

SÍNTESIS HISTÓRICA DE LA BIOGEOGRAFÍA

por

Jorge Llorente Bousquets^{1,3}, Nelson Papavero², Alfredo Bueno Hernández⁴

Sigue ahora el lugar, que, como dijimos hace poco, se constituye en las definiciones de las cosas que pueden ser definidas. El lugar, ciertamente, no es otra cosa que el ámbito en el cual se recluye una determinada cosa dentro de límites fijos.

Conjuntamente con él -a saber el lugar- es comprendido siempre y enteramente el tiempo, ya que no es posible entender el lugar de una vez separado del tiempo, tanto como tampoco puede ser definido el tiempo sin implicar a la vez el lugar. Hay que situarlos, en efecto sobre aquellas cosas que existen simultáneamente y siempre, de una manera inseparable. Y sin ellos ninguna esencia de las que reciben el ser por la generación, podría en modo existir o ser conocida.

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

Resumen

Llorente B., J.: Síntesis histórica de la biogeografía. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 255-278, 2000. ISSN 0370-3908.

Se ofrece una síntesis de la biogeografía desde la antigüedad a la época contemporánea, refiriendo los mitos de la creación y su predominio, los principales protagonistas y las obras fundamentales donde se citan las ideas, hipótesis y teorías para explicar la distribución de los seres vivos: San Agustín, D'Acosta, Kircher, Linnaeus, Buffon, Humboldt, De Candolle, Lyell, Wollaston, Von Buch, Sclater, Hooker, Wallace, Darwin y otros más. Se enfatiza cómo la idea de un centro de origen norteño y dispersión a través de una geografía estable predominó en el pensamiento biogeográfico hasta la década de 1960. Durante las últimas tres décadas, Croizat con sus seguidores neozelandeses y su panbiogeografía; Nelson, Platnick y otros con su Biogeografía Cladista o de la Vicarianza, han dominado los aspectos teóricos y metodológicos, cuyas bases son filogenéticas y un cambio en la concepción del espacio geográfico.

Palabras clave: Biogeografía, Historia, Linnaeus, Buffon, Humboldt, Lyell, Wallace, Croizat, Panbiogeografía, Vicarianza.

1 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

2 Universidade de Santa Úrsula, Rfo de Janeiro, Brasil.

3 Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

4 Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, UNAM. México.

Abstract

An historical synthesis of biogeography is provided from antiquity to present. The synthesis begins with the myths of Creation and their predominance and then focuses on the major early protagonists and their fundamental works wherein the hypotheses, ideas and theories to explain the distributions of living organisms are developed: San Agustín, D'Acosta, Kircher, Linnaeus, Buffon, Humboldt, De Candolle, Lyell, Wollaston, Von Buch, Sclater, Hooker, Wallace, Darwin and others of lesser impacts. The idea of a northern centre of origin with subsequent dispersal over an immovable geography was the dominant biogeographic model employed until the decade of the 1960s. During the last three decades, Croizat and his New Zealand followers promoted their panbiogeographic whereas Nelson, Platnick, and others promoted their cladistic (or vicariant) biogeography. These two schools have dominated theoretical and methodological biogeography, based in phylogenetics and a change in the concept of geographic space.

Keys words: Biogeography, History, Linnaeus, Buffon, Humboldt, Lyell, Wallace, Croizat, Panbiogeography, Vicariance.

Orígenes y cuestionamientos

Las ideas y concepciones más antiguas sobre la distribución de la biota, el hombre, las plantas y los animales en la Tierra, se encuentran en diferentes mitos y leyendas de varias de las religiones más antiguas. Las del mundo judeo-cristiano están compendiadas en la *Torá* y en el *Libro del Génesis*; ahí puede encontrarse la idea primordial de que a partir de un lugar de la Tierra, por dispersión, los seres vivientes cubrieron la superficie habitable. Tres veces reconocemos este concepto en el *Génesis*: 1. El mito del Edén al concluir la Creación, cuando al final de la primera semana Dios había colocado a todos en ese paraíso terrestre, 2. El mito del Diluvio Universal, donde se indica que a partir del Monte Ararat, los animales salvados en el Arca de Noé, se volvió a poblar la superficie del planeta, y 3. El mito de Babel, a partir del cual se diversificaron razas y lenguas con base en una sola población (Papavero *et al.*, 1997, 2000).

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

Uno de los límites era el tiempo, pues los escasos 4.000 años que se pensaba tenía el mundo, no bastaban para imaginar cómo a partir del Ararat se repoblaría la faz de la Tierra. Aún considerando más tiempo, no se vislumbraba el mecanismo para alcanzar islas distantes por numerosos

animales y plantas sin medios para dispersarse. Las barreras se imponían a la libre dispersión (Hutchins, 1952). San Agustín propuso intervenciones divinas para salvar el concepto bíblico en su obra *La Ciudad de Dios*, además de postular al hombre como agente dispersor.

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

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

Los primeros cronistas, soldados y religiosos que llegaron a las Indias Occidentales, tales como Hernández de Oviedo, d'Anghiera, Sahagún, Francisco Hernández y muchos otros más, consignaron en sus escritos descripciones sobre la biota allende el Atlántico, muy distinta a la del mundo conocido. Con el tiempo, a partir de la biota brasileña y australiana, surgieron más preguntas, las cuales indujeron a su vez nuevas respuestas. Se postularon puentes intercontinentales, como la mítica Atlántida, situados tanto en el sur (Martínez, 1606) o vía el estrecho de Anián por el norte de América. Al final del siglo XVI, D'Acosta (1590) distinguió tres hipótesis (en Papavero *et al.*, 2000):

(i) Que los indios vinieron a América por voluntad propia, navegando desde el Viejo Mundo. Esta hipótesis la desechó, pues ellos no poseían la aguja para navegar y no conocían el imán; se extendió sobre estos tópicos en los capítulos 17 y 18 del Libro I de su obra, probando que los antiguos no conocían el imán y que todos sus viajes eran cortos, por cabotaje y guiados solamente por las estrellas; (ii) que los indios fueron arrojados a las Indias por tormentas, contra su voluntad. D'Acosta examinó varios casos contados en los mitos de las tribus americanas y en la literatura de la Antigüedad, llegando a la conclusión de que "no faltan indicios de que se haya navegado la mar del Sur antes que viniesen españoles por ella. Así que podríamos pensar que se comenzó a habitar el Nuevo Orbe de hombres, a quienes la contrariedad del tiempo y la fuerza de Nortes echó allá" (Lib. I, cap. 19); (iii) A pesar de esa posibilidad, "ofrécese aquí una dificultad que me da mucho en que entender y es que ya que demos que hayan venido hombres por mar a tierras tan remotas, y que de ellos se han multiplicado las naciones que vemos, pero de bestias y alimañas que cría el Nuevo Orbe, muchas y grandes, no sé cómo nos demos maña a embarcallas y llevallas por mar a las Indias".

El jesuita D'Acosta consideró una conexión al continente americano por alguna parte al Viejo Mundo y rechazó la Atlántida como puente intercontinental. También inauguró el postulado que Buffon desarrolló un siglo y medio más tarde, esto es, reconoció el endemismo de las especies ligadas a América, como formas claramente distintas a las del mundo previamente conocido. Arguyó cambios accidentales con consecuencias en cambios de los animales del Viejo Mundo, hipótesis en apariencia transformista que Sir Walter Raleigh también propuso de manera independiente, como **Papavero et al.** (2000) citaron:

... el descubrimiento de una multitud cada vez mayor de seres vivos, que nada tenían en común con la fauna y la flora conocidas, volvía apremiante la necesidad de nuevas interpretaciones destinadas a alejar indiscretas conjeturas acerca de una pluralidad de la creación, como fueron dudas heréticas sobre la cronología bíblica y la precisión de determinados pasajes del libro sagrado.

Precisamente otro jesuita, **Athanasius Kircher** (1602-1680), ilustró vastamente, en 1675, las ideas bíblicas, pero se inspiró en **D'Acosta** (1590) y **Raleigh** (1614), entre otros, además de que sus figuras fueron copiadas en gran parte de autores renacentistas (**Papavero et al.**, 1997,

2000), para su obra *Arca Noë*, v. gr. **Aldrovandi** (1599-1603), **Jonstonus** (1657) y **Marcgrave** (1648).

De Linnaeus a Buffon

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

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

En el opúsculo *Oratio de telluris habitabilis incremento*, que apareció en 1744, Linneo propuso:

En las primeras edades del mundo, los continentes permanecían sumergidos bajo el mar, con la excepción de una sola isla en medio de este inmenso océano. Allí, todos los animales vivían con holgura y todas las plantas vivían abundantemente. (En **Nelson & Platnick**, 1981)

En su *Systema Naturae* (1735), Linneo lo aceptaba y en su *De telluris habitabilis incremento* (1744) lo expresaba así, de acuerdo con **Papavero et al.** (1997):

"... si el primer hombre fue colocado en el Edén, y si ese hombre dio nombre a *todos los animales*, también dio nombre a *todos los insectos*, y todos los insectos debían, así como el resto de los animales, estar en el jardín del Edén. Como "todo vegetal nutre su propio insecto, y la mayor parte de los insectos se nutre solamente de ciertos vegetales", todas las plantas también deberían haber sido colocadas por Dios en el Edén, para que los insectos pudiesen alimentarse. Linnaeus concluyó de todo esto que el Creador

colocó todas las especies vivas al inicio, en un solo lugar de la Tierra -el Paraíso Terrestre o Edén- que posteriormente funcionaría como el centro de origen y dispersión de las biotas.

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

Inspirado ahora por los hallazgos de Tournefort en el Ararat, Linnaeus estableció que la montaña que había en el Edén era bastante alta, y coronada por nieves eternas; en esa montaña había, como en el Ararat, una zonación climática altitudinal. Entonces, en cada zona climática Dios creó un ecosistema, totalmente funcional desde su origen, con todas las interrelaciones establecidas y criaturas adaptadas al clima. Dios, en su infinita sabiduría, respetaba las preferencias ecológicas de las especies. A partir del Edén, a medida que el mar universal se fue retirando, los vegetales se dispersaron, ocupando nuevas áreas dejadas por el agua. Cada cual se instalaba donde las condiciones ambientales le eran propicias, recomponiendo así de manera continua el ecosistema. En su discurso, Linnaeus ilustró abundantemente cómo los vegetales se pueden dispersar por sí mismos sus requerimientos, tanto a través de sus propios medios como a través de agentes externos, tales como el viento, la lluvia, los ríos, el mar, etc. Mostró que la pro-

ducción de semillas es muy grande y que, aunque una cierta cantidad se pierde en el proceso de diseminación, aún queda una cantidad más que suficiente para, dadas las condiciones ambientales favorables, establecer la especie en otra área.

Así, a partir de un único centro de origen y dispersión, los vegetales pasaron a ocupar toda la faz de la Tierra, y continuarían ocupándola hasta que el mar desapareciese enteramente.

Es claro que, según esa hipótesis linneana, áreas distintas de la Tierra, con la misma ecología, deberían poseer exactamente la misma flora.

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

Linnaeus simplemente no trató el problema de la dispersión de los animales, ignorando su propio consejo al fin del discurso:

¡Estudiad, estudiad con gran cuidado!

En cierto sentido, el modelo de Linneo representa una versión actualizada del mito del Génesis. Ya para el siglo XVIII, el número conocido de especies hacía inoperante un arca, aún de las dimensiones más colosales que pudieran imaginarse, capaz de albergarlas a todas. Además, esta versión linneana del paraíso, concordaba muy bien con la creencia tan difundida en ese entonces, entre los filósofos naturales, de que la Tierra había estado cubierta por un océano primigenio. La idea de una Tierra cubierta por agua no aparece sólo en el *Génesis*. Se halla también implícita en Aristóteles, quien aunque nunca elaboró un esquema específico sobre la distribución de tierras y mares,

promovió la conocida teoría de los cuatro elementos. De ahí deriva el modelo del mundo de esferas concéntricas, con la esfera terrestre en el centro, rodeada sucesivamente por las esferas de los elementos más ligeros. Una irregularidad evidente de este modelo es que, en sentido estricto, no debería existir tierra emergida para ser habitada, pues las esferas serían concéntricas. Sin embargo, este escollo fue salvado con un argumento frecuentemente empleado por los escolásticos: la intervención directa de la Providencia Divina, que desplazaba la esfera terrestre del centro, y permitía así que hubiera tierra emergida (**Randles**, 1990). Puede verse en estas ideas un antecedente directo de la isla-montaña de Linneo.

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

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

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

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

Humboldt, Bonpland y los De Candolle

La contribución del barón de **Humboldt** (1805) y Aimé Bonpland radica en la cuantificación de factores que se distribuyen altitudinalmente. Su ejemplo más conocido es en el Chimborazo (Ecuador) de la región andina, en correlación con las distribuciones altitudinales de las for-

maciones vegetales y ciertos taxones dominantes en la vegetación. Para estos autores la *geografía botánica* era la que asignaba a cada tribu sus límites y su clima. Así, establecieron una "ley de la distribución de las formas", la cual indica la proporción o porcentaje de especies registradas de una familia dada de plantas para una latitud determinada, que corresponde a un clima típico.

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

Darwin citó un pasaje del trabajo de **De Candolle** (1820) que es muy conocido:

Todas las plantas de una región, todas aquellas de un lugar dado, están en un estado de guerra unas relativamente con las otras. Todas están dotadas de medios de reproducción y de nutrición más o menos eficaces. Las primeras que se establecen al azar en una determinada localidad tienden, por la misma razón de que ocupan espacio, a excluir a las otras especies, las mayores desterrando a las menores, las más vivaces sustituyendo a aquellas de duración más corta, las más fecundas posesionándose del espacio que podrían ocupar aquellas que se multiplican más difícilmente.

En esta lucha perpetua, ocurren dos fenómenos principales. 1°. Ciertas plantas, por su organización, ne-

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

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

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

Con base en el estudio de la distribución de las plantas, De Candolle admitió la 'Ley de Buffon', al indicar que:

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

Más adelante definió las *regiones botánicas*, de las cuales reconoció 20 en todo el globo terrestre. Posteriormente, él mismo y su hijo Alphonse, en varios trabajos incrementaron el número de regiones al agregar algunas islas y archipiélagos con sus formas endémicas características y singulares. Las regiones botánicas las definió como:

...espacios cualesquiera que, exceptuadas las especies introducidas, ofrecen un cierto número de especies que les son particulares y que se podrían llamar verdaderamente *aborígenes*. Las plantas de una región allí se distribuyen, según su naturaleza, en las localidades que les conviene y tienden, con mayor o menor energía, a sobrepasar sus límites y diseminarse en todo el mundo; pero ellas son impedidas en la mayoría por mares o por desiertos, o por cambios de temperatura, o sólo porque encuentran espacios ya ocupados por las plantas de otra región. Por lo tanto hay regiones perfectamente circunscritas y determinadas; hay otras que sólo se pueden apreciar por un cierto conjunto o una cierta masa de vegetales comunes.

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

De Candolle introdujo otros conceptos y términos como el de endemismo y grupos esporádicos y los ilustró profusamente; su clasificación regional tiene un propósito heurístico, ya que permite diferenciar especies de dos regiones distintas:

Los botánicos saben que en general las plantas de esas veinte regiones son diferentes unas de las otras, de suerte que, cuando se halla en los escritos de los viajeros plantas de una de esas regiones que se dice fueron halladas en otra, se debe, antes de admitir esa proposición, estudiar las muestras provenientes de las dos regiones con particular cuidado en todo. Tan solo si se considera esta división del globo como una precaución contra la sinonimia y para la determinación de las especies, ella sería ya de alguna utilidad; pero sirve sobre todo para poder expresar, de una forma un poco más general, a una inmensa cantidad de datos relativos a las patrias de las plantas.

...Entre los fenómenos generales que presenta la habitación de las plantas hay una que me parece aún más inexplicable que todos los otros: es que existen ciertos géneros, ciertas familias, en las que todas las especies crecen en una sola región (llamémosles, por analogía con el lenguaje médico, géneros endémicos) y otros cuyas especies están distribuidas en el mundo entero (llamémosles, por motivo análogo, géneros esporádicos) [p. 412 del *Dictionnaire*].

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

Así De Candolle promovió la idea de que habían varias áreas de creación.

Lyell: entre Cuvier, Darwin y Wallace

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

Cuvier, al admitir la fijeza de las especies y a la vez reconocer grandes procesos de extinción, propuso la teoría de grandes revoluciones del globo terrestre con creaciones sucesivas; las creaciones eran discontinuas y separadas por grandes cataclismos o catástrofes, la última de las cuales, afirmaba, podría atribuirse al Diluvio Universal. Puede apreciarse cuán difícil fue para la Biología desprenderse de la influencia bíblica, lo cual ocurrió mucho antes para el caso de la Física.

Cuvier estableció un programa de investigación que fue seguido por varios naturalistas, quienes, con base en el estudio de otros grupos de seres vivos, elaboraron un reconocimiento detallado de las creaciones sucesivas de acuerdo con la evidencia estudiada. Por ejemplo Brongniart, al adoptar la aritmética botánica de Humboldt, estableció relaciones numéricas de plantas para cada pe-

ríodo de creación; así también reconoció que en cada creación los seres eran más 'perfectos'.

Con el tiempo el número de creaciones fue creciendo, y de las cuatro que había propuesto Cuvier, D'Orbigny concluía que eran 27, luego de estudiar moluscos.

Con el estudio de los fósiles y su distribución sobre la faz de la Tierra, surgió una controversia, pues mientras algunos defendían la inexistencia de provincias biogeográficas en las creaciones pasadas, otros hallaban que Dios siempre creaba las especies pasadas en las mismas regiones biogeográficas actualmente existentes; un tercer grupo pensaba que las regiones biogeográficas fueron creadas y repartidas gradualmente, de época en época.

La versión geográfica de la Zoología se debe a **Zimmermann** (1777). Al criticar la hipótesis linneana, señaló como más aceptable que Dios hubiese creado a cada animal en el área en la que vivía actualmente, a partir de muchos individuos y con todas las especies en perfecto equilibrio. La creación múltiple y simultánea de las biotas, cada cual en su debido lugar, era mucho más parsimoniosa como teoría y establecía la 'armonía de la naturaleza' desde los inicios.

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

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

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

El uniformitarismo sostiene que, dado que los procesos que han operado sobre la Tierra en el pasado son inobservables, sólo a partir de sus efectos se puede re-

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

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

En el capítulo V del volumen II de los *Principles of Geology*, Lyell inició su discusión sobre la distribución geográfica de los seres organizados. De inicio planteó una

pregunta: ¿cuáles son las leyes que regulan la distribución geográfica de las especies? Sólo conociéndola podrá contestarse un punto que considera esencial en el estudio de la naturaleza: si las especies son permanentes o bien tienen una existencia temporalmente limitada. La discusión que elaboró sobre la distribución orgánica parte de reconer un hecho empírico al que consideró crucial, y cuyo descubrimiento atribuyó al naturalista francés Buffon: "That different regions of the globe are inhabited by entirely distinct animals and plants" (Vol. II: 66).

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

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

Lyell se interesó en el estudio de la distribución orgánica como un medio que podría dar luz acerca de las leyes que gobiernan la dinámica del mundo orgánico, principalmente la adaptación y la extinción de las especies. El estudio de cómo se reparten espacialmente los seres animados le pareció importante en tanto que podía ayudar a resolver las preguntas que para él eran las fundamentales: ¿las especies son entidades de duración ilimitada o están sujetas a la extinción?, ¿se originan de manera simultánea o sucesiva? El interés por resolver esas preguntas deriva de su tesis fundamental, según la cual existe un ciclo perpetuo producido por cambios graduales e incesantes, tanto en el mundo físico como en el mundo orgánico. Sin embargo, las respuestas no las obtiene de la indagación

biogeográfica. Su modelo sobre el reino animado está ya preconcebido como una extensión de su sistema uniformitarista del mundo físico. Así como los continentes se levantan y desgastan hasta desaparecer en ciclos sin fin, las especies se crean para terminar extinguiéndose. Es la adaptación de los organismos a sus estaciones lo que determina tanto su origen como su extinción. Así, la biogeografía de Lyell no es sino una base donde supone que puede apoyar su sistema general.

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

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

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

Predarwinianos notables

El geólogo Leopold von Buch estableció claramente la importancia del aislamiento geográfico en la formación de las especies, en un libro que publicó sobre la fauna y la flora de las islas Canarias (1825):

Los individuos de un género avanzan sobre los continentes, se dislocan a lugares muy distantes, forman variedades (según las diferencias de las localidades en alimento y suelo) que, debido a su segregación (aislamiento geográfico) no pueden cruzarse con otras variedades y de este modo retornar al tipo principal original. Finalmente, esas variedades se vuelven constantes y se transforman en especies distintas. Posteriormente, pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como 'dos especies verdaderas diferentes'.

La traducción francesa de tal libro fue leída por Darwin y en ella se expresaba claramente el papel del aislamiento geográfico en la especiación:

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

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

1. Una especie ancestral debe pasar por expansión, ocupando el máximo posible de una cierta área geográfica, hasta quedar totalmente aislada, por todos lados, por barreras físicas; hoy llamaríamos a este estado de máxima expansión como 'cosmopolitismo primitivo'.
2. Una especie en 'cosmopolitismo primitivo' accidentalmente cruza una barrera física preexistente ("un azar favorable tal vez haya transportado, por un encadenamiento particular de circunstancias, semillas por encima de las montañas").

3. La población que resulta del otro lado de la barrera por accidente transpuesta se desarrolla de manera independiente de la población materna y (muy probablemente por herencia de los caracteres adquiridos por influencia del medio ambiente) se transforma de modo gradual ("abandonada a sí misma, la variedad que resulta de las nuevas condiciones a las que está sujeta, allí formará, en el transcurrir del tiempo, una especie distinta").
4. Eventualmente se forma una barrera genética ('intrínseca') entre las dos poblaciones, que resulta entonces en la aparición de dos 'gene biológicos' distintos - dos conjuntos de organismos aislados sexualmente por algún mecanismo intrínseco - ("posteriormente pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como 'dos especies verdaderas diferentes'").

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

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

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

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

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

Ya que Wallace fue influido por la clasificación de **Sclater** (1858), es necesario hacer más comentarios respecto a este último autor.

Philip Lutley Sclater (1829-1896) fue uno de los más ilustres ornitólogos de Inglaterra. Llegó a describir 1,067 especies nuevas de aves (245 en colaboración con Osbert Salvin, en la *Biologia Centrali Americana*), 135 nuevos géneros y dos familias nuevas para América.

Al estudiar la distribución de las aves del mundo resolvió establecer los 'centros de creación' o las 'divisiones ontológicas primarias de la superficie del globo', que publicó en 1858. De ese trabajo resultó la división de los continentes terrestres en seis grandes regiones biogeográficas (Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana), que se utilizan hasta hoy. Por ser un trabajo clásico se traduce íntegro en **Papavero et al.** (2000). El sistema de Sclater constituye el antecedente del sistema de Wallace; su título es "Sobre la distribución geográfica general de la clase aves".

En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y reconocimiento de regiones; había que ir más allá. Se puede reconocer, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxones que com-

parten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso era ni más ni menos que el método comparativo en la biogeografía, que se consolidaría sólo cien años después, a partir del trabajo de Willi Hennig en sus *Elementos para una Sistemática Filogenética*.

Para la historia de la biogeografía es importante distinguir a Alfred Russel Wallace antes de la publicación de *El Origen de las Especies* de Darwin y después de 1859. Bates ya refería su testimonio, en 1863, de que tanto él como Wallace estaban dedicados a la resolución del problema del origen de las especies: "En otoño de 1847 el señor A. R. Wallace, que posteriormente alcanzó gran fama en relación con la teoría darwinista de la Selección Natural, me propuso una expedición conjunta al río Amazonas con el propósito de estudiar la historia natural de sus márgenes; el plan consistía en hacernos por nuestra cuenta de una colección de objetos, deshacernos de los duplicados en Londres para subvenir a los gastos y reunir hechos, como lo expresaba el señor Wallace en una de sus cartas, 'a fin de resolver el problema del Origen de las Especies', un tema sobre el que habíamos sostenido amplias conversaciones por carta y de viva voz". Los viajes de Wallace a la Amazonia duraron de 1848 a 1852; en esa región, Wallace observó que varios ríos constituyen fronteras para varios grupos de animales. Los concibió como barreras insuperables a la dispersión de las especies, aunque *no* como una barrera que hubiese dividido una población o biota ancestral en dos descendientes, los cuales con el tiempo se habrían convertido en especies distintas.

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

En el Archipiélago Malayo, después de 45 días de viaje, permaneció ocho años desde principios de 1854. Cambió de residencia más de 80 veces y recolectó más de 125,000 especímenes durante ese lapso. Allí escribió varios de sus artículos o ensayos más sobresalientes, en particular los relacionados con la teoría de la evolución. Sin

perder tiempo, Wallace publicó entre abril de 1854 y enero de 1855 tres trabajos que fueron antecedentes y expresaban sus observaciones que después concretaría en el artículo sobre la ley que regula la introducción de nuevas especies (febrero 1855). Wallace no podía dejar de comparar los trópicos del Nuevo Mundo con el Archipiélago Malayo. La observación de varios grupos de animales y su distribución geográfica lo condujo a utilizar la biogeografía como una parte importante de su teoría. La observación de la existencia de especies en áreas geográficas localizadas fue una guía que confirmó su hipótesis y la de Bates, de que la 'secuencia natural de las especies también es geográfica'.

Wallace con elegancia y perfección lógica expresaba sus ideas antes de que lo hiciera Darwin en *El Origen de las Especies* de Darwin:

Si se adoptan las variedades geográficas permanentes, se tiene una desventaja, la de responder a la pregunta ¿Qué es una *especie*?, que aún más queda sin respuesta; pues si caracteres permanentes no constituyen una respuesta cuando estos caracteres son diminutos, entonces una especie difiere de una variedad apenas en grado, no en su naturaleza, y nunca dos personas se pondrán de acuerdo en cuanto a la cantidad de diferencias necesarias para que se constituya una de ellas, ni en cuanto a la cantidad de similitudes que debe existir para constituir la otra. La línea que las separa se hace entonces tan tenue que es imposible afirmar su existencia. Sin embargo, si las dos cosas son de naturaleza esencialmente distinta, debemos buscar una caracterización cualitativa, y no cuantitativa, para definir las. Eso puede hacerse considerando la permanencia, y no la cantidad, de las variaciones en relación con sus formas más próximas, lo que constituye la caracterización específica; de la misma manera, es la inestabilidad -y no la menor cantidad- de las variaciones, lo que determina la variedad. De esta manera se pueden definir las dos cosas por una diferencia en su naturaleza; de la otra manera sólo puede decirse que ellas son exactamente de la misma naturaleza, difiriendo apenas en grado.

La opinión que en general se adopta en la actualidad es que las especies son creaciones absolutamente independientes, que durante toda su existencia nunca varían de un lado para otro, mientras que las variedades no son creaciones independientes, sino que fueron producidas por reproducción común, a partir de una especie antecesora. Existe, pues (si esta definición es verdadera), una diferencia absoluta y esencial

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

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

Tal vez la obra biogeográfica más significativa de Wallace, antes de *El Origen...* sea el de las Islas Aru, en 1857, pues en ella no sólo presagia la vicariancia sino que la usa para explicar especies afines así como faunas parecidas:

Examinemos si las teorías de los naturalistas modernos explican el fenómeno de la fauna de las Aru y de Nueva Guinea. Sabemos que -con un grado de conocimiento que se aproxima a la certeza- en un período geológico relativamente reciente, no existía una sola especie del mundo orgánico actual; que todos los *Vertebrata* existentes ahora tuvieron su origen aún más recientemente. ¿Cómo podemos explicar los lugares donde existieron? ¿Por qué las mismas especies no se hallan en los mismos climas en todo el mundo? La explicación general que se da es que las especies antiguas se extinguieron, y que especies nuevas fueron creadas en cada distrito o región, adaptadas a las condiciones físicas del distrito. Sir C. Lyell escribió más ampliamente sobre este asunto, y con mucha habilidad señaló que la mayoría de los naturalistas adopta esta idea. Él la ilustra especulando sobre los cambios físicos que podrían ocurrir en el Norte de África por el levantamiento de una cadena de montañas en el Sahara. 'Entonces', dice, 'los animales y plantas de África septentrional desaparecerían, y la región gradualmente se volvería apta para recibir una población de especies *perfectamente disímiles en sus formas, hábitos y organización*'. Ahora, esta teoría implica que encontraremos una semejanza general en las producciones de regiones que se asemejan unas a otras en clima y aspecto general, mientras que habrá una disimilitud completa entre aquellas que son totalmente opuestas en estos aspectos. Y si ésta fue la ley general que determinó la distribución del mundo orgánico existente, no debe haber excepciones, ninguna contradicción notable. Ya hemos visto cuan totalmente difieren las producciones de Nueva Guinea de aquellas de las Islas Occidentales del Archipiélago, tal como Borneo, que es el tipo del resto de las islas, y casi igual en superficie a Nueva Guinea. Estas diferencias, debemos hacer notar, no son de especies, sino de géneros, familias u órdenes enteros. Sería difícil señalar dos regiones que se asemejen más exactamente una a la otra, en clima y características físicas. En ninguna de ellas existe una marcada estación seca, la lluvia cae más o menos durante todo el año; ambas están próximas al ecuador y sujetas a los monzones de este y oeste, pero totalmente cubiertas de selvas altas; ambas tienen una gran extensión de costa plana y pantanosa con un interior montañoso; ambas son ricas en palmeras y Pandanaceae. Si, por otro lado, comparamos Australia con Nueva Guinea, no encontraremos ningún contraste más fuerte que en sus condiciones físicas: una queda cerca del ecuador

dor, la otra próxima y más allá de los trópicos; una goza de humedad perpetua, la otra de alternancias de sequía excesiva; una tiene una vasta selva perenne, la otra bosques abiertos y secos, depresiones, o desiertos. Pero las faunas de las dos, aun cuando son muy distintas en especies, son impresionantemente similares en carácter. Toda familia de aves (excepto Menuridae) hallada en Australia también habita Nueva Guinea, y, cuando este país sea mejor conocido, se supone que el número aumentará. Lo mismo con los Mammalia. Los Marsupiales son casi exclusivamente los únicos cuadrúpedos en una y otra área. Si los canguros están adaptados especialmente a las planicies secas y bosques abiertos de Australia, debe haber alguna otra razón para su introducción en las selvas densas y húmedas de Nueva Guinea; casi no podemos imaginar que la gran variedad de monos, de ardillas, de Insectivora y de Felidae fueron creados en Borneo porque la región estaba adaptada a ellos, y que ni una sola especie se introdujo en la otra región que es exactamente semejante, aun cuando la distancia no es muy grande. Si hay una explicación en la dureza de las maderas y en la escasez de insectos minadores con la ausencia de pájaros carpinteros en Australia, no hay ninguna para el hecho de que no pululen en las selvas de Nueva Guinea, así como ocurre en Borneo y Malaca. Por lo tanto, sólo podemos concluir que alguna otra ley ha regulado la distribución de los espacios existentes, la cual no es la ley de las condiciones físicas de las regiones en que se encuentran, de otro modo no veríamos regiones de carácter tan opuesto con producciones tan semejantes, mientras otras casi exactamente semejantes respecto al clima y al aspecto general, sin embargo, difieren totalmente en sus formas de vida orgánica.

En un número anterior de esta revista intentamos demostrar que la simple ley de que cada nueva creación está íntimamente relacionada con alguna especie ya existente en la misma región explicaría todas estas anomalías, si es tomada conjuntamente con los cambios de la superficie y la extinción gradual así como la introducción de especies, que son hechos demostrados por la geología. En el período en que Nueva Guinea y el Norte de Australia se unían, es probable que sus características físicas y clima fuesen más similares, y que una considerable proporción de las especies que habitaban cada porción de la región se hallase en toda el área. Después de que ocurrió la separación, fácilmente po-

demos entender cómo se modificó notablemente el clima en ambas, y esto tal vez pudo llevar a la extinción de ciertas especies. Desde entonces, durante el período que transcurrió, nuevas especies han sido introducidas gradualmente en cada una de ellas, pero cada una estrechamente próxima a la especie preexistente, muchas de las cuales inicialmente fueron comunes a ambas regiones. Este proceso evidentemente produciría la condición actual de las dos faunas, en las cuales hay muchas especies relacionadas, -y pocas idénticas. La ausencia bien marcada de los grandes grupos en una, también lo sería, necesariamente en la otra, pues, por más que estuviesen *adaptados* a la región, la ley de las afinidades íntimas no permitiría su surgimiento, excepto a través de una larga sucesión de pasos que ocupan un intervalo geológico inmenso. Las especies que, en el tiempo de la separación, se hallasen sólo en una región, darían origen a través de la introducción gradual de especies a ellas relacionadas, a grupos particulares a esa región. Esta separación de Nueva Guinea de Australia sin duda tuvo lugar mientras Aru aún era parte de la primera isla. Su separación debió haber ocurrido en un período muy reciente, el número de especies comunes a las dos muestras que poquísimas extinciones han ocurrido desde entonces, y probablemente también pocas introducciones de nuevas especies.

Si ahora suponemos que las islas Aru quedaron sin perturbar durante un período equivalente a una división de la época Terciaria de los geólogos, tenemos razón para creer que el cambio de especies de Vertebrata sería completo, y que una raza enteramente nueva fue introducida de modo gradual, pero toda ella más o menos íntimamente relacionada a las que ahora existen. Durante el mismo período algunas pocas faunas también deben haber surgido en Nueva Guinea y entonces las dos presentarían las mismas características comparativas que tienen ahora el Norte de Australia y Nueva Guinea. Que se admita así el proceso de cambio gradual por otro período, regulado por las mismas leyes. Algunas especies se habrían extinto en una región, siendo reemplazadas, mientras que en la otra una serie numerosa de especies modificadas pudo haber sido introducida. Entonces las faunas diferirán no sólo en especies, sino en grupos genéricos. Habría entonces una semejanza, entre ellas, como lo hay entre las islas de las Indias Occidentales y México. Durante otro período geológico, supongamos que Aru se elevó, y

que se volvió una región montañosa, extendida por llanuras aluviales, mientras que Nueva Guinea se deprimió, reduciendo su área, y así muchas de sus especies probablemente se extinguieron. Entonces nuevas especies serían más rápidamente introducidas en la región modificada y aumentada; algunos grupos, que se habían extinto tempranamente en una, podrían tornarse así muy ricos en especies, y por esto tendríamos una contraparte exacta de lo que vemos ahora en Madagascar, donde las familias y algunos de los géneros son africanos, pero hay grupos de especies muy extensos que forman géneros particulares, o también familias, aunque mantienen una semejanza general con las formas africanas. De esta manera, se cree, podemos explicar los hechos de la actual distribución de los animales, sin suponer cambios, a no ser los que sabemos que existen constantemente. Es innecesario suponer que nunca hayan sido creadas nuevas especies 'perfectamente disímiles en formas, hábitos y organización', en relación con las que las precedieron; tampoco los 'centros de creación', abogados por algunos, parecen ser necesarios o conformes a los hechos, a menos que supongamos un 'centro' en cada isla y en cualquier distrito que posea una especie particular.

Es evidente que para la elucidación completa del actual estado de la fauna de cada isla y de cada región, necesitamos un conocimiento de su historia geológica, sus elevaciones y hundimientos, y de todos los cambios que sufrieron desde que se alzaron sobre el océano. Esto raramente se tiene, pero un conocimiento de la fauna y de sus relaciones con las de regiones vecinas frecuentemente lanzará una gran luz sobre la geología, y nos permitirá establecer con aceptable certeza su historia pretérita (Wallace, 1857: 478-483).

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

En su obra *Archipiélago Malayo* (1890), reconstruye la historia de la región a partir de la evidencia faunística. La presencia de especies asiáticas en las islas grandes del archipiélago le hace suponer que anteriormente estas islas indomalayas formaron parte del continente. Las rup-

turas y hundimientos entre islas y continente provocaron unas veces la extinción de especies, aunque otras hubo tiempo suficiente para que se modificaran. Luego de analizar la distribución de diferentes taxones en el archipiélago, concluye:

Parece que estos hechos afirman con absoluta certeza que en algún período anterior ha habido una conexión entre todas estas islas y el continente y el hecho de que la mayoría de estos animales comunes a dos o más de las islas muestre poca variación o ninguna, sino que con frecuencia son absolutamente idénticos, indica que la separación debió ser reciente en términos geológicos, es decir, no anterior al nuevo Plioceno, cuando los animales terrestres comenzaron a asimilarse a los que existen en la actualidad. (p. 174-175).

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

I can see that you are inclined to go much further than I am in regard to the former connection of oceanic islands with continents... (en Fichman, 1977).

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

Lamentablemente, el cambio de giro que sufrió Wallace al adoptar el paradigma darwiniano en biogeografía, sólo lo llevó a una biogeografía estadística y al estudio de islas oceánicas. La biogeografía de Darwin y Wallace (post-*Origen*) predominaría por casi un siglo, anquilosando en la dispersión a esta ciencia y circunscri-

biéndola básicamente a aspectos ecológicos. El arraigo de concepciones bíblicas en la biogeografía trascendería el siglo XIX y llegaría hasta el siglo XX. La teoría del relicto monoboreal y la idea de faunas dominantes que se dispersaban sobre una geografía estable (o teorías holarticistas), fueron dos conceptos que estancaron a la biogeografía histórica.

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

La distribución orgánica y el origen de las especies

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

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

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

Darwin y Wallace: el estancamiento de un siglo en la biogeografía histórica

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

sobre una barrera preexistente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

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

En 1876, Wallace retomó el sistema de seis regiones de Sclater. Darwin pensaba que el desarrollo de un sistema general de la zoogeografía ilustraría la gran utilidad de la teoría evolutiva como guía para la investigación científica, aunque se disculpó por no poder llevar a cabo tan ingente trabajo. Por ello, cuando Wallace ya había cambiado a una posición permanentista, lo invitó a que realizara la empresa. *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876) obtuvo el apoyo irrestricto de Darwin, a pesar de las diferencias que mantenía con Wallace respecto a otros puntos, ya que la reconoció como una obra no sólo estratégica, sino además brillante, que reforzaba sólidamente la teoría de la evolución. Existe una controversia sobre esta obra clásica de la biología, que refleja tensiones que tenía el mismo Wallace en sus concepciones biogeográficas. Para **Fichman** (1977), al adoptar el sistema de regiones de Sclater, Wallace se vio forzado a rechazar su temprana concepción extensionista en la explicación de los casos de distribuciones disyuntas, ya que al sostener que había seis divisiones fundamentales de la tierra emergida, cada una con producciones naturales propias, ya no podía seguir aceptando grandes extensiones terrestres prehistóricas, puesto que ello implicaba que las regiones actuales eran meras configuraciones mudables y pasajeras. Podía aceptar pequeñas conexiones entre islas y continentes, separados por mares someros y distancias cortas, que sólo requerían fluctuaciones ligeras en el nivel del mar, pero ya no podía aceptar hipotéticas conexiones de gran extensión, pues desdibujarían las conspicuas regiones de Sclater, que tan-

to ponderaba Wallace como regiones naturales. De este modo, *The Geographical Distribution of Animals* sería esencialmente una amplia argumentación a favor de la realidad de las divisiones primarias de la superficie terrestre, distinguibles por sus producciones características, que eran el producto de una historia particular.

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

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

rias a las ideas de los creacionistas contemporáneos de Darwin y Wallace, quienes postularon fantásticos puentes terrestres intercontinentales como explicaciones de primer orden en la biogeografía.

Al principio de sus investigaciones, entre 1853 y 1860, Hooker coincidió de modo indirecto con las ideas de Sclater, pero pronto las abandonó y siguió a Wallace y a Darwin, quienes enfatizaron un origen norteamericano de las 'formas dominantes de vida', lo cual estaba a tono con el espíritu colonialista de la época, expresado biogeográficamente en la hipótesis del relicto monoboreal y por la concepción holártica de la época victoriana, a las que **Nelson & Platnick** (1984) denominaron como 'efecto Sherwin-Williams', aludiendo al conocido logotipo de esa marca de pintura, Hooker fue uno de los primeros en sugerir la intervención de cambios tectónicos para explicar los patrones de distribución biótica antárticos; su propuesta original de pensar en movimientos continentales para explicar la similitud entre las biotas endémicas de la Patagonia, Australia y Nueva Zelanda la abandonó finalmente, proponiendo después explicaciones de dispersión a grandes distancias de la flora y fauna de dichas áreas. Lyell tuvo gran poder de convencimiento sobre Hooker.

En ausencia de teorías geofísicas que explicaran la deriva continental, la teoría wegeneriana tuvo impacto casi nulo en la geología y en la biología de la primera mitad del siglo XX. Entonces, las concepciones de una Tierra estable en sus rasgos continentales y oceánicos, aunadas a dispersiones a través de grandes barreras, continuaron sosteniendo las ideas biogeográficas victorianas, enraizadas –de acuerdo con **Bueno & Llorente** (1991)– en las concepciones bíblicas, o aún más en concepciones culturales antiguas (**Papavero et al.**, 1997, 2000) que están compendiadas en el *Génesis*.

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

Período contemporáneo

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

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

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

Los procesos y los patrones de evolución de los taxones y las biotas del mundo son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de las interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica. De modo esquemático, los taxones son endémicos a sus áreas por dos razones: 1. sus antecesores originalmente ocurrieron ahí y no ha habido modificación o expansión de la distribución, por lo que sus descendientes sobreviven ahí hasta la actualidad, excepto cuando una barrera se genera y fracciona la población ancestral (vicarianza), y 2. sus antecesores se originaron en otro lugar y después sus descendientes migraron hacia las áreas que actualmente ocupan (dispersión). En el primer caso, la población ancestral se divide en subpoblaciones cuando aparece una barrera que la aísla y provoca su separación; esto supone cambios tectónicos, climáticos y extinciones que fragmentan y aíslan geográficamente a las comunidades originales, con la subsecuente diferenciación de sus especies; en el segundo caso, son los medios de dispersión los que permiten superar las barreras ya existen-

tes, esto es, hay un origen (un área) a partir de la cual se dispersan las poblaciones, especies y taxones. Ambos esquemas se han usado para responder, en forma complementaria, a una pregunta central de la biogeografía contemporánea: si hay un patrón de interrelación entre las áreas de endemismo o regiones naturales, ¿cuáles fueron los procesos que generaron ese patrón?

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

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

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

Enfoques actuales de la biogeografía histórica

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

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

Llorente & Espinosa (1991) y **Espinosa & Llorente** (1993) hicieron una caracterización sucinta de las escuelas contemporáneas de la biogeografía histórica. De acuerdo con su interpretación, hubo tres acontecimientos que abonaron el terreno para el surgimiento de la biogeografía vicariancista. El primero fue el método cladista desarrollado por Willi Hennig; el segundo, el desarrollo de la teoría de tectónica de placas y la deriva continental; el tercero, el trabajo de Leon Croizat y su crítica implacable contra el modelo dispersionista.

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

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

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

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

El método desarrollado por la biogeografía filogenética consiste en:

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

2. Los grupos hermanos de distinta jerarquía implican distintos niveles de relación entre las áreas de endemismo.
3. Empleo de las reglas de la desviación y de la progresión. La primera supone que siempre que ocurre la partición de un linaje, una de las ramas sufre mayor diferenciación, mientras que la otra se mantiene más semejante al ancestro. La regla de la progresión sostiene que existe un paralelismo entre progresión morfológica y progresión corológica. Ello significa que, dado que la formación de especies va siempre seguida de una progresión espacial, bajo ciertas condiciones se puede determinar la dirección de series de transformación en los caracteres. La forma en que la progresión en el espacio (corológica) se relaciona con la progresión de caracteres es particularmente nítida en ciertos casos de *Rassenkreisen* (anillos de razas), en los que la sucesión de formas vicariantes está ordenada de forma aproximadamente lineal. En tales casos se ve que la remodelación de caracteres ocurre en una sola dirección, formando un patrón escalonado de relaciones filogenéticas, en el que se van desprendiendo formas con caracteres cada vez más apomórficos (derivados). Si ocurre una serie de transformación de caracteres del tipo $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots$, en el que el estado de carácter a_1 es el más plesiomórfico (ancestral), estos diferentes estados de carácter pueden superponerse a un patrón geográfico lineal, de modo que puede suponerse que el desarrollo de caracteres ha ocurrido en función de la expansión geográfica del grupo. De acuerdo con esta regla de la progresión, las especies que poseen los caracteres más primitivos se encuentran en al área ocupada más tempranamente, la cual se toma como el centro de origen del grupo.
4. Se define el patrón de episodios alternativos de vicarianza-expansión, suponiendo especiación por peripatría y no por dispersión a saltos.
5. Se analiza la congruencia entre el patrón de evolución morfológico-espacial con los distintos modelos geológicos.
6. Se determinan las edades mínimas con base en fósiles, las edades máximas con base en la determinación de la edad de la barrera más antigua y las edades relativas de acuerdo con la secuencia jerárquica del cladograma.

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

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

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

Los adherentes del enfoque vicariancista (v. gr. Nelson & Platnick, 1981) sostienen que el 'ruido' biogeográfico por estos casos problemáticos es relativamente menor y no es suficiente para enmascarar las relaciones cladísticas entre áreas de endemismo. De esta manera, a pesar de los problemas potenciales de los datos (conocimiento inadecuado de las relaciones sistemáticas de los grupos analizados, ambigüedades en el conocimiento sobre su distribución y en la delimitación de las áreas de endemismo, así como en la asignación de los diferentes taxones a las áreas), se puede esperar encontrar un patrón jerárquico de amplia congruencia entre los diferentes taxones, por lo

que su distribución no es azarosa. Ello requiere una explicación general, que es la historia vicariante que comparten en común.

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

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

Como se mencionó anteriormente, un acontecimiento que influyó en el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas global como paradigma de la geología contemporánea. Mientras que el modelo dispersionista tiene como premisa central una geografía estable, la biogeografía de la vicarianza acepta la deriva de los continentes. En 1915, Alfred Wegener se apoyó en evidencia paleontológica para proponer la deriva continental. Su teoría fue rechazada por la mayoría de los geólogos de ese entonces. A menudo se recurría a extensos puentes continentales para explicar los casos de distribuciones disyuntas, bajo una concepción inmovilista de la superficie terrestre. Wegener lanzó el desafío a los geólogos puente-continentalistas a que presentaran evidencia geológica de su teoría. Durante la Segunda Guerra Mundial se obtuvieron datos mineralógicos y geomagnéticos que apoyaban la teoría de la deriva continental. Sin embargo, no terminaba de acep-

tarse, debido principalmente a que no había un modelo sobre el mecanismo de la deriva. Fue hasta fines de la década de los sesentas cuando se aceptó un mecanismo general que explicaba los principales rasgos tectónicos, como los cambios de posición de los continentes y la formación de océanos. Lo que se debate actualmente en la geología histórica son diferentes modelos y secuencias específicas de eventos.

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

El otro suceso que influyó sobre el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue el trabajo que realizó Leon Croizat (1894-1932). Croizat se convirtió en el crítico más severo del enfoque dispersionista, si bien fue ignorado sistemáticamente por los líderes del neodarwinismo, como Simpson y Mayr. Croizat recibió su formación dentro del círculo de biólogos teóricos iniciado por Daniele Rosa, un especialista en anélidos del Museo de Turín. Fue discípulo de un alumno de Rosa aficionado a la herpetología, el conde Mario G. Peracca. La obra de Croizat puede considerarse como el reinicio de la discusión en la biogeografía histórica contemporánea (Chiba, 1987). Su enfoque heterodoxo influyó profundamente sobre la conceptualización actual de la biogeografía (Brundin, 1988). La panbiogeografía de Croizat comparte con la biogeografía de la vicarianza el principio de que la biota muestra áreas de distribución recurrentes, no explicables por dispersión aleatoria. Sin embargo, una diferencia fundamental entre estos dos enfoques es que el método panbiogeográfico no exige como requisito previo el análisis cladista de los taxones. Adiciones a la biogeografía de Croizat y aspectos sintéticos de la Panbiogeografía pueden encontrarse en los trabajos de Craw *et al.*, (1999) y Morrone (2000).

Croizat concibió a los patrones de distribución biótica como el resultado de la interacción entre dos procesos: el inmovilismo (vicarianza) y el movilismo (la dispersión). De estos dos, al primero lo considera de mucha mayor

relevancia. Las barreras provocan vicarianza, que a su vez conduce a la especiación alopátrida. La desaparición de barreras permite la expansión de las áreas de distribución. Un tercer proceso, de menor importancia, son las dispersiones a gran distancia a través de barreras preexistentes, que también pueden conducir a especiación alopátrida.

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

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

Croizat desarrolló un método gráfico para representar los patrones de distribución. Con base en la revisión de una enorme cantidad de literatura que contenía datos sobre la ocurrencia de diversos tipos de organismos, construyó mapas de distribución sobre los que se marcaban líneas que conectaban las áreas de distribución de los subgrupos vicarios de un taxón particular. Tales líneas se conocen como 'tracks' o trazos individuales. La superposición de trazos individuales de distintos grupos forma trazos generales o estándar, que representan biotas ancestrales antes de haberse separado por cambios físicos o geológicos. Estas biotas compartirían historias comu-

nes, tanto en tiempo como en espacio. El punto crucial es que Croizat encontró que había un número limitado de trazos generales, lo que significa que la distribución de los organismos no es al azar, sino de acuerdo con un patrón definido. Una vez delineados los trazos, es necesario orientarlos, es decir, determinar su dirección. Para ello, se propone para cada trazo una línea basal, dependiendo del océano particular, la base oceánica o el principal rasgo tectónico que cruce o circunscriba el trazo (para una revisión detallada, ver **Craw, 1989; Llorente & Espinosa, 1991; Espinosa & Llorente, 1993; Craw et al., 1999**).

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

1. Los patrones de distribución constituyen la base empírica para el análisis biogeográfico.
2. Los patrones de distribución proporcionan la información para conocer dónde, cuándo y cómo evolucionaron los organismos.
3. Los componentes espaciales y temporales de los patrones de distribución pueden ser representados gráficamente.
4. Se pueden proponer hipótesis contrastables sobre las relaciones históricas entre la evolución de la distribución y la historia de la Tierra a partir de la correlación geográfica entre grafos de distribución y rasgos geológicos/geomórfológicos.

El método de la panbiogeografía implica cuatro conceptos centrales. El *trazo* es una línea dibujada sobre un mapa que conecta a las diferentes localidades o áreas de distribución de un taxón particular o de un grupo de taxones. La forma gráfica más sencilla de representar los trazos es mediante un árbol de tendido mínimo (*minimal spanning tree*), construido de tal forma que la suma de las longitudes que conectan todas las localidades sea la menor posible. Un *nodo* es un punto de intersección entre dos o más trazos y se interpretan como la representación gráfica de áreas compuestas, en donde se juntan diferentes historias geográficas y ecológicas (**Craw et al., 1999**). Los *centros de masa* son áreas donde se presenta la máxima diversidad. En el enfoque dispersionista, las áreas de diversidad máxima fueron interpretadas como centros de origen. La panbiogeografía no los interpreta de la misma manera, sino que los usa para orientar o dar polaridad a los trazos. La polaridad de los trazos se orienta desde las localidades más próximas al centro de masa hacia las más

distantes. Las *líneas de base* señalan la correlación espacial entre un trazo y algún rasgo geográfico o del paisaje, es decir, geológico o geomórfico, y permiten hacer correlaciones entre patrones distribucionales y patrones geológico/tectónicos, que a su vez sirven para elaborar hipótesis sobre relaciones históricas. Los trazos que comparten la misma línea de base se consideran como homologías biogeográficas, que al igual que las sinapomorfías del cladismo, indican una historia común. Las líneas de base representan el centro de origen espacio-temporal de un track, lo cual establece una diferencia importante con el enfoque de la biogeografía vicariancista, que niega cualquier concepto de centro de origen.

Consideraciones finales

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

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

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

El interés por el estudio de la distribución orgánica no empieza a partir de Darwin y Wallace como una consecuencia secundaria del surgimiento de la teoría de la descendencia con modificación, según una idea común propalada por los hagiógrafos darwinistas. El análisis histórico revela que la biogeografía empieza a conformarse siglos atrás, antes de haber surgido siquiera una concepción transformista del mundo vivo, y que su campo de conocimiento se ha ido constituyendo a partir de una compleja mezcla de conjeturas y especulaciones, de hipótesis y abstracciones, así como de puntos de vista particulares influidos por observaciones cuidadosas y también por los prejuicios de clase. El interés por la distribución de la biota hunde sus raíces en la historia de las ideas, en el origen de los mitos.

Desde el siglo pasado surgieron dos tradiciones rivales en la biogeografía histórica: la vicariancista y la dispersionista. Si bien en el siglo pasado era más razonable pensar en grandes migraciones que en una fuerza ca-

paz de mover continentes, de la cual no se tenía evidencia, o en grandes extensiones terrestres prehistóricas, ya en este siglo la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas vino a cambiar radicalmente la perspectiva, aun cuando se continúe con ideas de un espacio absoluto.

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

Agradecimientos

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

Referencias

- Aldrovandi, U.** 1599-1603. *Ornithologiae hoc est de Avibus historia librixii*. Bononiae.
- Ball, I. R.** 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- Briggs, J. C.** 1991. Historical biogeography: the pedagogical problem. *Jour. Biogeogr.*, 18: 3-6.
- Brundin, L. Z. K.** 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svensk. Vetenskap. Handl, Series 4(11)*: 1-472.
- . 1972. Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 69-79.
- . 1988. Phylogenetic biogeography. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*, p. 343-369. Chapman and Hall, London.
- Buch, L. von.** 1825. *Physikalische Beschreibung des Canarischen Inseln*. Berlin.
- Bueno, A. & J. Llorente.** 1991. El centro de origen en la biogeografía: Historia de un concepto: 1-33. En J. Llorente (ed.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Servicios Editoriales. Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Buffon, G. L.** 1749-1778. *Histoire naturelle*. París: Imprimerie Royale.
- Candolle, A.-P. De.** 1820. *Geographie botanique*. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, Vol. 18: 359-422.
- Chiba, H.** 1987. Systematics and panbiogeography. *Rivista di Biologia-Biology Forum*, 80(2): 230-234.
- Craw, R. C.** 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *N. Z. J. Zool.*, 16: 485-494.
- , **J.R. Grehan & M.J. Heads.** 1999. *Panbiogeography, tracking the History of life*, Oxford University Press. New York. 229 p.
- & **M. Heads.** 1988. Reading Croizat. *Rivista di Biologia-Biology-Forum*, 81(4): 499-532.
- & **P. Weston.** 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, and form: the biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- . 1982. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.
- , **G. Nelson & D.E. Rosen.** 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Dana, J.D.** 1853. On the isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *Am. J. Sci. Arts.* (2) 16 (47): 153-167, 314-327.
- Darlington, P.J. Jr.** 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York. 675 p.
- Darwin, C.** 1859. *El origen de las especies* (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989).
- D'Acosta, J.** 1590. *Historia natural y moral de las Indias, en que se tratan de cosas notables del cielo, y elementos, metales, plantas y animales dellas y los ritos, y ceremonias, leyes y gobiernos, y guerras de los indios*. Sevilla. Juan de León.
- De Candolle, A. P.** 1820. *Geographie botanique*, p. 359-436. In Levrault, F. C. (ed.). *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 19. París: Levrault.
- Escoto, J.** 1996. *División de la naturaleza (Periphyseon)*. Obras Maestras del Milenio. Planeta De-Agostini. 158 p.
- Espinosa, D. N. & J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. UNAM-CONABIO, México. 133 p.
- Fichman, M.** 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *J. Hist. Biol.*, 10 (1): 45-63.
- George, W.** 1969. *Animals and maps*. London.
- Gerbi, A.** 1992. *La naturaleza de las Indias Nuevas. De Cristóbal Colón a González Fernández de Oviedo*. Fondo de Cultura Económica. México. 562 p.
- Goss, J.** 1990. *The Mapping of North America: Three centuries of map - making 1500 - 1860*. The Wellfleet Press, New Jersey. 184 p.
- Gould, S. J.** 1999. *La vida maravillosa*. Ed. Crítica. Barcelona. 357 p.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.

- Hooker, J. D.** 1844-60. *The botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the years 1839-1843. I. Flora Antarctica* (1844-47), London.
- Humboldt, A. von.** 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. París.
- Humphries, C. & L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press. Oxford
- Hutchins, R.M. (ed.)**. 1952. Augustine, p. x +698. En: *Great Books of the Western World*, vol. 18. Chicago-London-Toronto-Geneva: Encyclopaedia Britannica Inc.
- Jonstonus, J.** 1657. *Historia Naturalis*. Francofurti ad Moenum.
- Kircher, A.** 1657. *Arca Noë in tres libros digesta*. Amsterdam.
- Linnaeus, C.** 1735. *Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematice proposita per classes, Ordines, Genera & Species*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- . 1744. *Oratio de telluris habitabilis incremento*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- Llorente, J.** 1990. *La búsqueda del método natural*. Col. La Ciencia desde México 95. (SEP-CONACYT-UNAM). Fondo de Cultura Económica. 157 p.
- & **D. Espinosa.** 1991. Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencias*, 42(3): 295-312.
- Lyell, C.** 1833. *Principles of Geology*. Vol. II. London.
- MarcGrave, J.** 1648. *Historiae rerum naturalium Brasiliae...In Piso, G. Historia naturalis Brasiliae...Amstelodami: Francisco Hackium, Leiden: Elzevirium*.
- Martínez, H.** 1606. *Repertorio de los tiempos e Historia Natural de Nueva España*.
- Matthew, W.** 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318.
- Morrone, J.J.** 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la Panbiogeografía. *Interciencia*, 25(1): 41-47.
- Nebenzahl, K.** 1990. *Atlas of Columbus and the Great Discoveries*. Rand McNally, Chicago. 168 p.
- Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *Jour. Hist. Biol.*, 11: 293-329.
- & **N. Platnick.** 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- . 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina. 16 p.
- Nelson, G. & D. E. Rosen (eds.)**. 1981. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- Papavero, N. & J.M. Abe.** 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineanas. *Publ. Espec. Mus. Zool.*, Coordinación de Servicios Editoriales, Fac. Ciencias, UNAM, 5: 39-74.
- , **D.M. Teixeira & J. Llorente-Bousquets.** 1997. *História da Biogeografia no Período Pre-Evolutivo*. Ed. Pléiade, FAPESP, São Paulo, Brazil. 258 p.
- & **A. Bueno.** 2000. *Historia de la Biogeografía. Volumen I: el Período Preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica (Re-mitido)
- Portinaro, P & F. Knirsch.** 1987. *The Cartography of North America 1500-1800*. Crescent Books, New York.
- Raleigh, W.** 1614. *History of the world*. London.
- Randles, W. G. L.** 1990. *De la tierra plana al globo terrestre*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Reig, O. A.** 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *AMEGHINIANA: Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*, 8: 131-140.
- Richardson, L. A.** 1981. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation. *J. Hist. Biol.*, 14(1): 1-41.
- Rudwick, M. J. S.** 1972. *The meaning of fossils*. Macdonald. London.
- Sánchez, H. O. & G. López.** 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomol. Mex.*, 75: 119-145.
- Sclater, P. L.** 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Schmarda, L. K.** 1853. *Die geographische Verbreitung der Thiere*. 3 Vols. Wien: Carl Gerold & Sohn.
- Simpson, G. G.** 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- Swainson, W.** 1835. *A treatise on the geography and classification of animals*. Longman, Orme, Green & Longman. Paternoster Row and Taylor, Upper Tower, London. 366 p.
- Thom, R.** 1995. *Parábolas y Catástrofes: entrevista sobre matemática, ciencia y filosofía*. Metatemas 11. Tusquets Editores. Barcelona. 197 p.
- Wallace, A. R.** 1857. On the natural history of the Aru Islands. *Ann. Mag. nat. Hist.* (2) 20 (Suppl.): 473-485.
- . 1858. Note on the theory of permanent and geographical varieties. *Zoologist* 1858: 5887-5888.
- . 1876. *The geographical distribution of animals*. MacMillan and Co., London.
- . 1997 (1890). *Archipiélago Malayo*. Colección Cien. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México.
- Wegener, A.** 1915. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Vieweg, Braunschweig.
- Wiley, E. O.** 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 4: 665-679.
- Wollaston, T. V.** 1856. *On the variation of species*. John Van Voorst. London.
- Zimmermann, E.** 1777. *Specimen Zoologiae geographicae Quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Lugduni Batavorum (=Leiden).