la panbiogeografía. En consonancia con el ideal de Croizat, quien concebía la biogeografía como un todo sin discriminación entre plantas y animales, la cátedra cambió su nombre de zoogeografía a biogeografía en 1992, y así se ha conservado hasta el presente como una materia electiva del programa de la licenciatura en Biología que ofrece la UCV. Como parte de las labores de esta cátedra se tradujo al español el artículo *La 'panbiogeographia' in breve* (Croizat, 1973), el cual es leído y discutido por el profesor y los estudiantes como representación sinóptica de la extensa obra de su autor.

Otras cátedras similares se dictan en la Escuela de Geografía de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes en Mérida (a cargo del Dr. Enrique LaMarca, desde 1987) y, recientemente, en el posgrado integrado nacional en Ecología, dictada por el Dr. Gilberto Rodríguez. Este último diseñó su curso en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en 1987, inspirado en las lecturas de la *Panbiogeography*. Curso que hoy en día cuenta con uno de los programas de estudio más completos de Latinoamérica, incluyendo, por supuesto, el método panbiogeográfico.

El 12 de junio de 1989 los profesores R. Pérez-Hernández y Miriam Díaz ofrecieron en Coro las primeras conferencias divulgativas sobre la vida y obra de León Croizat, durante unas Jornadas de Investigación de la Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda", donde paradójicamente se había difundido muy poco sobre el tema.

Testigo del respeto guardado a León Croizat en el país fueron los obituarios escritos por Salazar Léidenz (1982), Venegas Filardo (1982a,b) y Steyermark (1983a,b), así como los diversos reconocimientos a su labor y a la de su esposa Catalina en el Jardín Botánico Xerófito 'Dr. León Croizat' en la ciudad de Coro (p. ej., Hoyos, 1999). En los últimos años de la vida de Catalina Croizat el Fondo Editorial Museo de Arte Contemporáneo 'Sofía Imber' patrocinó la publicación de un manual divulgativo de horticultura de cactáceas, el cual resume de manera amena la experiencia de toda una vida (C. Croizat, 1994).

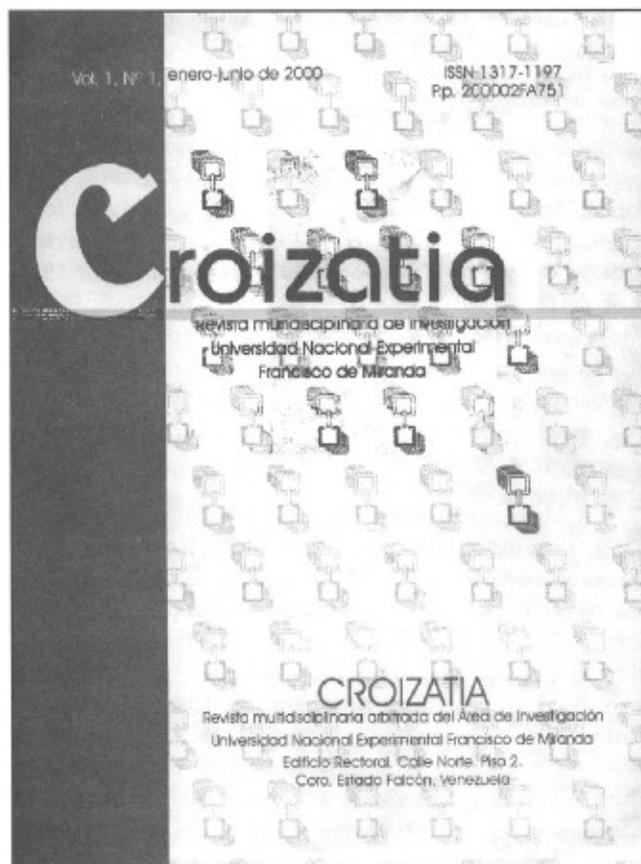


Figura 13. Portada del primer número de la revista *Croizatia*, publicada en Coro a principios del presente año (2000).

En 1999 se elaboró un proyecto para la creación del Centro de Estudios Biogeográficos León Croizat (Díaz & Gómez, 1999, 2000), que de crearse se adscribiría a la UNEFM y contaría con el legado material de la biblioteca del científico italo-americano, la cual fue donada oficialmente a dicha institución por gestión de Catalina Croizat. El homenaje más reciente a la memoria de Croizat quedó materializado en la edición del primer número de la revista científica multidisciplinaria *Croizatia* (Fig. 13), de la universidad 'Francisco de Miranda', bajo la dirección editorial de la profesora Blanca De Lima.

En el resto de América Latina, el interés primario hacia la panbiogeografía deriva principalmente de la lectura de las contribuciones de los autores neozelandeses más que de la lectura directa de la obra de Croizat, tal vez a excepción de su *Space, Time, Form,...* y su *Biogeografía Analítica y Sintética de las Américas* que se analizaron, en parte, en algunos cursos de 'Biogeografía Avanzada' y 'Biogeografía de Mesoamérica' del posgrado de la Facul-

tad de Ciencias de la Universidad Autónoma de México, impartidos de 1986 a 1995, por varios de los autores de este trabajo (J L I, A B y D E). En la Argentina, Morrone y diversos colaboradores discutieron las ideas panbiogeográficas y las aplicaron a la resolución de varios problemas biogeográficos (Morrone & Crisci, 1990, 1992; Morrone, 1991, 1992a, b, 1993a, b, 1994a, b, 1996, 1999; Morrone & Lopretto, 1994; Coscarón & Morrone, 1995; Fortino & Morrone, 1997; Posadas *et al.*, 1997; Lopretto & Morrone, 1998; Katinas *et al.*, 1999; Morrone & Pereira, 1999; Menu-Marque *et al.*, 2000). En Colombia, igualmente se aplicó el método panbiogeográfico en un estudio de la Serranía del Chiribiquete (Cortés & Franco, 1997) y otro en *Cecropia* de Franco & Bevy (1997).

En México, Llorente (1991), Llorente & Espinosa (1991), Espinosa & Llorente (1993), Reynoso (1994), Morrone *et al.* (1996), Morrone & Espinosa (1998), Contreras *et al.*, (1999) y Espinosa *et al.*, (remitido) han analizado las ideas panbiogeográficas y las han comparado con las de la biogeografía cladística, así también en esos trabajos se han contrastado los fundamentos ontológicos y epistemológicos de los enfoques postmodernos en biogeografía histórica. Además han producido textos y artículos revisionales que incluyen tales tópicos y han resaltado la importancia de los atlas biogeográficos (con bases panbiogeográficas) en la bioconservación, así como la aplicación del método panbiogeográfico en el análisis distribucional de algunas gimnospermas (Morrone, remitido).

Finalmente, Morrone (2000) y Llorente *et al.* (2000) han trazado algunos esbozos históricos de la panbiogeografía y su contexto contemporáneo. En varias instituciones educativas de México, la panbiogeografía es un componente importante en las asignaturas biogeográficas de pregrado y posgrado.

Especies biológicas dedicadas a Croizat

Entre los reconocimientos que se hacen a un autor botánico a menudo están los patronímicos, a continuación se enumeran los de Croizat:

Plantas: género *Croizatia* (*C. brevipetiolata* (Secco) Dorr; *C. naiguatensis* Steyermark; *C. neotropica* Steyermark (especie tipo); *C. panamensis* Webster (ver Webster *et al.*, 1987; Burger & Huft, 1995 y Dorr, 1999); *Croton croizatii* Steyermark; *Euphorbia croizatii* (Hurusawa) Kitagawa; *Galarhoeus croizatii* Hurusawa; *Hieronyma croizatii* Steyermark; *Kelleria croizatii* M. J. Heads; *Ouratea croizatii* B. Maguire y J. Steyermark;

Persea croizatii H. van der Werff; *Phyllanthus croizatii* Steyermark; *Pseudobombax croizatii* A. Robyns; *Seneferdleropsis croizatii* Steyermark in R. E. Schult. y *Tilia croizatii* Chun y Wong (ver The Plant Name Project, 1999). Animales: una especie de mariposa venezolana dedicada a Léon y Catalina Croizat *Pedaliodes croizatorum* (Viloria & Camacho, 1999).

Una disgresión final

.... puede existir otra fuerza que no se origine dentro del punto, sino fuera. Esta tensión se lanza sobre él, que asido al plano se ve arrancado y desplazado en otra dirección, así, queda inmediatamente aniquilada la tensión concéntrica del punto, y por lo tanto, éste deja de existir. Entonces, surge un nuevo ente con vida autónoma y leyes propias. Es la línea.

Punto y línea sobre el plano. Wassily Kandinsky, 1923

Sermonti (1988) señaló la existencia de 'florecimientos' simultáneos en lugares distantes e incommunicados en la historia de la humanidad: las construcciones megalíticas, los instrumentos musicales y algunos mitos. Igual ocurre con las plantas de bambú, que florecen al mismo tiempo después de largos periodos en diferentes lugares, independientemente de las condiciones del entorno. Ese sorprendente florecimiento sincrónico se ha explicado de diferentes maneras, que parten de asumir como genuina la sincronía de eventos independientes. Sin embargo, siempre existe el riesgo que estas interpretaciones sean desplazadas por un escepticismo que se deleita en descubrir en estas relaciones mecánicas un mero artilugio. Esta última interpretación, que niega la simultaneidad, es la predominante, no porque se haya establecido científicamente, sino porque se basa en un modelo generalizado en la cultura global, la cual está interconectada por una red de comunicaciones y sistemas de transporte, donde cualquier idea o instrumento dominante se difunde del centro a la periferia y se vuelve universal. La panbiogeografía, en contraposición con esta idea, afirma que hay un desarrollo sincrónico y paralelo entre especies relacionadas que, aunque separadas, habitan regiones distantes y que no tienen comunicación entre sí. Ello se opone al modelo darwiniano de origen puntual de las especies y su dispersión a regiones remotas. La sociedad global favorece la preferencia intelectual por el mecanismo 'centro de origen-dispersión' sobre el modelo de la filogénesis sincrónica. Sin embargo, recientes estudios historiográficos y filogenéticos hacen que valga la pena analizar esta alternativa. El principio del desarrollo sincrónico de las especies, afirmado por Daniele Rosa y Léon Croizat, es una premisa de la concepción estructuralista dinámica y un

corolario obligado del paradigma generativo, si se parte de suponer una evolución promovida por fuerzas internas y de leyes generales de desarrollo, que permiten una tendencia común fundamental en el desarrollo de especies relacionadas que no requiere un intercambio reciente de información genética (Sermonti, 1988).

La síntesis de Darwin (1859) hizo énfasis en la concepción de los organismos como entidades que existen independientemente del espacio y el tiempo. Las distribuciones evolucionan mediante los movimientos físicos de los organismos (migración) a través de contenedores de espacio-tiempo separados. Los organismos son tratados como náufragos que migran al azar sobre la superficie terrestre. En el sistema de Wallace (1876) esos contenedores espacio-temporales estaban representados por la geografía actual y las relaciones entre los contenedores (regiones biogeográficas) estaban definidas por presuntas barreras geográficas (climáticas o topográficas) que obstaculizaban la migración. La síntesis panbiogeográfica proporciona una estructura alternativa en la que el espacio y el tiempo se conciben como componentes co-recíprocos de la evolución, junto con la forma, que es la manifestación física de los organismos. A medida que las distribuciones evolucionan sobre un amplio frente, surgen nuevas relaciones espacio-temporales conjuntamente con la diferenciación de los distintos taxones. En este contexto, en la evolución de la distribución coexisten espacio, tiempo y forma como componentes recíprocos de un solo proceso. En vez de concebir a los organismos como entidades independientes del espacio y tiempo, su existencia es contingente sobre las relaciones espacio-temporales sobre las que ha evolucionado. Así, el espacio y el tiempo no existen fuera de la evolución de la forma, y los taxones naturales son entidades históricas, con límites contingentes en espacio y tiempo, más que meras abstracciones o clases.

La fusión del espacio y tiempo con la forma evita la necesidad de tratar a organismos y ambiente como entidades separadas. La separación absoluta entre organismos y ambiente en la investigación evolutiva se refleja en la búsqueda de mecanismos que actúen como una fuerza independiente, ya sea sobre los organismos pasivos (como la selección natural) o sobre los ambientes pasivos (como la ortogénesis). Como entidades limitadas espacio-temporalmente, los taxones existen como parte de su ambiente y a su vez existen específicamente en relación con los organismos que los constituyen. Organismos y ambientes están co-construidos y sus interrelaciones no existen antes, sino que son construidas cada generación durante la ontogenia de los organismos. Por lo tanto, las

características de los organismos y su evolución pueden verse como el producto tanto de los organismos como los ambientes. Gray (1987) describió este proceso como 'una construcción limitada recíprocamente' donde no son los organismos los que se desarrollan ni las poblaciones las que evolucionan, sino las relaciones organismo-ambiente y población-ambiente.

El enfoque panbiogeográfico asume que espacio, tiempo y forma son interrelaciones recíprocamente contingentes entre organismos y ambiente, proporcionando un nuevo fundamento conceptual para el desarrollo de una amplia síntesis biológica, mediante la integración de la biogeografía (estudio del espacio en el tiempo), la ecología (estudio de la forma en el espacio) y la epigenética (el desarrollo de la forma en el tiempo). Cada ciencia se mantiene independiente con sus propios métodos y principios, aunque interactúa con las otras para generar niveles más altos de conocimiento a través de iluminaciones recíprocas en las relaciones entre espacio, tiempo y forma.

Agradecimientos

Los autores agradecemos la cooperación desinteresada y el suministro de información de Yolanda Texera, Jafet Nassar, Mario Zunino, Gilberto Rodríguez, Enrique LaMarca, Jesús Hoyos, Catalina Croizat (†), Beatriz Rivera, Axel Stein y Deborah Whyte. Igualmente las traducciones del italiano realizadas por Roberta Bodini y Gian Carlo Marcanti, así como la invitación del Dr. Santiago Díaz Piedrahita, para escribir este trabajo. Los proyectos de CONACyT 32002 y DGAPA-UNAM fueron de apoyo para la elaboración del mismo. El Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia apoyó en la conclusión de la presente contribución. Varias versiones de este manuscrito fueron corregidas y formadas por Jimena Castro a quien le agradecemos.

Referencias

- Andersson, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Jour. Biogeogr.*, 23: 269-277.
- Anduze, P. J. 1960. *Shailili-ko. Relato de un naturalista que también llegó a las fuentes del Orinoco*. Talleres Gráficos Ilustraciones, Caracas.
- Bueno, A. A. & J. Llorente. 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto. pp. 1-33. En: J. Llorente (ed.): *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Ciencias, Servicios Editoriales, UNAM. México.
- Bueno, A. A., J. J. Morrone, M. de las M. Luna-Reyes & C. Pérez-Malvárez. 1999. Raíces históricas del concepto de centro de

- origen en la biogeografía dispersionista: Del Edén Bíblico al modelo de Darwin-Wallace. *Sci. Techn. Persp.*, 3(1): 27-45.
- Burger, W. & H. Huft.** 1995. Family -133 Euphorbiaceae. *Fieldiana, Bot., n. s.*, 36: 1-169.
- Cain, S. A.** 1944. *Foundations of plant geography*. Haper and Brothers, New York.
- Carrillo, J. M. & M. E. González (comp.).** 1999. *Prontuario de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vol. 32, Cromotip, Caracas.
- Colacino, C.** 1997. Léon Croizat's biogeography and macroevolution, or ... "out of nothing, nothing comes". *Philipp. Scient.*, 34: 73-88.
- Contreras, R., I. Luna & J. J. Morrone.** 1999. Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): A panbiogeographic approach. *Biogeographica*, 75(4): 163-176.
- Corner, E. J. H.** 1959 "Panbiogeography". *New Phytol.*, 58: 237-238.
- Cortés B., R. & P. Franco R.** 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 465-478.
- Coscarón, M. del C. & J. J. Morrone.** 1995. Systematics, cladistics, and biogeography of the *Peirates collarti* and *P. lepturoides* species groups (Heteroptera: Reduviidae, Peiratinae). *Ent. Scand.*, 26: 191-228.
- Craw, R. C.** 1979. Generalized tracks and dispersal in biogeography: A response to R. M. McDowall. *Syst. Zool.*, 28: 99-107.
- . 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.*, 31: 304-316.
- . 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Syst. Zool.*, 32: 431-438.
- . 1984a. Léon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation. *Tuatara*, 27: 8-13.
- . 1984b. Never a serious scientist: The life of Léon Croizat. *Tuatara*, 27: 5-7.
- . 1984c. Charles Darwin on "Laws of Growth". *Tuatara*, 27(1): 19-20.
- . 1985. Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: Panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 23: 1-10.
- . 1988. Panbiogeography. pp. 405-435 En: A. Myers y P. Giller (eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London.
- . 1988a. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.*, 37: 291-310.
- . 1988b. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. In: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres y Nueva York, pp. 405-435.
- . 1992. Margins of cladistics: Identity, difference and place in the emergence of phylogenetic systematics, 1864-1975. In: Griffiths, P. (ed.), *Trees of life*, Kluwe Academic Publishers, Holanda, pp. 65-107.
- & G. W. Gibbs. 1984. Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis. *Tuatara*, 27: 1-75.
- Craw, R. C., J. R. Grehan & M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, Nueva York y Oxford.
- & M. J. Heads. 1988. Reading Croizat: On the edge of biology. *Riv. Biol., Biol. Forum*, 81: 499-532.
- & P. Weston. 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.*, 33: 1-13.
- & R. Page. 1988. Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography. In: Ho, M. -W. y S. W. Fox (eds), *Evolutionary processes and metaphors*, John Wiley and Sons, pp. 163-189.
- Croizat, C.** 1994. *Manual de horticultura ornamental*. Fondo Editorial del Museo de Arte Contemporáneo de Caracas Sofía Imber, Caracas.
- Croizat, L.** 1952. *Manual of phytogeography*. Junk's Gravenhage, La Haya.
- . 1954. La faja xerófila del Estado Mérida. *Universitas Emeritensis (Mérida)*, 1: 100-106.
- . 1958. *Panbiogeography. Vols. 1 y 2*. Publicado por el autor, Caracas.
- . 1961. Entre lo viejo y lo nuevo. *Revista Shell (Caracas)*, 10(41): 29-36.
- . 1961. *Principia botanica or beginnings of botany (with sketches by the author)*. Publicado por el autor, Caracas.
- . 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- . 1973. La 'panbiogeographia' in breve. *Webbia*, 28: 189-226.
- . 1975. *Relación de las guerras de Anfal y Roma, 218-202 a. C.* Ministerio de Defensa, Caracas.
- . 1976. *Biogeografía analítica y sintética ('panbiogeografía') de las Américas*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- . 1977. Carlos Darwin y sus teorías. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. Nats.*, (Caracas), 37: 15-90.
- . 1978. Hennig (1966) entre Rosa (1918) y Lovtrup (1977): Medio siglo de sistemática filogenética. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. Nat.* (Caracas), 38: 59-147.
- . 1981. *El océano Pacífico en la prehistoria de las Américas*. I. P. Publicaciones, Caracas.
- . 1982. Vicariance/ vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc: A clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.

- _____. 1983. La biogeografía desde mi punto de vista. *Zoología Neotropical, Actas VIII Cong. Latinoam. Zool. (Caracas)*, 1: 165-175.
- _____. 1984a. Mayr vs Croizat: Croizat vs Mayr: An enquiry. In: Craw, R. C. y G. W. Gibbs (eds.), *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis*, *Tuatara*, 27: 49-66.
- _____. 1984b. Charles Darwin and his theories. In: Craw, R. C. y G. W. Gibbs (eds.), *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis*, *Tuatara*, 27: 21-25.
- Croizat, L., G. Nelson & D. E. Rosen.** 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Croizat, V. J.** 1997. *Journey among warriors: The memoirs of a marine*. White Mane Publishing Company, Inc., Shippensburg.
- Cruent, J. M.** 1959. Notas sobre las relaciones entre la antropología y la biogeografía. *Boletín del Museo de Ciencias Naturales (Caracas)*, 4/5(1-4): 185-190.
- _____. 1981. La panbiogeografía de León Croizat. *Boletín del Centro de Historia del Estado Falcón, 2da época*, 28(26): 23-27.
- Darwin, C. R.** 1859. *The origin of species*. John Murray, Londres.
- Díaz, M. & R. Gómez.** 1999. *Proyecto Centro de Estudios Biogeográficos León Croizat*. Coro: Decanato de Investigaciones UNEFM [documento interno].
- _____. 2000. León Croizat y su aporte a las ciencias biológicas. *Croizatia (Coro)*, 1(1): 7-10.
- Dorr, L. J.** 1999. A new combination in *Croizatia* (Euphorbiaceae). *Sida*, 18(3): 831-836.
- Dupuis, C.** 1979. Permanence et actualité de la Systematique: La 'Systematique phylogénétique' de W. Henning (Historique, discusión, choix de références). *Cahiers des Naturalistes (Bull. Natural Paris)*. (N. S.), 34(1): 1-69.
- Espinosa, D. & J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Espinosa, D., J. J. Morrone, J. Llorente & O. Flores** (remitido). *Introducción al análisis de los patrones en biogeografía histórica*. UNAM 96 p. + 250 figs.
- Ferris, V. R.** 1980. A science in search of a paradigm? Review of the symposium "Vicariance biogeography: A critique". *Syst. Zool.*, 29: 67-76.
- Fichman, M.** 1977. Wallace zoogeography and the problem of land bridges. *J. Hist. Biol.*, 10(1): 45-63.
- Fortino, A. D. & J. J. Morrone.** 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73(2): 49-56.
- Gmelin, J. F.** 1747. *Flora sibirica*. Volume 1. Academia Scientiarum, St. Petesburg.
- Gray, R. D.** 1987. Beyond labels and binary oppositions: what can be learnt from the nature/nurture dispute? *Riv. Biol.-Biol. Forum*, 80: 192-196.
- Grehan, J. R.** 1988. Panbiogeography: Evolution in space and time. *Riv. Biol., Biol. Forum*, 81: 469-498.
- _____. 1989. New Zealand panbiogeography: Past, present, and future. *New Zealand J. Zool.*, 16: 513-525.
- Grelier, J.** 1954. *Aux sources de l'Orenoque*. La Table Ronde, Paris.
- Heads, J.** 1984. Principia Botanica: Croizat's contribution to botany. *Tuatara*, 27: 26-48.
- Heads, M. J.** 1986. A panbiogeographic analysis of Auckland islands archipelago. In: Archibald, R. D. (ed.), *The Lepidoptera, bryophytes, and panbiogeography of Auckland islands*, New Zealand Entomological Society, Dunedin, pp. 30-44.
- Heads, M. & R. C. Craw.** 1984. Bibliography of the scientific work of León Croizat, 1932-1982. In: Craw, R. C. y G. W. Gibbs (eds.), *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis*, *Tuatara*, 27: 67-75.
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- _____. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Holst, B. K. & C. A. Todzia.** 1990. León Croizat's plant collections from the Franco-Venezuelan Expedition to the headwaters of the Río Orinoco. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(3): 485-516.
- Hovenkamp, P.** 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographic analysis. *Cladistics*, 13: 67-79.
- Hoyos, J.** 1999. *El legado de León Croizat y el jardín xerofítico de Coro*. MS.
- Huber, O. & J. Wurdack.** 1984. *History of botanical exploration in Territorio Federal Amazonas, Venezuela*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hull, D. L.** 1988. *Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago.
- Humphries, C. J.** 2000. Form, space and time: which comes first?. *Jour. Biogeogr.* 27: 11-15.
- _____. & **L. R. Parenti.** 1987. *Cladistic biogeography*. Oxford Monographs in Biogeography. Oxford, Clarendon.
- _____. 1999. *Cladistics biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distribution*. 2nd. Edition. Oxford University Press, Oxford. 187 p.
- Humphries, C. J. y O. Seberg.** 1989. Graphs and generalized tracks: Some comments on method. *Syst. Zool.*, 38: 69-76.
- Jeannel, R.** 1942. *Le génese des faunes terrestres*. Press Universitaires de France, Paris.
- Kandinsky, W.** (1998). *Punto y Línea sobre el plano*. [Punkt und Linie zu Fläche, 1923]. Ediciones Colofón. México. 173 p.
- Katinas, L., J. J. Morrone & J. V. Crisci.** 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Austr. Syst. Bot.*, 47: 111-130.
- Lakatos, I.** 1978. *The methodology of scientific research programmes*. Philosophical papers no. 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Lopretto, E. C. & J. J. Morrone.** 1998. Anaspidae, Bathynellacea (Syncarida), generalised tracks, and the biogeographical

- relationships of South America. *Zool. Scripta*, 27(4): 311-318.
- Löve, Á. 1967. A remarkable biological synthesis. *Ecology*, 48(4): 704-705.
- Luzzatto, M., C. Palestini & P. P. D'Entrèves. 2000. Hologenesis: The last and lost theory of evolutionary change. *Ital. J. Zool.* 67: 129-138.
- Llorente B., J. (ed.). 1991. *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Servicios Editoriales. Fac. Ciencias. UNAM. México 96 p.
- Llorente B., J. & D. O. Espinosa. 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42: 295-312.
- _____, N. Papavero & A. Bueno. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revta. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(91): 255-278.
- Mayr, E. & W. H. Phelps, Jr. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 136: 269-328.
- Menu-Marque, S., J. J. Morrone & C. Locascio. 2000. Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Crustacea: Copepoda: Centropagidae): A track analysis. *J. Crust. Biol.*, (en prensa).
- Morrone, J. J. 1991. Estudio sistemático, análisis cladístico y biogeografía del género *Listroderes* Schoenherr, 1826 (Coleoptera: Curculionidae). Disertación Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, La Plata.
- _____. 1992a. De la diversa panbiogeografía. *Physis (Buenos Aires)* C, 47: 54.
- _____. 1992b. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein *Lanteriella* gen. nov. (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomol. Chil.*, 17: 157-174.
- _____. 1993a. Beyond binary oppositions. *Cladistics*, 9: 437-438.
- _____. 1993b. Revisión sistemática de un nuevo género de Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae), con un análisis biogeográfico del dominio Subantártico. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 64: 121-145.
- _____. 1994a. Systematics, cladistics, and biogeography of the Andean weevil genera *Macrostypylus*, *Adioristidius*, *Puranius*, and *Amathynetoides*, new genus (Coleoptera: Curculionidae). *Am. Mus. Novit.*, 3104: 1-63.
- _____. 1994b. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 4: 188-194.
- _____. 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *J. Comp. Biol.*, 1(3-4): 123-127.
- _____. 1999. Biodiversidad en el espacio: La importancia de los atlas biogeográficos. *Physis (Buenos Aires)*, C, 55(130-131): 47-48.
- _____. 2000. Entre el escarmio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 5(1): 41-47.
- _____. D. Espinosa & J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Morrone, J. J. & D. Espinosa. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)*, 49(3): 12-16.
- _____. & E. C. Lopretto. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.*, 21: 97-109.
- _____. & J. Llorente. 2000. El laberinto de la (pan)biogeografía. *Acta Zool. Mex.*, 80: 249-252.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol.* (Bogotá), 4: 119-140.
- _____. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* (Bogotá), 6: 53-66.
- _____. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J. & L. A. Pereira. 1999. On the geographical distribution of the Neotropical and Andean species of *Schendylops* (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 58(3-4): 165-171.
- Nelson, G. 1969. The problem of historical biogeography. *Syst. Zool.*, 18: 243-246.
- _____. 1973. Comments on León Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 22: 312-320.
- _____. 1974. Historical biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.*, 23: 555-558.
- _____. 1977. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas by L. Croizat (1976). *Syst. Zool.*, 26: 449-452.
- _____. 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11: 269-305.
- _____. 1983. Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future. In: Sims et al. (eds.), *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*, Academic Press, Londres y Nueva York, pp. 469-492.
- Nelson, G. Y P. & Ladiges. (en prensa) Gondwana, Vicariance biogeography, and the New York School revisited.
- Nelson, G. & N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography/Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Nur, A. & Z. Ben-Avraham. 1980. Lost Pacifica continent: A mobilistic speculation. In: Rosen, D. E. y G. Nelson (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 341-358.
- Page, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1-17.
- _____. 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.*, 36 (1): 1-17.
- Papavero, N., D. M. Teixeira & J. B. Llorente. 1997. *História da biogeografia no período pre-evolutivo*. Ed. Pléiade FAPESP, São Paulo, Brasil. 258 p.

- Pardo, J. L.** 1991. *Sobre los espacios: pintar, escribir, pensar*. Ediciones del Serbal. Colección De los N° 4. Barcelona. 160 p.
- Plant Name Project, The.** 1999. *International Names Index*. Publicado en la Internet; <http://www.ipni.org> [consultado el 10 de octubre de 2000].
- Platnick, N. I. & G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 1-16.
- Platnick, N. I. & G. Nelson.** 1988. Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end? *Syst. Zool.*, 37(4): 410-419.
- Popper, K. R.** 1962. *La lógica del descubrimiento científico*. Tecnós, Madrid.
- Posadas, P. E., J. M. Estévez & J. J. Morrone.** 1997. Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria*, 48: 1-10.
- Reynoso, V. H. R.** 1994. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra. En *Taxonomía Biológica*. (Eds. J. Llorente e I. Luna) pp. 537-536. Serie Texto Científico Universitario. Fondo de Cultura Económica. México.
- Rosen, D. E.** 1974. *Space, time, form: The biological synthesis*. *Syst. Zool.*, 23: 288-290.
- . 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24: 431-464.
- . 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 159-188.
- . 1980. Introduction. In: Rosen, D. E. y G. Nelson (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, Columbia University Press, Nueva York, pp. 1-5.
- Salazar Leindenz, M.** 1982. Murió el padre de la biogeografía. *El Nacional* (Caracas), 1-xii-1982.
- Seberg, O.** 1986. A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Syst. Zool.*, 35: 369-380.
- Sermonti,** 1988. La Stagione del bambu (editoriale) *Riv. Biol.-Biol. Forum*, 81(4): 457-460.
- Simberloff, D.; K. L. Heck; E. D. McCoy & E. F. Connor.** 1979. There have been no statistical tests of cladistic biogeographical hypotheses. En: Nelson, G. & D. E. Rosen (eds.): *Symposium of the systematics discussion group of the American Museum of Natural History*. Columbia University Press, New York. Pp. 40-63.
- Sober, E.** 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 245-253.
- Steyermark, J. A.** 1983a. Dr. León Croizat-Chaley. *Natura* (Caracas), 74: 34-35.
- . 1983b. Deaths [obituary]. *Taxon*, 32: 530-531.
- Stott, P.** 1998. Biogeography and ecology in crisis: the urgent need for a new metalanguage. *Jour. Biogeog.*, 25:1-2.
- Texera, Y. (Comp.).** 1998. *La modernización difícil. Henri Pittier en Venezuela 1920-1950*. Fundación Polar, Caracas.
- . 1991. *La exploración botánica en Venezuela 1754-1950*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Van Steenis, C. G. G. J.** 1934-35. On the origin of the Malaysian mountain flora. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*, 13: 135-262, 289-417.
- Venegas Filardo, P.** 1982a. León Croizat-Chaley: un enamorado de la flora venezolana. *El Universal* (Caracas). 6-xii-1982.
- . 1982b. León Croizat-Chaley. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales* (Caracas), 42(129-130): 147-148.
- Viloria, A. L. & J. Camacho.** 1999. Three new pronophiline butterflies from the Serranía del Turimiquire, eastern Venezuela, and type designation for *Corades enyo enyo* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Fragmenta Entomologica* (Roma), 31(1): 173-188.
- Vuilleumier, E.** 1999. Biogeography on the eve of the twenty-first century: Towards an epistemology of biogeography. *Ostrich*, 70(1): 89-103.
- 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*. Vol. I. Macmillan and Co., Londres, 503 pp.
- Webster, G. L.; L. Gillespie & J. Steyermark.** 1987. Systematics of *Croizatia* (Euphorbiaceae). *Syst. Bot.*, 12(1): 1-8.
- Zunino, M.** 1992. Per rileggere Croizat. *Biogeographia*, 16: 11-23.