

60361 9 20



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

FUNDAMENTOS Y METODOS DE LA  
BIOGEOGRAFIA HISTORICA  
CONTEMPORANEA

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

Director: M. en C. Jorge Enrique Llorente Bousquets



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## RECONOCIMIENTOS

Este trabajo se realizó bajo la dirección del M. en C. Jorge Llorente Bousquets, del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Se concluyó gracias a los apoyos otorgados por el proyecto de innovación docente DO-201592 de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM.

Agradezco a los miembros del jurado, Dra. Ana Barahona, Dr. Jorge Victor Crisci, Dr. Oscar Flores, M. en C. Adolfo Navarro, Dr. Jorge Soberón y Dr. José Luis Villaseñor, la revisión crítica que hicieron al escrito. Así mismo, extendiendo este agradecimiento a la M. en C. Isolda Luna y al Dr. Nelson Papavero por la revisión y crítica de las diferentes versiones de este escrito.

La edición final de este trabajo se facilitó gracias a la asesoría del M. en C. Hesiquio Benítez, del Biól. Juan Antonio Cruz y de la Biól. Isabel Vargas. La ayuda brindada por la Biól Susana Ocegueda para la revisión de la versión final, fue fundamental.

Agradezco, finalmente a todo el personal del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, la hospitalidad y la ayuda que me otorgaron durante mi estancia de seis meses para concluir este trabajo.

A t e n t a m e n t e :

David N. Espinosa Organista

# CONTENIDO

RESUMEN, 1

INTRODUCCION, 3

**CAPITULO 1. BIOGEOGRAFIA Y BIOGEOGRAFIA HISTORICA, 7**

- 1.1 ¿Qué es la biogeografía?, 7
- 1.2 Biogeografía ecológica y biogeografía histórica, 9
- 1.3 Los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica, 23

**CAPITULO 2. HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFIA, 27**

- 2.1 Los marcos de referencia para interpretar la historia de la biogeografía actual, 27
- 2.2 La biogeografía predarwiniana, 32
- 2.3 La biogeografía de Darwin-Wallace, 40
- 2.4 La biogeografía contemporánea, 42

**CAPITULO 3. LOS FUNDAMENTOS DE LOS ENFOQUES HISTORICOS EN BIOLOGIA COMPARADA, 55**

- 3.1 Problemas y metas de la biogeografía histórica, 55
- 3.2 Herencia con modificación: ¿patrón o proceso?, 56
- 3.3 El principio de parsimonia, 60

**CAPITULO 4. EL METODO DE LA CLADISTICA, 65**

- 4.1 Cladismo y otras escuelas en sistemática, 65
- 4.2 El método general, 65
- 4.3 Caracteres, taxones y clasificación, 68
- 4.4 Postulación de hipótesis de polaridad evolutiva, 77
- 4.5 Hipótesis de interrelación genealógica, 83
- 4.6 Construcción de cladogramas, 88
- 4.7 Criterios de selección de cladogramas por parsimonia, 89
- 4.8 Evaluación, selección y reducción de soluciones en cladismo, 91

**CAPITULO 5. EL METODO DE LA BIOGEOGRAFIA DE LA VICARIANZA, 97**

- 5.1 Fundamentos, 97
- 5.2 Cladismo y vicarianza, 98
- 5.3 Areas de endemismo, 101
- 5.4 Una clasificación de métodos, 102
- 5.5 Tres problemas típicos entre cladogramas de áreas, 104
- 5.6 Los métodos pioneros, 105
- 5.7 Análisis de componentes, 108
- 5.8 Métodos de parsimonia, 111
- 5.9 Comparación de cladogramas, 112
- 5.10 Aplicación de consensos al análisis biogeográfico, 113

5.11 Conclusión: La estrategia general, 114

**CAPITULO 6. EL METODO DE LA PANBIOGEOGRAFIA, 117**

6.1 Los fundamentos, 117

6.2 El método de Croizat, 118

6.3 Los conceptos básicos y el método general de la panbiogeografía, 121

6.4 La construcción de hipótesis de homología biogeográfica, 125

**CAPITULO 7. LA SINTESIS POSIBLE, 131**

7.1 Los fundamentos comunes en la biogeografía histórica, 131

7.2 El problema del espacio, 133

**LITERATURA CITADA, 135**

## RESUMEN

David N. Espinosa Organista. Herbario de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. J. C. Bonilla 66 Col. Ejercito de Oriente. *Fundamentos y Métodos de la Biogeografía Histórica Contemporánea*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. La biogeografía, durante los últimos 25 años, ha vivido una revolución teórica acerca de las hipótesis que se han propuesto para explicar la naturaleza de las áreas de endemismo y los patrones que forman. Se contrastan dos enfoques que pretenden explicar tales patrones: la Biogeografía Tradicional (Biogeografía del Centro de Origen-Dispersión), cuyos principales exponentes fueron P. J. Darlington, G. G. Simpson y E. Mayr, y la Biogeografía de la Vicarianza, desarrollada por G. Nelson, N. Platnick, D. Rosen, y C. Patterson, entre otros. Primero, se hace una revisión acerca de las raíces históricas y epistemológicas que dieron lugar a la idea de que los patrones de endemismo que hoy observamos (áreas de endemismo y sus interrelaciones) son, por una parte, producto de eventos independientes de dispersión de las especies, desde unos pocos sitios ubicados usualmente en el norte, con desplazamientos sucesivos hacia el sur; desde las áreas mayores hacia las de menor extensión. Esto sitios son referidos en la literatura como *Centros de Origen* y fueron el recurso tradicional para explicar patrones biogeográficos bajo la idea de estabilidad de los continentes. Por otra parte, los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica, que constituyen la alternativa a la biogeografía tradicional son el tema principal de este trabajo. Sus dos principales escuelas, la *Biogeografía de la Vicarianza* desarrollada por Don Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick, entre otros, al igual que la llamada *Pan-biogeografía* fundada por León Croizat y formalizada recientemente por autores neozelandeses (Craw, Heads, Weston y Page) suponen que existe una estrecha correlación entre la historia de la tierra y la historia de la biota. Las divisiones de áreas ancestrales de distribución, debidas al surgimiento de barreras distribucionales por movimientos tectónicos, han aislado a conjuntos grandes de especies (biotas), y por divergencia evolutiva de las subpoblaciones se forman áreas de distribución recurrente (patrones) que se han llamado regiones o áreas de endemismo. Los primeros dos capítulos tratan de la ubicación de la biogeografía en el contexto de la biología comparada actual y su desarrollo histórico. El capítulo 3 trata de los fundamentos teóricos y metodológicos, comunes y particulares de los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica actual. Luego se describen las principales herramientas de análisis de la Sistemática Cladista (capítulo 4), de la Biogeografía de la Vicarianza (capítulo 5) y de la Panbiogeografía (capítulo 6). Finalmente (capítulo 7) se hace un análisis acerca de las perspectivas de los enfoques genealógicos hacia una síntesis teórica y metodológica.

## ABSTRACT

David N. Espinosa Organista. Herbario de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. J. C. Bonilla 66 Col. Ejercito de Oriente. *Background and Methods of the Contemporary Historical Biogeography*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. Two approaches on historical biogeography have been hardly discussed for 25 years. Endemism patterns have been recognized by both approaches. First, traditional biogeography, or *Centre of Origin's Biogeography* proposes that such patterns are products of several recurrent and independent events of dispersion from a few places at north of the world. This school was found by Charles Darwin and Alfred R. Wallace last century, and further developed by G. G. Simpson, P. J. Darlington and E. Mayr between 1930s and 1970s. On the other hand, *Vicariance Biogeography* and *Panbiogeography* assume a close relationship between history of earth and history of biota. Thus, if we know the relationships among species, we can do inferences about relationships of areas in which these species evolved. These two schools are defined in this work as *genealogical approaches*. How must inferences be done, it is a matter of debate between vicariance biogeography and panbiogeography; however, both schools have some common background. This work deals ultimately with genealogical approaches, which are described and discussed based on their background and methods. First, this paper approaches the traditional explanation. It is known that the Centre of Origin's idea is a much older than Darwin's period, and explains some major incongruences and contradictions underlying the ideas that explain patterns of endemism by independent dispersion events. Later, a discussion on common and particular backgrounds of the two genealogical schools is made in the chapter 3. Then, in chapter 4, a description of general methods of cladistic systematics is developed. In chapter 5, cladistic biogeography, is discussed as well as some methods that have been proposed too. The major contributors to vicariance biogeography are G. Nelson, N. Platnick, D. Rosen, and others. On panbiogeography, in chapter 6, it does a descriptions of two of main methods proposed in this school. Finally, perspectives about a possible synthesis on main thoughts and methods are discussed (chapter 7).

## INTRODUCCIÓN

La Biología tiene dos grandes enfoques de estudio: la Biología General y la Biología Comparada. La Biología Comparada, en un sentido amplio, es el estudio de la diversidad biológica desde una perspectiva histórica (Nelson y Platnick, 1981, Platnick, 1992). Su principal objetivo de estudio es la reconstrucción de los patrones de semejanza y desemejanza que existe dentro de la diversidad orgánica, tanto en la diversidad de formas como en la distribución geográfica de las mismas, y supone que apartir del análisis de ciertos caracteres es posible inferir las interrelaciones de parentesco entre las especies. Las principales disciplinas de la biología comparada son la Sistemática, la Biogeografía, la Biología Evolutiva, la Embriología y la Paleontología. En todos estos campos es posible aplicar el método comparativo sugerido por Philip Sclater hace más de cien años, el cual consiste en la propocición de un conjunto de caracteres a partir de los cuales podemos encontrar que siempre que comparamos tres o más entidades orgánicas (especies), siempre hay dos de ellas que se parecen más entre sí que con ninguna otra.

Durante los últimos 25 años, la Biología Comparada y en particular tres de sus principales disciplinas, la Evolución, la Sistemática<sup>1</sup> y la Biogeografía, han vivido una revolución teórica que se puede considerar tan importante como la aparición de la teoría darwiniana de la evolución hace más de cien años, si bien no tan espectacular. Esta revolución se ha acompañado de un importante desarrollo de métodos de análisis que unen estrechamente a las tres disciplinas.

En el campo de la evolución se han removido los conceptos centrales del programa de investigación gradualista y adaptacionista del neodarwinismo; en sistemática se han generado al menos dos enfoques taxonómicos alternativos a la sistemática tradicional o evolucionista. Estos nuevos enfoques, primero el feneticismo y más recientemente el cladismo, han considerado altamente especulativa la hipótesis tradicional del gradismo, que nos lleva a suponer y buscar relaciones de ancestría-descendencia entre especies fósiles y especies actuales, lo cual condujo en muchas ocasiones a la postulación de "eslabones perdidos" hipotéticos en árboles filéticos, como estrategia para reconstruir la filogenia.

En el campo de la biogeografía, uno de los debates centrales de estos últimos años ha girado en torno al problema de la historia espacial de las biotas y de las relaciones que hay entre diferentes *áreas biogeográficas* o *áreas de endemismo*. La biogeografía tradicional de Darwin-Wallace constituyó un programa de investigación *sensu* Lákatos (1978), y como tal sus esfuerzos se canalizaron hacia la búsqueda de los centros de origen de cada taxón y de la reconstrucción de las historias de dispersión de los mismos. Como cinturón protector de la teoría central o núcleo duro, el programa dispersionista estableció que *las especies regularmente no*

---

<sup>1</sup>Aquí se adoptará el término Sistemática como aquella rama de la taxonomía (ciencia que estudia la clasificación de los organismos) cuyo interés primordial es la búsqueda del sistema general de clasificación, que esté basado en la historia evolutiva de los seres vivos.

se originan donde están y, previamente, deben buscarse las historias de dispersión que expliquen cómo es que ellas llegaron hasta donde hoy las encontramos.

Los enfoques más recientes en biogeografía histórica han desestabilizado al programa dispersionista y han retomado las hipótesis planteadas por A. P. De Candolle en 1820, por J. Hooker en 1844-60 y P. Sclater en 1858. De acuerdo con ellos, muchos biogeógrafos contemporáneos adoptan la existencia de regiones o áreas de endemismo, las cuales son producto de una historia común y por lo tanto es posible, y se debe, investigar sus interrelaciones históricas; en otras palabras, hay una historia que produjo los patrones de distribución actual. Sin embargo, los alcances de las nuevas ideas en estos campos de la biología comparada, sus limitaciones y sus relaciones conceptuales, no han sido examinados, asimilados y empleados suficientemente por la mayoría de los taxónomos y por el aparato educativo de la enseñanza de la biología. En muchos casos se sostienen aún de manera rígida los paradigmas de la biología comparada que dominaron hasta poco más de la mitad de este siglo.

El presente trabajo se tiene como objetivos, por una parte, realizar una síntesis del desarrollo metodológico que han experimentado los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica, sus fundamentos teóricos y sus principales planteamientos metodológicos particulares, así como el análisis comparativo de las dos escuelas más recientes en este campo: la *biogeografía cladista* y la *pan-biogeografía*. En el capítulo 1 se trata de ubicar a los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica dentro del contexto de los diferentes campos y enfoques de la biogeografía contemporánea. Después se hace un análisis histórico breve (capítulo 2), que busca a grandes rasgos las raíces epistemológicas de la biogeografía histórica contemporánea; luego (capítulo 3), se discuten tres aspectos que son fundamentales para el desarrollo teórico y metodológico de los enfoques genealógicos de la biogeografía histórica: (1) la naturaleza de los patrones biogeográficos, en particular de las áreas de endemismo, (2) el principio ontológico de la evolución o de la herencia con modificación, y (3) el principio epistemológico de la parsimonia o simplicidad y las implicaciones biológicas y metodológicas tanto de este principio como del anterior en la biogeografía histórica; en los tres capítulos siguientes se hace una clasificación y descripción de los métodos más usuales del Cladismo (capítulo 4), de la Biogeografía cladista (capítulo 5) y de la Pan-biogeografía (capítulo 6).

En el capítulo 4 se exponen de manera sucinta los conceptos básicos y el método general de la cladística, los criterios de selección, dirección y codificación de caracteres, las estrategias para construir árboles de interrelación genealógica (cladogramas), y algunas herramientas estadísticas enfocadas a la evaluación de los cladogramas y a la reducción de soluciones. En el capítulo 5, dedicado a la Biogeografía cladista, primero se trata de abordar el desarrollo del método en orden cronológico, después se separan los métodos para construir cladogramas (método de componentes) de los métodos para resolver problemas de taxa o áreas faltantes, así como de taxa de distribución amplia y/o distribuciones redundantes. En estos últimos se distinguen las soluciones por parsimonia de los métodos de consenso y compatibilidad. En el capítulo 6, que trata de la Pan-biogeografía, se exponen los conceptos básicos de esta escuela: trazo, trazo estándar (o trazo generalizado), línea de base, centro de masa y nodo. Luego se exponen los criterios para la construcción y orientación de trazos individuales y las técnicas

estadísticas usadas para determinar trazos estándar. A manera de conclusión, en el capítulo 7 se hace una comparación de los conceptos y fundamentos desarrollados tanto por la biogeografía cladista como por la pan-biogeografía y se hace también una serie de reflexiones acerca de las perspectivas de la biogeografía histórica, de las coincidencias e incongruencias entre biogeografía cladística y pan-biogeografía y de la posibilidad de construir la síntesis evolutiva planteada por Croizat en espacio, tiempo y forma.

La referencia a la historia de la biogeografía se hace necesaria en la medida que sirve para comprender cómo es que se sintetizan los fundamentos de la biogeografía histórica actual, a partir de fuentes epistemológicas diferentes. Sin embargo, no se pretende hacer un análisis histórico exhaustivo. Para un estudio detallado de la historia de la biogeografía, se remite al lector a las obras de Browne (1983) o Papavero y Balsa (1986), Papavero (1989, 1991) y Bueno y Llorente (1991).

No Existe

PAGINAS

# CAPÍTULO 1

## BIOGEOGRAFÍA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

### 1.1 ¿QUÉ ES LA BIOGEOGRAFÍA?

El problema que nos ocupa en principio es a qué y a cuántas cosas se les ha llamado tradicionalmente biogeografía. Luego, debemos preguntarnos si ésta es una disciplina científica como tal, es decir, debemos discutir si la biogeografía constituye un conjunto coherente de principios teóricos y metodológicos que se plantea preguntas que no se hacen otras ramas de la ciencia. Esta inquietud se deriva de dos situaciones que se observan a menudo cuando uno revisa la inmensa y dispersa literatura en revistas especializadas y los ya no pocos textos que se han escrito sobre el tema. Parece que el término biogeografía, bajo una misma definición, significa al menos unas seis cosas diferentes. Si el lector está interesado, puede elegir al azar un par de textos con el título de biogeografía y observará lo diferentes que son. Si gusta asociar una probabilidad al parecido de los índices, encontrará con seguridad que los contenidos de un par de libros de biogeografía tomados al azar no comparten más del treinta por ciento de sus temas. A veces es posible encontrar en un libro de ecología de uno a tres capítulos dedicados a la "biogeografía". ¿Es entonces la biogeografía una rama de la ecología, o es una ciencia independiente? ¿Qué es y qué no es la biogeografía?

Se puede definir a la biogeografía como *la ciencia que estudia la distribución de los seres vivos tanto en el espacio como en el tiempo*. A primera vista esto no representa una definición problemática. Sin embargo, si consideramos algunas definiciones de lo que es la ecología, por ejemplo la de Andrewartha (1961), encontraremos algunos puntos que requieren de una definición más precisa. Para estos autores la ecología es la ciencia que estudia la distribución y la abundancia de los organismos. Entonces, si tanto la biogeografía como la ecología se pueden definir en términos del estudio de la distribución de los seres vivos, ¿cuál es entonces la diferencia entre biogeografía y ecología?

Krebs (1978) retoma el concepto de Andrewartha y redefine a la ecología como el estudio de las múltiples interacciones entre los organismos que producen una determinada distribución de ellos. Sin embargo, aun con esta precisión, nuestra pregunta se mantiene sin respuesta. Intuitivamente, empero, uno puede darse cuenta que se está empleando el mismo término para nombrar dos cosas diferentes; quizá haya que distinguir entre la *distribución ecológica* y la *distribución geográfica* de los seres vivos.

Cuando se habla de distribución en ecología, se alude normalmente al comportamiento de algún parámetro poblacional a lo largo de un gradiente ambiental, ya sea que se trate de gradientes de condiciones (temperatura, pH, salinidad, entre otros) o de recursos (disponibilidad de alimento, de refugios, de sitios de crianza, entre otros). Así, se ha reconocido que muchos

organismos muestran picos de abundancia entre ciertos intervalos de temperatura, que pueden ser más laxos o más estrechos. Cuando los organismos se distribuyen en un intervalo amplio de temperatura, por ejemplo, se les llama euritérmicos, cuando su distribución está limitada abruptamente por márgenes estrechos de temperatura, son estenotermos. De esta forma, la distribución de una especie en ecología se refiere al comportamiento *euriteco* o *estenoeco* de sus individuos o poblaciones en relación con cada uno de los componentes de su ambiente (figura 1.1). Distribución en biogeografía, en cambio, se refiere simplemente a la colección de localidades en las que una especie o taxón encuentra delimitación del área que es ocupada por sus miembros (figura 1.2). Lacoste y Salanon (1973) se refieren elegantemente a ello como "la relación estática que guardan los organismos de una especie o taxón con el área que ocupan". Si se consideran sitios geográficos, los prefijos *eurí* (amplio) y *esteno* (estrecho), se aplican al sufijo *topos* (lugar), estos es *euritopía* y *estenotopía*.



FIGURA 1.1. Distribución en ecología se refiere al comportamiento de algún parámetro poblacional sobre un gradiente de condiciones (temperatura, pH, por ejemplo) o de recursos (radiación solar, nutrientes, por ejemplo). Tal comportamiento puede ser laxo, *euriteco*, o bien estrecho, *estenoeco*.



FIGURA 1.2. Distribución geográfica de *Bursaria coyucensis*. La distribución geográfica puede expresarse como puntos que representan las localidades (sien ocupada) en que se tiene registro de una especie o taxón o como una área que contiene a todas las localidades, entre las formas más comunes. Tomado de Kohlman y Sánchez (1984).

A partir de la distinción entre distribución geográfica y ecológica se podría definir a la biogeografía como el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos y los cambios de ésta través del tiempo. El análisis de las causas de los diferentes patrones de distribución geográfica, sin embargo, sigue siendo un tema interesante de controversia. La diversidad de explicaciones se debe a la gran cantidad de disciplinas que han tratado de demostrar las causas de la distribución de las especies. Parecen triviales las afirmaciones de que la ecología, por ejemplo, es la ciencia que hacen los ecólogos, pero esa impresión desaparece cuando reconocemos que la biogeografía no es la ciencia que hacen los biogeógrafos. Nelson (1985) se pregunta si existen en realidad los biogeógrafos. La imprecisión acerca de lo que es y no es la biogeografía y lo agitado de sus debates, se deben en buena parte a que ésta es una ciencia de síntesis. De acuerdo con Nelson (1985), la biogeografía viene a llenar ese hueco que hay entre la biología y la geología. Generalmente los que hacen biogeografía son taxónomos, ya sea botánicos o zoólogos, los expertos de grupos quienes, como parte de sus planes de trabajo, elaboran explicaciones, a veces menos a veces más rigurosas, acerca de por qué las especies que estudian se distribuyen geográficamente como lo presentan. También ha habido un buen número de geólogos que tratan de mostrar que sus hipótesis sobre las historias de la tierra son congruentes con los cambios en el registro fósil. Esta situación ha sido desafortunada para la biogeografía, pues el hecho de la distribución geográfica se ha abordado generalmente desde puntos de vista muy estrechos, en función de la subdisciplina que maneje ya sea el ecólogo, el botánico, el zoólogo, el paleontólogo u otro especialista, que se ocupe del tema.

## 1.2 BIOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

**Campos y enfoques de estudio en la biogeografía.** Desde el siglo pasado, con De Candolle (1820) se reconocen dos formas de abordar el estudio de la distribución de los seres vivos y se sugiere una división primaria de la biogeografía, de acuerdo con los autores contemporáneos, en *Biogeografía Ecológica* y *Biogeografía Histórica*. El método de cualquiera de ambos enfoques parte del reconocimiento y construcción de sus propios patrones de distribución y los biogeógrafos han reconocido al menos unos ocho tipos de *patrón biogeográfico*.

Por una parte, se han descubierto patrones de variación de la diversidad biológica, en este caso riqueza de especies, con respecto al clima y a otros rasgos geográficos tales como disminución del área continental, bajíos peninsulares y variaciones con respecto al relieve, entre otros (figura 1.3). Es común decir que, generalmente, hay más especies en los trópicos y una disminución de tal riqueza de especies hacia los polos. A este hecho se han asociado diferentes explicaciones causales. Se ha propuesto que éste y otros gradientes de diversidad se deben, además del clima, a la edad de las comunidades, a la heterogeneidad del hábitat o a la complejidad geológica, entre otras hipótesis. Este patrón es abordado por la *Ecología de Comunidades*, aunque es tratado también por MacArthur (1972) como parte central de su *Geographical Ecology*, junto con su "biogeografía" de islas (cuadro 1.1).

En la misma biogeografía de islas, también se ha reconocido como un patrón biogeográfico aislado el hecho de que en áreas más grandes existan más especies que en áreas

de menor tamaño. Se ha notado que este patrón es perceptible tanto si comparamos las biotas de dos o más islas, como cuando comparamos las biotas de dos o más áreas aisladas geográfica o ecológicamente dentro de un continente, conocidas como islas virtuales o hábitats insulares. El enfoque que asumí este hecho como su objeto central de estudio fue la "*Biogeografía del Equilibrio Insular*". Esta corriente se desarrolló vertiginosamente desde su planteamiento formal en los 1960s y en los 1970s.

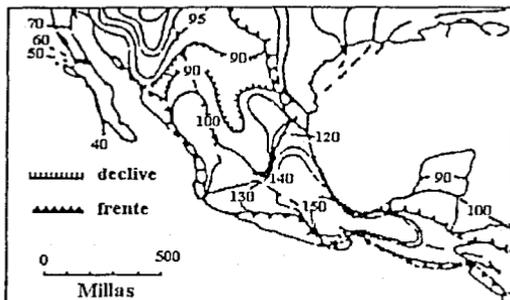


FIGURA 1.3. Gradientes de diversidad con respecto a la latitud y presencia de bajos peninsulares (tamaño del continente), Tomado de Krebs (1978).

La biogeografía del equilibrio insular tiene tres aspectos importantes en su modelo: (1) el modelo de colonización de una isla, basado en el comportamiento de las tasas de inmigración de especies a la isla y de extinción de especies dentro de la isla, con relación a las variaciones en el número de especies presentes en la isla (figura 1.4); (2) la relación *especies-área*, cuyo objetivo principal fue estimar, para cada archipiélago y para cada grupo taxonómico, los parámetros que definían el modelo más adecuado para explicar las variaciones en el número de especies de acuerdo con el tamaño del área de la isla (figura 1.5); y (3) la generación de lineamientos y recomendaciones para el diseño de reservas naturales y el manejo de áreas para la conservación (figura 1.6), las cuales se desarrollaron a partir de los trabajos de Wilson y Willis (1975), Diamond (1975), Diamond y May (1976) y Terborgh (1976). Es a finales de esa década, y en la siguiente, cuando se acumularon en la literatura una gran cantidad de evidencias en contra de esta teoría que obligaron al replanteamiento del enfoque de estudio de este patrón. Sus críticos encontraron que las predicciones del modelo postulado por MacArthur y Wilson (1963) y desarrollado más tarde por Diamond (1972, 1975), Simberloff (1969, 1974) y otros, raramente se observaban en condiciones naturales; a partir de la segunda mitad de los 1970s Simberloff y Abele (1976, 1982), Abbott (1983), Connor y McCoy (1979) y Boecklen y Gotelli (1984), encontraron muchas imprecisiones de interpretación estadística y biológica por parte de quienes asumieron el modelo del equilibrio como válido, no sólo para explicar el proceso de colonización de islas y hábitats aislados y la relación entre el número de especies y el área, sino también para derivar principios y recomendaciones para la conservación de la biodiversidad (cuadro 1.1).

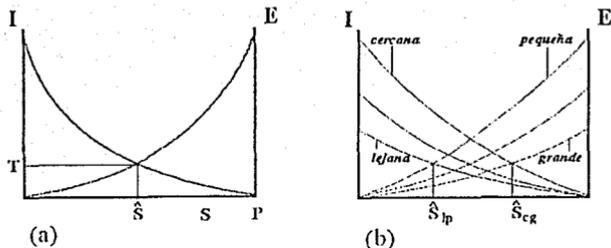


FIGURA 1.4. (a) Modelo de colonización para una isla. La tasa de inmigración  $I$  disminuye con el incremento del número de especies presentes en la isla, en tanto que la tasa de extinción  $E$  aumenta; el punto donde se igualan ambas tasas coincide con el número de especies que una isla puede soportar en estado de equilibrio  $\hat{S}$ ;  $T$  representa la tasa de recambio de especies extintas por especies colonizadoras durante el equilibrio. (b) El modelo del equilibrio considerando varias islas de diferente tamaño y diferente distancia a la fuente de especies colonizadoras (el continente). Las islas lejanas y pequeñas tendrán un valor de  $\hat{S}$  más bajo en tanto que las cercanas y grandes tendrán un valor más alto. Redibujado de Krebs (1978).

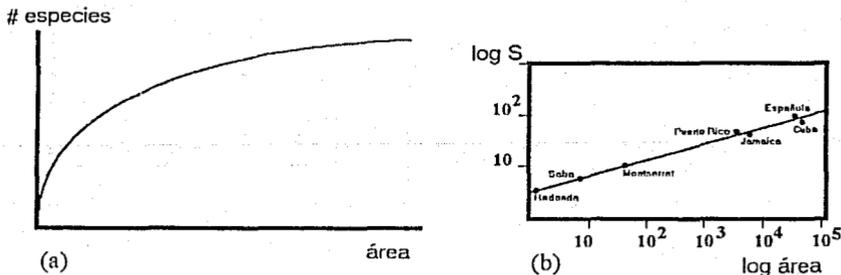
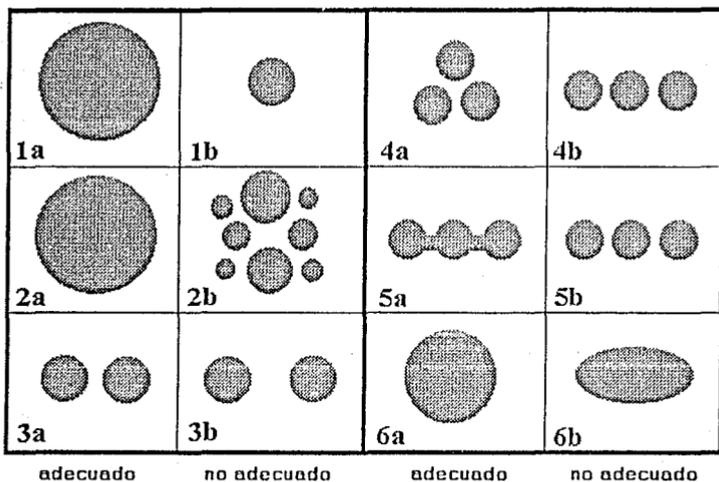


FIGURA 1.5. Relación especies-área para las Antillas. El modelo  $S = KA^z$  (a) es transformado a su versión lineal  $\log S = z \cdot \log A + \log K$  (b). Se ha interpretado que la pendiente  $z$  indica el grado de aislamiento de una isla. Los errores con respecto a la línea estimada son interpretados por esta teoría como desequilibrio, uno de sus principales defectos de acuerdo con los estadísticos (redibujado de Cox *et al.*, 1976)

Un segundo patrón biogeográfico que se ha considerado en la literatura científica se refiere a las variaciones geográficas en la distribución de formas de vida. En algunos libros han llamado a esta orientación de estudio como *Ecogeografía*, o también como *Geografía Ecológica*, pero algunos autores como Lacoste y Salanon (1973) dedican una buena parte de sus obras de biogeografía al estudio de esta *Geografía de Biomas* (cuadro 1.1). La vegetación de un lugar pertenece a uno u otro bioma según su espectro biológico, que indica la composición en número de especies o en abundancia (según la escala de trabajo) de las diferentes clases de formas de vida. Los sistemas de clasificación son diversos y las representaciones más comunes de los espectros biológicos son los diagramas circulares. Dos o más localidades se pueden incluir en un bioma si su composición de formas de vida es parecida a la composición típica de éste (figuras 1.7 y 1.8, cuadro 1.1). Estos tipos de estudios son tratados como biogeografía en los textos de geografía física y es el vínculo seleccionado por esta disciplina para interactuar con la biología.



**FIGURA 1.6.** Lineamientos generales para el diseño de reservas naturales según Wilson y Willis (1975). Las áreas son mejores entre sí, si son 1 más grandes, 2 no fragmentadas, 3 próximas a otras áreas, 4 equidistantes entre sí, 5 comunicadas y 6 aproximadamente circulares. Las condiciones 1a, 2a, 3a, 4a, 5a y 6a son preferibles a las condiciones b.

| Objeto de estudio.  | Unidad de estudio (patrones).  | Campo de estudio.   |
|---|--|---|
| Variaciones geográficas de la riqueza de especies   | Relación entre riqueza y área.<br><br>Tendencias geográficas de la riqueza.  | <i>Biogeografía del equilibrio en islas</i> *<br><br><i>Ecología de Comunidades</i> *   |
| Distribución geográfica de las formas de vida. (Distribución geográfica de la adaptación) | Composición de bioformas o espectros bióticos de las comunidades.<br><br>Patrones geográficos de la adaptación.  | <i>Ecogeografía o Geografía Ecológica</i> *<br><br><i>Ecología (autoecología)*</i>  |
| Distribución geográfica de taxones (o taxa).  | Área de distribución individual.<br><br>Composición y afinidades de origen de regiones y localidades. Centros de origen e historias de dispersión de taxones.<br><br>Área de distribución congruente de taxones de filogenia distinta. | <i>Biogeografía Fenética</i> *<br><br><i>Biogeografía de la Dispersión</i> **<br><br><i>Biogeografía Filogenética</i> **<br><br><i>Biogeografía de la Vicarianza y Panbiogeografía</i> ** |

CUADRO 1.1. Los campos o enfoques de estudio de la biogeografía contemporánea. \* Enfoques Ecológicos; \*\*Enfoques Históricos.

Un tercer patrón sobre el que trabajan los biogeógrafos es la distribución de taxones o taxa. Este patrón ha generado tres diferentes orientaciones de estudio. En primer lugar lo que podemos llamar *Corología*, la cual es una parte de la *Biogeografía Fenética* y aborda el estudio de la dinámica de las áreas de distribución o *Areografía*, que trata de la descripción y análisis de las áreas en términos de forma, tamaño, tendencias de deformación y ubicación de barreras a la dispersión, entre otras (figura 1.9). Por otro lado, la biogeografía fenética realiza clasificaciones bióticas con base en la composición taxonómica de las áreas geográficas y agrupa a éstas con base en las especies o taxones que comparten entre sí (figura 1.10), esto es por simple similitud o semejanza. Al igual que en la sistemática, este enfoque fenético no pretende postular ni probar hipótesis acerca de las causas históricas que pudieron dar origen a sus patrones.

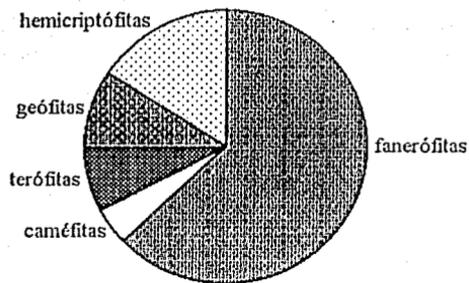


FIGURA 1.7. Los espectros biológicos representan la composición de una localidad en cuanto a sus formas de vida vegetal.

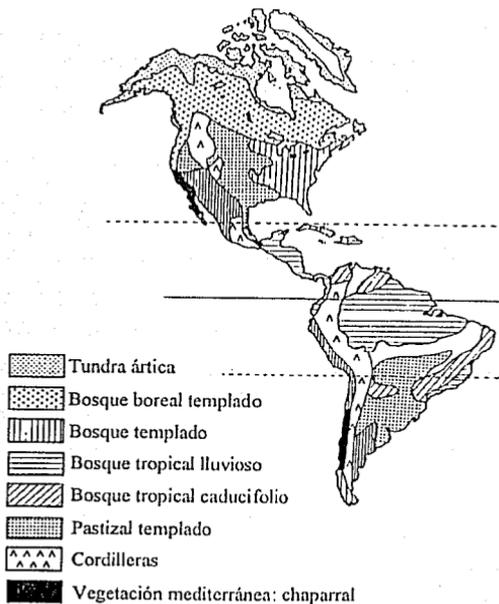


FIGURA 1.8. Mapa de distribución de biomas en el continente americano. La biogeografía de biomas representa la distribución geográfica de la adaptación. (Tomado de Cox *et al.*, 1976).

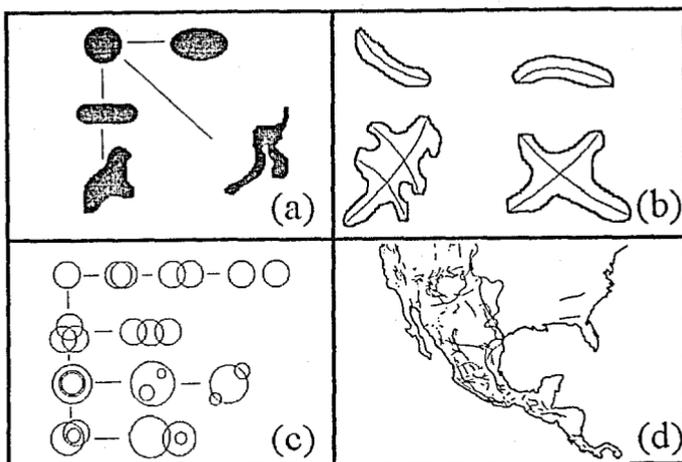


FIGURA 1.9. Cuatro parámetros de un área de distribución individual (a) forma, (b) líneas de deformación, (c) grado de superposición y (d) ubicación de barreras distribucionales. Tomados de Rapoport (1975).

Las otras dos orientaciones que se han desarrollado a partir de la misma distribución de taxones, se derivan de otro patrón que se ha reconocido también en la biogeografía: las áreas de endemismo o regiones biogeográficas. Los conceptos de *endemismo* y de *área o región biogeográfica* han sido interpretados y definidos de forma confusa. La definición de estos conceptos puede conducir a tautologías: ¿Qué es una especie endémica?, aquella que es típica de una región, y ¿qué es una región?, es una área definida por endemismos. Podemos proponer una definición de ambos conceptos con base en el concepto de homología, de manera análoga a la sistemática. Para la sistemática, un par de estructuras de dos organismos diferentes, cuando se comparan, resultan ser homólogas si ambas guardan la misma posición con relación al todo del que forman parte (homología topológica). Bajo la teoría de la evolución, dos estructuras son homólogas cuando comparten una historia común (homología evolutiva). De forma análoga, varias especies suelen mostrar una gran correspondencia en sus distribuciones, lo cual implica que hay homología biogeográfica desde un punto de vista puramente topológico (Nelson Papavero, com. pers., define esto como homopatría, ver capítulo 5). Dos o más especies de distribución continua, que muestran una gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, son homopátridas y se denominan endémicas, y configuran un *área de endemismo*. Bajo la idea de la evolución en espacio, tiempo y forma, varias especies con distintas capacidades dispersoras que conforman un área de endemismo, comparten una historia común. El reconocimiento de tales áreas y el análisis de las causas que han generado al endemismo es el objeto de estudio de la biogeografía histórica.

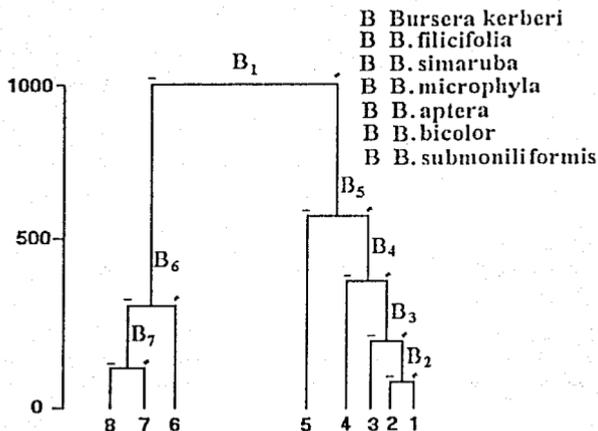


FIGURA 1.10. Una clasificación biogeográfica fenética de tipo jerárquico, divisivo y monotético del territorio mexicano con base en la presencia-ausencia de especies del género *Bursera* (Tomado de Kohlman y Sánchez, 1984). Obsérvase que las regiones 5 y 8 están definidas únicamente por la ausencia de especies.

El enfoque tradicional de estudio de la biogeografía del endemismo es la *Biogeografía de la Dispersión*, también conocida como biogeografía de centros de origen, escuela fundada en el contexto de la teoría evolutiva de Charles Darwin y Alfred Russell Wallace. Bajo este enfoque, la biogeografía reconstruye una a una las historias de dispersión de cada grupo taxonómico, de acuerdo con su distribución actual y su paleodistribución (distribución fósil), de tal forma que la historia evolutiva de cada grupo queda plasmada en un escenario geográfico más o menos estable (figura 1.11). Si bien este enfoque reconoce la existencia de áreas de endemismo o regiones como entidades reales, el estudio de éstas se aborda considerando a las áreas geológicas como unidades fijas que pueden ser colonizadas con especies de otras áreas y que pueden sufrir internamente procesos de extinción. Las biotas para esta escuela están constituidas por elementos de distinto origen geográfico y distintas edades, en el sentido de integraciones cenogenéticas (Reig, 1962); en este sentido las faunas y las floras han sido denominadas horofaunas, horofloras o patrones de dispersión (Halffter, 1976). De algún modo es la suma o estadística de las distribuciones.

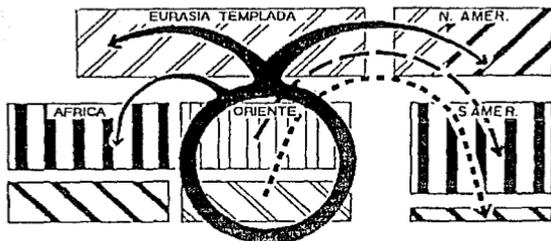


FIGURA 1.11. Hipótesis de dispersión para los peces de agua dulce que muestran distribución transpacífica. Darlington (1957) analizó la posibilidad de dos hipótesis sobre la distribución del grupo que se centran en saber si los peces migraron de América a Asia o viceversa. Las dos hipótesis implican migración a través del estrecho de Behring.

La biota de una región biogeográfica o de una localidad está definida por la exclusividad de sus especies de flora o fauna, no por sus relaciones filogenéticas. Ambos conceptos no se refieren al mero listado de especies; la biogeografía tradicional busca las afinidades de un censo de especies con base en el reconocimiento del origen de algunos de sus elementos. Para este enfoque de estudio la mayoría de las especies de un grupo pueden asignarse a un centro de origen único; ellas no se originaron donde se encuentran actualmente. Esto a su vez indica que las especies autóctonas de una biota son la excepción a la regla en el proceso de especiación. Así, en la flora de una localidad o región se pueden reconocer elementos de estratos o cenocrones de origen paleártico, neártico, o neotropical, entre otros, en tanto que los elementos endémicos, que se interpretan como de origen *in situ*, son los menos frecuentes: la "biogeografía de vacío". Un estrato o cenocrón es un conjunto de especies, o grupos supraespecíficos que invadieron simultáneamente a un área, desde el mismo lugar, durante una edad similar y por la misma vía de acceso (Reig, 1962; Simpson, 1965; Halftter, 1961, 1976). El cuadro 1.2, muestra la composición de la flora de México, según los elementos florísticos que contienen cada tipo de vegetación. El concepto de elemento, usado en los estudios florísticos, es equivalente al de estrato o cenocrón, utilizado en los estudios faunísticos, aunque su aplicación es más laxa, es decir, no es necesariamente cierto que, por ejemplo, todas las especies del elemento boreal en México hayan *invadido* su área actual simultáneamente. Los *elementos florísticos* sólo indican procedencia común, no edad necesariamente.

| Tipo de vegetación             | Elemento meridional | Elemento boreal | Elemento endémico |
|--------------------------------|---------------------|-----------------|-------------------|
| Bosque tropical perennifolio   | XXXXXXXXXX          | .               | .                 |
| Bosque tropical subcaducifolio | XXXXXXXXXX          | .               | X                 |
| Bosque tropical caducifolio    | XXXXXXXXXX          | .               | XX                |
| Bosque espinoso                | XXXXXX              | .               | XXX               |
| Matorral xerófilo              | XXX                 | X               | XXXX              |
| Pastizal                       | XXX                 | XX              | XXX               |
| Bosque de <i>Quercus</i>       | XXX                 | XXX             | XX                |
| Bosque de coníferas            | XXX                 | XXX             | XX                |
| Bosque mesófilo de montaña     | XXXXXX              | XX              | X                 |

CUADRO 1.2. Composición de la flora de México según Rzedowski (1978).

Las vías de acceso de las especies invasoras, reconocidas por la biogeografía tradicional, son de tres tipos: los corredores, los puentes filtro y las rutas al azar. Esta corriente, a diferencia de las escuelas contemporáneas, hace una división taxonómica de los campos de estudio de la biogeografía en *Fitogeografía* y *Zoogeografía*. Las potencialidades ecológicas de dispersión y colonización son las que predicen, en esta escuela biogeográfica, las distintas posibilidades de penetración o diseminación de las especies, donde cada una de ellas tiene una historia única.

Un segundo grupo de enfoques de la biogeografía del endemismo es estrictamente histórico; casi todos ellos coinciden en suponer que de las relaciones de parentesco entre los taxones se puede inferir la historia de las áreas biogeográficas. Estos enfoques se pueden denominar filogenéticos (Llorente y Espinosa, 1991) o con mayor restricción como *enfoques genealógicos*, cuando el principio metodológico es cladístico. Este planteamiento ha sido abordado por la *Biogeografía Filogenética* de Hennig (1968), Brundin (1972, 1988) y Ball (1976); por la *Biogeografía de la Vicarianza*, desarrollada por Rosen, Nelson, Platnick, Humphries y Cracraft, entre los más importantes; la *Pan-biogeografía*, desarrollada inicialmente por Croizat (1958, 1961) y retomada en los últimos diez años por los biogeógrafos neozelandeses, Craw, Page, Grehan, Henderson y Heads, entre los principales investigadores, consideran que a partir del estudio de las relaciones espaciales se pueden deducir las relaciones genealógicas. En este sentido la pan-biogeografía es filogenética pero no cladística.

La escuela de Hennig y Brundin reconoce, al igual que la biogeografía de la dispersión, que los centros de origen existen y que la metodología de la sistemática filogenética (cladismo) puede ser útil para localizarlos. Como una extensión de la regla de la desviación taxonómica, Hennig (1968) propuso que en la distribución geográfica es posible observar las rutas de sucesión de los estados de carácter. Así, es posible localizar el centro de origen de un grupo en aquella área en donde encontremos a la especie (o al género) de un grupo, que contenga la mayor cantidad de estados de carácter plesiomórfico (ancestrales). Esta corriente difiere en

algunos aspectos teóricos de la biogeografía dispersionista tradicional, los cuales discutiremos en el siguiente capítulo, pero uno de los conflictos centrales es el criterio bajo el cual se infiere la localización de los centros de origen. La escuela tradicional los ubicaría donde encuentra las especies más recientes, el centro generador de novedades evolutivas; la escuela Hennigiana los ubicaría en donde se encuentren las especies más antiguas, pues no se han movido desde su origen.

Para las otras dos escuelas, biogeografía de la vicarianza y pan-biogeografía, las áreas de endemismo son evidencia de que la historia geológica y la historia de su biota están altamente correlacionadas. Las áreas de endemismo se forman principalmente debido a eventos tectónicos, que produjeron la división de áreas de distribución ancestral, debido al surgimiento de barreras intermedias o por extinciones intermedias. Este tipo de eventos debe involucrar no a uno, sino a una gran cantidad de especies para que se formen áreas de distribución recurrentes. Ambos enfoques suponen que, por ello, muchos grupos comparten una parte importante de sus historias de especiación. Las dos escuelas buscan, por diferentes métodos, encontrar las interrelaciones genealógicas de las áreas de endemismo y sus constituyentes: los endémicos.

La distinción entre *biogeografía ecológica* y *biogeografía histórica*, muchas veces sugerida, se complica ante esta diversidad de enfoques. Sin embargo, se puede notar de modo general que, mientras la biogeografía ecológica estudia los patrones de variación espacial y temporal de la riqueza de especies y formas de vida, al analizar las causas de tales variaciones, la biogeografía histórica es fundamentalmente la biogeografía del endemismo o de la insularidad propiamente dicha. Las preguntas que pretenden contestar cada una son diferentes; en un caso, en el histórico, ¿por qué dos o más especies viven confinadas a ciertas regiones o áreas reconocidas?, ¿por qué ahí?; en otro caso, en el ecológico, ¿por qué un lugar puede tener más o menos especies o formas de vida que otros lugares? Son éstas las dos preguntas fundamentales que se hace la biogeografía en general.

Si hacemos una interpretación más estricta, deberíamos considerar el estudio de las variaciones de la riqueza de especies, de la distribución geográfica de las formas de vida y de las tendencias geográficas de las grandes *familias de adaptaciones*, como ecología a gran escala. Más aún, la geografía de biomas bien puede ser considerada como una rama de la geografía física en estrecha conexión con la ecología. La biogeografía como una ciencia más o menos independiente se puede considerar como el estudio de la distribución de los taxones en el espacio y en el tiempo. La interpretación de las causas de la distribución geográfica involucra el componente de tiempo evolutivo que es muy diferente del tiempo ecológico involucrado en los patrones de biomas y formas de vida.

**Biogeografía y niveles de estudio.** Para Hengeveld (1990) toda la biogeografía es ecológica y niega tácitamente la posibilidad de una biogeografía histórica. Por ello, la distinción de niveles de estudio en biogeografía sólo responde a una diferencia de escala y los factores que se deben tomar en consideración, para el análisis de cualquier patrón de distribución geográfica son fundamentalmente los mismos. Según este punto de vista si hay, por decir algo, mil factores que intervienen en la configuración de un área de distribución, de ellos seguramente hay cerca de

novecientos noventa y nueve de naturaleza ecológica y uno es el componente de historia, por lo tanto no existe la biogeografía histórica.

Según Hengeveld, la biogeografía y en particular la areografía es una forma de ecología a gran escala. Bajo este enfoque, la biogeografía no necesita de conceptos como *área de endemismo* o *región*, ya que estos son contruidos por la mente humana y no tienen realidad natural. La visión de Hengeveld es una interpretación del individualismo aplicado a la biogeografía, que veremos más adelante. Una visión reduccionista y mecanicista: la misma corriente individualista que sugiere que las especies no existen -sólo los individuos- y que, por lo tanto, cualquier intento de definir a las especies y aún más analizarlas, cae en el terreno de la *Metabiología*. Así también, en el análisis biogeográfico, lo que existen son las áreas de distribución de cada especie (áreas individuales). Los otros conceptos como *provincia biótica* o *región*, son estadísticos, pero no son entidades concretas y reconocibles. La clasificación biogeográfica, así, debe partir del "análisis objetivo" y sin sesgo teórico alguno, de todas las distribuciones de las especies; no hay por qué sobrevalorar al endemismo. Como cada especie tiene su capacidad particular de dispersión, su propia tolerancia a las fuerzas de selección y su propia adecuación al medio, la distribución congruente no significa absolutamente nada, y si no existe conexión entre las distribuciones actuales y las pasadas, la construcción de áreas de endemismo y la búsqueda de interrelaciones entre ellas es estéril, o aún más drásticamente, según Rapoport (1975), sería *Metametabiología*.

Los enfoques como el de Hengeveld, que toman en cuenta todo para llegar a nada, se conocen en taxonomía como *fenéticos* y por ello se puede aplicar el mismo nombre a su versión en biogeografía. La tarea de la biogeografía bajo este enfoque es feliz, solo trataría de describir y luego explicar una a una, la cantidad millonaria de áreas de distribución, su forma, sus tendencias a la deformación y sus barreras distribucionales. Habría tema de trabajo para, por lo menos, unas veinte generaciones de biogeógrafos que no se preocuparían por concluir nada. En cuanto a las metas de una clasificación biogeográfica, se trataría de alcanzar el mayor número de localidades o sitios de censo, las cuales son las únicas entidades reales para una clasificación biogeográfica, luego se intentaría la aplicación de más de una veintena de coeficientes de asociación, construir dendrogramas y buscar el patrón de agrupamiento que mejor describa la conformación de "provincias o regiones bióticas", las cuales tendrían un significado exclusivamente estadístico, ya que cualquier generalización implicaría comunidad de procesos, lo cual es rechazado por el individualismo que caracteriza a esta escuela de pensamiento.

Bajo otro punto de vista que comparten algunos autores de la biogeografía histórica contemporánea (Myers y Giller, 1988), tanto la distinción entre ecología y biogeografía, como entre biogeografía ecológica e histórica es tangible y recae en el reconocimiento, tanto de escalas como de patrones y procesos particulares a cada disciplina y enfoque. De acuerdo con esto, la biogeografía ecológica estudia los hechos de la distribución individual de cada especie, fundamentalmente a escala local; supone que los factores que contribuyen a la conformación de un determinado patrón de distribución operan en el corto plazo y su naturaleza es netamente ecológica. En cambio, la biogeografía histórica es la biogeografía del endemismo; estudia los

patrones de distribución a escala global y supone que los factores que los producen son de naturaleza histórica y, por lo tanto, han actuado en intervalos de tiempo evolutivo (cuadro 1.3).

De forma similar a la ecología, en biogeografía se podrían distinguir con base en el esquema de Myers y Giller (1988) dos diferentes niveles de estudio. En ecología se plantea que población y comunidad, aunque están conectadas directamente, constituyen niveles de integración diferentes y que cada uno de estos dos niveles de integración tiene propiedades y parámetros propios. En la biogeografía hay también una distinción clara en los conceptos de área de distribución individual y área de endemismo. Mientras que las distribuciones se describen en relación con su forma, tamaño y tendencias de deformación, entre otros parámetros, para las áreas de endemismo en cambio sólo tiene sentido hablar de interrelaciones y de homología biogeográfica. En la realidad, a pesar de que la separación de ambos enfoques es reconocible, tal separación no obedece estrictamente al esquema que proponen Myers y Giller.

**Las polémicas intrínsecas.** El debate entre los enfoques ecológicos e históricos de la biogeografía no es la confrontación de dos puntos de vista simples y esquemáticos, como se han planteado hasta aquí, por razones de espacio. En realidad se trata de dos visiones del mundo, que no se reducen a la simple polémica entre *monotopismo* (dispersión de las especies a partir de ciertos centros o áreas de origen) y *polítopismo* (generación de las especies en su lugar de distribución). En este debate subyacen un conjunto de polémicas paralelas que han producido matices y hasta grandes variantes dentro de los dos grandes enfoques de la biogeografía. Se contraponen en el terreno ontológico individualismo contra integralismo (no necesariamente holismo), al mismo tiempo que se contraponen reduccionismo contra determinismo lógico y el inductivismo contra el deductivismo, en el terreno epistemológico.

Bajo la visión del *individualismo*, las regiones, si es que existen, no representan un todo único e integrado, como lo supondría el *holismo* extremo, sino más bien es la suma de las partes. De acuerdo con esto, lo que es válido en biogeografía es el estudio de las áreas de distribución individual.

Por otro lado, el *reduccionismo lógico* (Popper, 1974) establece que los procesos que explican un evento no necesariamente explican otros eventos que ocurren en el mismo espacio y tiempo; suponer lo contrario es, según Popper, *determinismo lógico*: causas semejantes producen efectos semejantes.

En el mismo terreno metodológico, el llamado *positivismo lógico* supone que el proceso de investigación debe partir de la observación objetiva de los datos numéricos -sin el prejuicio de teoría alguna- y del reconocimiento a partir de ellos de los patrones perceptuales. Estos patrones deben ser luego explicados por modelos teóricos que son propuestos sólo después de que los patrones han sido revelados. Este proceso de investigación se conoce como *inductivismo*. Todas las otras corrientes contemporáneas en filosofía de la ciencia, como las desarrolladas por Thomas Kuhn, Imre Lakatos, Karl Popper y Paul Feyerabend, entre otros muchos, aunque antagónicas entre sí en varios puntos, han abundado en evidencias en contra del inductivismo y han coincidido en que el inductivismo es sencillamente imposible. De acuerdo con todos ellos

los procedimientos de generación del conocimiento científico son deductivos, las teorías se generan a partir de otras teorías y que tanto la toma de datos como el reconocimiento de patrones tienen siempre un fundamento teórico, aun en aquellos procedimientos que se autocalifican como inductivos.

| Escala                          | Patrón  | Procesos  |
|---------------------------------|---|---|
| Local: <i>Nivel ecológico.</i>  | Distribución Individual                       | Tolerancia y adecuación al medio.<br>Capacidad intrínseca para la dispersión.<br>Factores externos que favorecen la dispersión.<br>Factores externos que impiden la dispersión. |
| Global: <i>Nivel histórico.</i> | Distribución congruente de taxones distintos. | Cambios tectónicos.<br>Especiación.<br>Interrelación genealógica.<br>Extinción.   |

CUADRO 1.3. Dos niveles de estudio en biogeografía definidos en términos de la escala, los patrones y procesos involucrados en cada nivel.

No podemos hacer una caracterización tajante de los enfoques ecológicos como individualistas, reduccionistas e inductivistas y a los enfoques históricos genealógicos como holistas, deterministas y deductivistas. Ubicar a cada uno en esos dos extremos sería peligrosamente esquemático. Como hemos señalado anteriormente, ambos enfoques no son monolíticos y el debate no se da únicamente entre los dos enfoques sino también dentro de cada uno de ellos.

### 1.3 LOS ENFOQUES FILOGENÉTICOS DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA.

En el análisis del origen de las áreas de endemismo se han formulado diferentes preguntas y problemas que van desde la más elemental, acerca de si las áreas de endemismo existen en la realidad, hasta la discusión de cuáles factores tienen mayor o menor peso para conformar dichas áreas. Aun cuando la discusión se ha llevado a cabo en diferentes niveles de análisis, son dos las hipótesis principales que se han propuesto: el dispersionismo y la vicarianza. Ambos enfoques se explicarán con mayor detalle en los siguientes capítulos, pero es necesario aquí hacer mención de ambos enfoques para definir el contexto en el que se desarrolla este trabajo.

En términos muy generales la hipótesis dispersionista supone que cada especie tiene una historia particular de dispersión, a través de una geografía estable. Cuando algunos miembros de una especie logran salvar una barrera, es posible que éstos lleguen a prosperar como una población independiente, que con el paso del tiempo podrá diverger hasta convertirse en una especie diferente (figura 1.12a). Bajo esta explicación, el reconocimiento previo de las regiones no es necesario, y la tarea de la biogeografía histórica se centraría en la reconstrucción de las historias de dispersión de cada uno de los taxones que se han reconocido hasta el momento. El principio de cada una de estas historias de dispersión nos conduce necesariamente a la localización de un centro único de origen de cada grupo. Para muchos dispersionistas los centros o áreas de origen de la mayoría de los grupos coincidían con unos pocos lugares, en tanto que para otros tal coincidencia no era tan obvia y desarrollaron varios criterios para localizarlos. Bajo la idea del dispersionismo, la conformación de las regiones, si es que existen, se debe a que las barreras distribucionales operan de igual forma para la mayoría de los grupos, confinándolos a la misma área. Sin embargo, para otros biogeógrafos el concepto de barrera es relativo según sea el taxón, su edad, el lapso de tiempo requerido para cruzarla y la edad de las barreras mismas, entre otros aspectos.

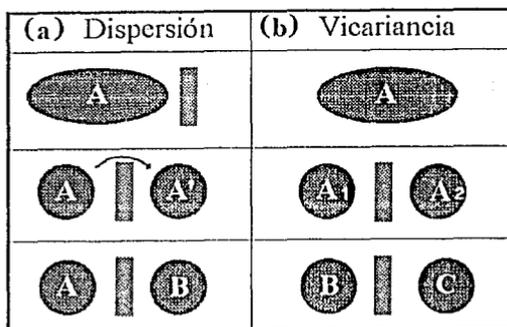


FIGURA 1.12. Dos hipótesis acerca de la formación de patrones de distribución geográfica.

Concepto de homología biogeográfica en los enfoques filogenéticos. En el otro extremo, la hipótesis de la vicarianza supone que las áreas de endemismo se forman a partir de áreas de distribución ancestral que al aparecer una barrera intermedia, ya sea por eventos tectónicos o paleoclimáticos, separan subpoblaciones de una biota, cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Cada subpoblación, posteriormente diverge durante el aislamiento -alopatría- a través del tiempo, hasta formar especies nuevas (figura 1.12b). Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies debe ser congruente y, aún más, debe existir una correlación estrecha entre la historia de la tierra y la historia de su biota. Si este principio teórico es correcto, una predicción que se deriva inmediatamente de este es que las relaciones genealógicas que se puedan establecer entre las especies deben revelar también relaciones genealógicas entre las áreas y viceversa. La tarea de este enfoque de la biogeografía histórica se encauzaría hacia la reconstrucción de la historia de los eventos de vicarianza que dieron lugar a la configuración de las áreas de endemismo. Para los enfoques filogenéticos, la correspondencia de las distribuciones -el endemismo- implica homología en dos sentidos: topológico y evolutivo. Esto es, dos especies de una misma área de endemismo guardan la misma posición con respecto al todo y por ello son topológicamente homólogas. Pero también son homólogos evolutivos en tanto que añaden la interpretación de que esa correspondencia en sus distribuciones implica una sola historia de formación con un mismo origen o causa. Dentro de esta corriente, que aquí denominamos filogenética, se ubican la biogeografía de la vicarianza y la pan-biogeografía. La diferencia de estas dos corrientes tiene su origen en la diferente concepción del espacio como componente inseparable de la especie y el taxón. Esto necesariamente tiene repercusiones en el método, lo cual implica el uso de patrones diferentes, técnicas de inferencia distintas y tipos de resultados también diferentes.

La biogeografía de la vicarianza, o *biogeografía cladista*, parte del reconocimiento de las áreas de endemismo como patrón de estudio (figura 1.13a). La *pan-biogeografía* parte de la construcción de trazos individuales (figura 1.13b). En otras palabras, para la biogeografía cladista busca la correspondencia en las distribuciones, a partir del solapamiento de las localidades donde se han registrado a las especies, mientras que la pan-biogeografía lo hace buscando el solapamiento de sus disyunciones.

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

La biogeografía cladista produce cladogramas de áreas de endemismo (figura 1.14) que representan historias de división sucesiva de áreas de distribución ancestral, lo cual genera un arreglo jerárquico en las interrelaciones de las áreas. La pan-biogeografía produce trazos

generalizados -llamados también trazos estándar-, que muestran también una historia de división, pero que no está sujeta a la suposición de que las interrelaciones entre las áreas sean jerárquicas. Las disputas entre ambos enfoques, el reconocimiento de sus fundamentos comunes y particulares y la descripción de sus técnicas de análisis, son el tema central de los siguientes capítulos.

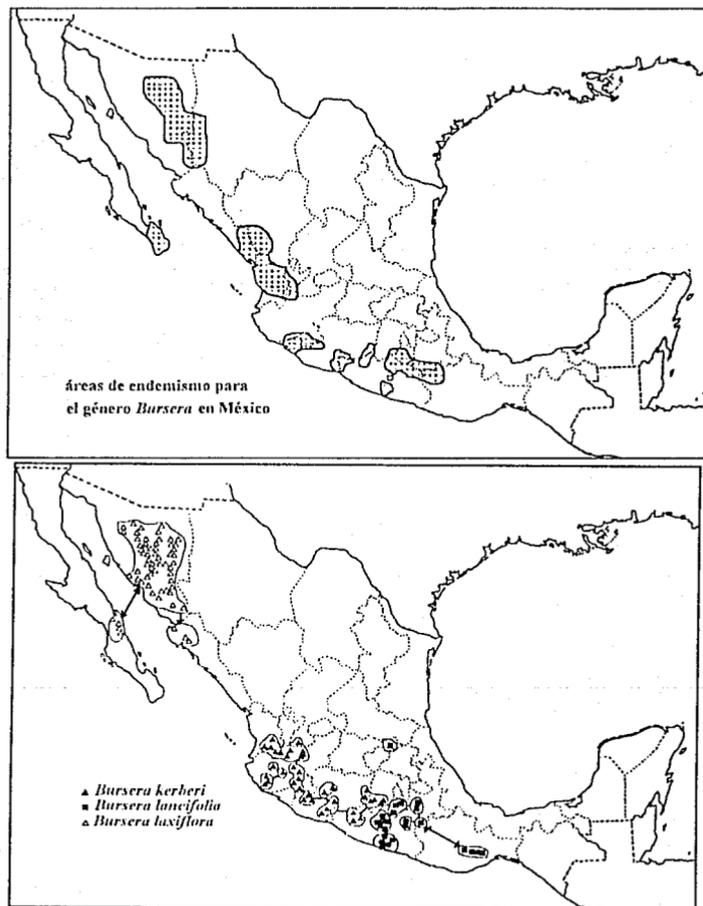
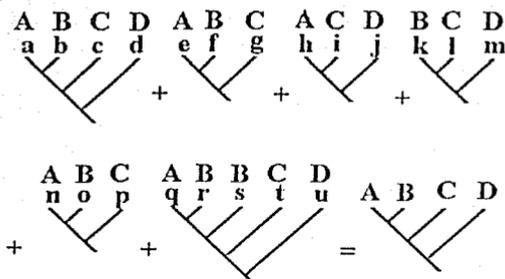


FIGURA 1.13. (a) Las áreas de endemismo se construyen a partir del reconocimiento de distribuciones recurrentes. (b) Los trazos se construyen por medio de la conexión de todas las localidades donde se presenta una especie, a través de varios criterios.



**FIGURA 1.14.** La biogeografía de la vicarianza produce cladogramas generales de áreas, a partir de varios cladogramas de áreas de diferentes taxones. Suponga que cuatro áreas diferentes son ocupadas por seis taxones distintos (a-d, e-f, h-i, k-m, n-p y q-u). Después, cada especie es sustituida por el área que ocupa, lo cual produce seis cladogramas de áreas diferentes. Finalmente, cuando se suman, se produce un único cladograma de áreas que describe la historia común de división de áreas que dio origen a las especies de cada taxón.

# CAPÍTULO 2

## IIISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA

La polémica generada en las décadas de 1960 y 1970 por León Croizat, Gareth Nelson y Donn Rosen, trajo como consecuencia un fenómeno común de las ciencias en crisis: la revisión crítica de su historia. Cuando una ciencia se vuelve esclerótica, ocurre frecuentemente que las consideraciones históricas en busca de sus raíces también se hacen rígidas y esquemáticas, lo que podemos llamar el "*síndrome del hito*", algo parecido a la división de la historia en antes y después de Cristo. Esto puede ser congruente con el marco de análisis de Thomas Kuhn (1971), quien supone que la ciencia de antes y después de una revolución no comparten conceptos ni hipótesis. La mayor parte de los trabajos que hacen menciones históricas sobre la biogeografía, hasta la década de 1960, generalmente encuentran su temática de investigación en Darwin y Wallace. Suponen que esta biogeografía es sustancialmente diferente de la predarwinista. Comenzar la historia de la biogeografía con Darwin y Wallace hace difícil apreciar sus contribuciones reales (Nelson, 1978). Varios autores del periodo darwiniano atribuyen muchas de las ideas de Darwin a la originalidad de él mismo. Nelson (1978) y Nelson y Platnick (1981) encuentran en Mayr una clara referencia de esto:

"Cuando el joven Darwin abordó el *Beagle* en 1931, tomó como hecho bien conocido que las floras y faunas de todas las regiones eran 'productos' de estas regiones y que las biotas deben sus características al medio físico local. Pero lo que él descubrió y nunca dejó de enfatizar fue totalmente diferente a sus preconcepciones. Por ejemplo: 'En el hemisferio sur, si comparamos grandes extensiones de tierra en Australia, Sudáfrica y el suroeste de Sudamérica, entre las latitudes de los 25 y 35 grados, encontraremos partes extremadamente semejantes en todas sus condiciones, pero no sería posible señalar tres faunas y floras más completamente disímiles...'. Estas observaciones, y otras que se han discutido recientemente, eliminaron para Darwin la idea de Buffon y otros pioneros, de que las floras y las faunas son 'producto de un país' o, como puede decirse hoy en día, que *los factores del medio físico determinan la composición de faunas y floras.*"

El fragmento resaltado muestra la equívoca interpretación de Mayr acerca de las ideas de Buffon y De Candolle, quienes se refirieron a las biotas como producto de una región en un sentido histórico, no por los factores físicos actuales.

### 2.1 LOS MARCOS DE REFERENCIA PARA INTERPRETAR LA IIISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA ACTUAL

En las corrientes contemporáneas de la filosofía de la ciencia se han propuesto diferentes marcos de referencia para entender cuáles son los factores que han operado en el desarrollo histórico de las ciencias. El interés de los historiadores de las ciencias es encontrar explicaciones al ¿por qué unas teorías fueron reemplazadas por otras?, ¿por qué el reemplazo ocurrió en ese momento histórico y no antes?, ¿por qué algunas teorías hoy aceptadas no prosperaron en otro

tiempo?, ¿cómo podemos estimar que una teoría científica se encuentre en pleno florecimiento o decadencia? Los historiadores de la ciencia contemporáneos han tratado de interpretar la historia de las ciencias más, que circunscribirse a la simple narración de los hechos.

Karl Popper (1962) propuso primero un esquema racionalista de las ciencias. En sus últimas propuestas, en cambio, Popper (1974) sugirió un esquema de análisis que se encuadra dentro de lo que hoy llaman epistemología evolutiva. Primero sugiere un criterio para deslindar el conocimiento científico del no-científico. Popper sugiere que la diferencia entre ciencia y no-ciencia recae en la posibilidad de someter a prueba sus hipótesis. Una hipótesis es científica si establece estrictamente qué evidencias la confirmarían y cuáles la refutarían. Cuando una teoría es refutada por un conjunto de evidencias contrarias a sus predicciones, se postula entonces una nueva teoría más consistente con las evidencias. Es así, según Popper, como unas teorías son reemplazadas por otras a través de la historia.

El esquema de Popper ha sido rechazado por otros autores como Thomas Kuhn e Imre Lakatos. Ambos destacan muchos ejemplos en la historia de las ciencias que indican que la mayor parte de las teorías tienen anomalías que las refutan y no por ello son descartadas. Más tarde, Popper propuso un esquema en el que sugiere que las teorías están sometidas a presiones de selección. De la misma manera que las especies son hostigadas por su entorno, el cual sólo permite que prosperen las más resistentes, muchas teorías que coexisten en el tiempo para explicar los mismos hechos son sometidas a la presión de la crítica. Sólo aquellas teorías resistentes a la crítica pueden prosperar en la comunidad científica. Hay muchas variantes dentro de la *epistemología evolutiva* que van desde si la selección natural sufrida por las teorías es igual a la del mundo orgánico hasta analogías más relajadas. Lo mismo que ocurre en la teoría de la evolución orgánica de nuestros días, en la epistemología evolutiva hay polémica en cuanto a cuáles son las fuerzas de selección y cuáles son las unidades que son seleccionadas. Recuérdese que dentro de la teoría de la evolución se ha discutido si lo que se seleccionan son los individuos, los genes, los grupos familiares o los demos, e incluso las especies, entre otras propuestas. De manera análoga, la epistemología evolucionista se pregunta sobre qué es lo que eliminan las fuerzas de selección en la ciencia, si son las hipótesis, o los trabajos producidos, o los mismos teóricos, entre otras propuestas. Eso ha dado muchos puntos de vista dentro de esa gran corriente.

Por otra parte, Thomas Kuhn sugirió que las ciencias pasan por diferentes periodos. Hay periodos de estabilidad en los que la comunidad científica adopta una teoría, con base en la cual produce investigaciones subsidiarias. Estas investigaciones particulares dan por hecho que la teoría es verdadera, de tal forma que si encuentra una o varias evidencias contradictorias a la teoría central, o *paradigma*, el investigador hará una explicación muy particular de esta anomalía respetando al paradigma. Estas son llamadas explicaciones *ad hoc*. Luego, en otra etapa, las ciencias llegan a acumular un gran número de anomalías que las hacen inoperantes. Entra entonces la ciencia en una etapa de revolución científica, que se caracteriza por una proliferación de hipótesis alternativas al paradigma que se ha puesto en duda. En una etapa posterior, una de las hipótesis alternativas se adopta como mejor que las otras y se convierte en la nueva teoría central o paradigma con la cual trabajará la comunidad científica, y así sucesivamente. Otros

rasgos importantes del esquema de Kuhn es que descarta el racionalismo de Popper; los paradigmas no son refutados por una anomalía, sino cuando varias anomalías se acumulan. Del mismo modo, los paradigmas de antes y después de una revolución no comparten los mismos conceptos ni estudian necesariamente los mismos hechos, ni aplican los mismos métodos. Por ello, afirma Kuhn, los paradigmas de antes y después de una revolución son *incommensurables*. Kuhn basa y aplica su esquema al desarrollo de la física y encuentra que la física de Galileo no es comparable a la de Aristóteles. Lo mismo sucede entre la física de Galileo, que fue reemplazada por la de Newton, y entre ésta y la física relativista de Einstein. En todos los casos Kuhn encuentra un reemplazo total de conceptos, métodos y el tipo de resultados a los que se llega. Por lo tanto, concluye Kuhn, la ciencia no es acumulativa, ni necesariamente su desarrollo es hacia la progresión del conocimiento. El estado de la ciencia actual no es el resultado del crecimiento del conocimiento de los científicos de todas las épocas.

Imre Lakatos (1978) desecha tanto el marco de análisis de Popper como el de Kuhn. Comparte las críticas de Kuhn hacia Popper y critica a Kuhn en relación con la inconmensurabilidad de los paradigmas y con la suposición de que dos paradigmas nunca coexisten en el tiempo. Fuera del caso de la física, no se encuentra esa desconexión entre los paradigmas señalada por Kuhn. Lakatos propone un esquema de análisis basado en el concepto de programa de investigación científica. Cada programa de investigación científica tiene tres elementos. Primero, un núcleo duro que es equivalente a la teoría central o paradigma de Kuhn (habría que hacer notar que Kuhn no es muy riguroso en su definición de paradigma y que algunos autores han encontrado más de 17 significados diferentes). La heurística positiva, que es el conjunto de lineamientos de investigación que permiten al científico postular predicciones, los medios de generación de hipótesis. Por último, la heurística negativa, que es un cinturón que protege a la teoría contra las refutaciones.

Se puede hablar, por ejemplo, de un programa de investigación adaptacionista dentro del campo de la evolución. Su núcleo lo constituye la explicación general que dice que cuando opera la selección natural los organismos desarrollan estructuras adaptadas al medio. Por lo tanto sus recursos heurísticos deben enfocarse a establecer la congruencia entre los rasgos de las estructuras y el medio. Por ejemplo, si el tamaño del cuerpo y de sus apéndices (e.g. patas, cola), en los homeotermos es una respuesta a la influencia de la temperatura del medio (se supone que un cuerpo más grande con apéndices pequeños expone una menor superficie de pérdida de calor) entonces esperaríamos que en los lugares fríos las razas de una misma especie fueran más grandes, con patas y cola más cortas. Así, bajo el programa adaptacionista, todo rasgo estructural, fisiológico o etológico, tiene una razón de ser de acuerdo con el medio que lo seleccionó. Si lo observado no obedece a la predicción hecha por la heurística positiva, entonces se hace una explicación adicional (explicaciones *ad hoc*), de tal manera que se concilie la anomalía con la teoría central. Es ahí donde actúa la heurística negativa como cinturón protector del núcleo duro. La heurística negativa establece lo que está prohibido para la teoría central; en el caso del programa adaptacionista, lo que está prohibido es que un organismo muestre estructuras que no tengan una función específica para sobrevivir al medio.

Lákatos propuso que los programas de investigación pueden ser progresivos o regresivos, de acuerdo con el balance que haya entre las predicciones que confirman la teoría y aquellas que la refutan, las cuales requerirán de la postulación de explicaciones *ad hoc*. Si un programa es exitosamente predictivo, entonces se puede calificar de *progresivo*. Si sus predicciones son frecuentemente refutadas y son más las contradicciones, el programa es entonces *regresivo*. El programa adaptacionista, por ejemplo, se ha enfrentado a muchas inconsistencias, algunas ya clásicas. ¿Cuál es la función de una nariz y un mentón prominentes en los humanos, que no poseen otros primates? Las anomalías que se le han acumulado al programa adaptacionista son muchas, eso lo califica como un programa progresivo, pero ni está muerto, como predice el esquema de Popper, ni la generación de otros programas alternativos ha reemplazado al adaptacionismo, como lo predice el esquema de Kuhn. El esquema de Lákatos permite la coexistencia de diferentes programas de investigación que atienden a problemas equivalentes. Tal es el caso de la biogeografía histórica actual, la cual está constituida por cuatro programas de investigación bien definidos, que comparten al menos parcialmente algunos conceptos y fundamentos. Por ello se ha adoptado aquí este marco de referencia como herramienta para analizar muy brevemente las raíces históricas de la biogeografía contemporánea.

Las propuestas para la historia de la biogeografía. Para el análisis histórico de la biogeografía, algunos autores recientes proponen que la biogeografía, como otras ciencias, ha pasado por tres etapas de desarrollo, que en orden son: (1) una etapa descriptiva, (2) una etapa narrativa, y (3) una etapa analítica (Ball, 1976; Simberloff, 1983; Humphries, 1982). La etapa descriptiva o empírica, según la concepción de Ball, consiste en la simple catalogación de distribuciones de taxa y el reconocimiento de regiones; los límites de éstas coinciden generalmente con zonas climáticas o con fronteras físicas abruptas: cordilleras, costas y riberas. Las regiones son válidas y relativamente permanentes para una multitud de organismos y, por lo tanto, son evidencia de que las floras y las faunas en la concepción de Buffon son reales. La biogeografía descriptiva sólo se ocupa de los datos básicos, que es una tarea importante, pero el valor heurístico de sus hipótesis puede descansar sobre una base puramente inductiva.

Para Ball (1976), con la biogeografía narrativa se marca el inicio de la biogeografía histórica. A la luz de una teoría evolutiva, la de Darwin, es posible suponer que la semejanza y disimilitud entre regiones es producto de eventos históricos y no sólo ecológicos, como se creía en la etapa descriptiva.

Las hipótesis narrativas, sin embargo, se han caracterizado por una carga excesiva de especulación; contienen una serie de suposiciones que en muchas ocasiones no son refutables (Popper, 1974). Ball (1976) citó como ejemplo de ello la discusión entre Omodeo (1963) y Gates (1966), acerca de la distribución de los oligoquetos terrestres del hemisferio norte. Muchas de estas lombrices de tierra muestran distribuciones anfiatlánticas. Omodeo descartó la posibilidad de dispersión pasiva y supuso que los lumbrícidos evolucionaron en Europa (donde muestran su mayor diversidad) y luego migraron a Norteamérica a través de un puente terrestre. Este puente existió en un tiempo suficientemente antiguo, lo necesario para permitir diferenciación específica. Gates en cambio propuso una historia diferente; él prefirió una explicación basada en la dispersión a gran distancia, resultante de la actividad humana de los últimos 400 años. Sin

embargo, cualquiera de las dos hipótesis están sustentadas en un exceso de imaginación de cada autor. Por ello la biogeografía narrativa es identificada por Ball como un ejemplo del racionalismo hegeliano: lo que es racional es verdadero y no necesita ser probado.

Según Ball (1976), la biogeografía analítica, como fase madura de la biogeografía, se desarrolla a partir del reemplazo de los métodos inductivos de generación y evaluación de hipótesis por métodos hipotético-deductivos. Las hipótesis de la biogeografía analítica son más restrictivas en sus supuestos y deben ser predictivas sin recurrir, en lo posible, al planteamiento de hipótesis *ad hoc*, una vez que se detectan anomalías.

El esquema de Ball es interesante, pero es peligroso de acuerdo con otros esquemas (Kuhn, 1971; Lákatos, 1978); implica un desarrollo evolutivo de las ciencias que conduce siempre y necesariamente hacia un estado de maduración. Si se reconstruye la historia de las ciencias a partir de este razonamiento lineal y progresivo, esperaríamos encontrar en las etapas más antiguas de las ciencias sus rasgos más primitivos. Sin embargo, lo que ocurre en la biogeografía actual es que encuentra una relación mayor en sus fundamentos con los de autores de hace 150 o 200 años que en los autores de hace 50 o 100 años. Patterson (1981) admitió el modelo de Ball, pero sólo hizo énfasis en las características de las biogeografías narrativa y analítica. Simberloff (1983) también hizo un análisis crítico de la biogeografía actual; al considerar que el enfoque de Ball es correcto, destacó que la biogeografía actual requiere de pruebas más rigurosas en sus hipótesis, para alcanzar su maduración y unificación como ciencia.

Nelson y Platnick (1984) propusieron también tres etapas en la historia de la biogeografía, pero éstas no son estrictamente equivalentes con las de Ball. Ellos reconocen los siguientes periodos: (1) clásico, (2) wallaceano y (3) moderno. En este trabajo se adopta este enfoque de modo aproximado. El objetivo es ubicar las raíces epistemológicas de la biogeografía histórica contemporánea, así como mostrar que la historia de la biogeografía ha experimentado competencia durante su desarrollo, entre las hipótesis y las teorías que intentan explicar la distribución geográfica de las especies. No se pretende suponer que esta competencia sea, como señala Crow (1988), una disputa entre posiciones diametralmente opuestas; entre los extremos de ciencia vs no ciencia, hipótesis refutables vs hipótesis narrativas o entre biogeografía histórica vs biogeografía ecológica.

Aquí se adoptarán las divisiones de Nelson y Platnick (1984) sin un orden cronológico estricto. La biogeografía predarwiniana se caracteriza como una etapa de proliferación de hipótesis acerca de la distribución geográfica de las especies; una etapa en la que se definen cuales son los patrones que debe reconocer y estudiar la biogeografía y su naturaleza. La biogeografía de Darwin-Wallace se caracteriza por un endurecimiento teórico, semejante al propuesto por Gould (1980) para la teoría sintética de la evolución. La posibilidad de discutir las hipótesis biogeográficas se oscurece en este periodo, por la adopción de una teoría que en apariencia explica prácticamente todo: la del centro de origen-dispersión. El periodo actual se caracteriza como una etapa en la que se retoman y discuten las teorías e hipótesis predarwinianas y darwinianas, se desarrollan nuevas propuestas metodológicas para evaluar hipótesis y se definen sus predicciones, sus capacidades de explicación o sus posibilidades de refutación. Con

principios mejor definidos se fundamentan nuevas teorías, cuyos métodos son más rigurosos y formales.

## 2.2. LA BIOGEOGRAFIA PREDARWINIANA.

La explicación de Linneo o la distribución de las especies según San Agustín. Nelson y Platnick (1981) señalaron a Carlos Linneo (1707-1778) como el autor que propuso formalmente, en el ámbito científico, la idea de la dispersión de todos los seres vivos a partir de un centro de origen único. Esta idea, con algunas modificaciones, dominó en los siguientes 200 años. Aun cuando Linneo no se propuso elaborar explicaciones biogeográficas (su trabajo trata fundamentalmente sobre sistemática) en unas cuantas líneas hace una explicación contundente:

*"Para entrar en el resto de este tema con la mayor brevedad como sea posible, yo pienso, sin gran peligro de error, en dejar sentado la siguiente proposición: que los continentes en las primeras edades del mundo yacían inmersos bajo el mar, excepto una sola isla enmedio del inmenso océano; donde todos los animales vivieron cómodamente, y todos los vegetales fueron producidos en la mayor exuberancia..." (1781: 77)*

Linneo estuvo conciente de que su explicación debía ser consistente con el hecho de la gran diversidad biológica; que debía considerar la existencia de organismos de los más variados requerimientos de clima. Tenía que tomar en cuenta dos condiciones extremas, climas cálidos y climas fríos:

*"Primero, debemos concebir el Paraíso situado sobre el Ecuador, y nada más es requisito para demostrar la posibilidad de estas dos condiciones indispensables, la de suponer una montaña muy elevada adornada por hermosas planicies" (1781: 90)*

Sin embargo, esta idea no es original de él. Para elaborar su explicación Linneo se basa en las observaciones hechas con anterioridad por Joseph Pitton de Tournefort, quien al parecer aporta evidencias acerca de esta "teoría":

*"Yo encuentro al pie del Monte Ararat aquellas plantas que fueron comunes en Armenia, un poco más adelante las que he visto antes en Italia; cuando he ascendido algo más arriba (he encontrado) tales vegetales como los que fueron comunes cerca de París; las plantas (propias) de Suecia ocuparon una región más elevada; pero los trechos más altos de las montañas, muy cercanos a la cima, fueron ocupados por las (plantas) nativas de Suiza y los Alpes." (1781: 91)*

Pero esta idea es aún más antigua y se arraiga en el conocimiento precientífico. Papavero (1989) encuentra una versión similar en la *Ciudad de Dios* de San Agustín (354-430), casi 1400 años antes. Papavero ubica las raíces de la idea del centro de origen-dispersión en la tradición Judeo-Cristiana que parte de la Biblia. Para San Agustín, el centro de dispersión de las especies se localizó en el Monte Ararat (donde se posó el Arca de Noé), que fuera una isla inmediatamente después del diluvio y de ahí se diseminaron a todo el mundo y formaron el patrón actual. Sin embargo, un problema que lo intrigó fue la existencia de las especies isleñas.

Hay una sola diferencia entre las explicaciones de Linneo y las de San Agustín. Linneo ubica el centro de origen de las distribuciones en el Edén, mientras que San Agustín lo ubica en los Montes de Ararat, en la Armenia o Turquía actuales, después del diluvio. Esta diferencia puede ser producto de una polémica antiquísima dentro del cristianismo. San Agustín simplemente hace una interpretación literal de la Biblia. Primero fueron creadas todas las cosas (Génesis), luego destruidas (Diluvio), de tal manera que la distribución actual de las especies tiene que ver directamente con su multiplicación y dispersión desde los Montes de Ararat. Una de las tantas discusiones suscitadas al interior de la tradición judeocristiana es que por la naturaleza misma de un dios perfecto, no se puede concebir que él mismo destruya su obra. Influido por esta idea, Linneo pensó que el origen de la distribución actual de los seres vivos se debió a su dispersión desde el Edén, lugar concebido como una enorme montaña con una gran variedad de climas.

Al hacer su análisis de la historia de las ideas biogeográficas, Nelson y Platnick (1981) plantearon una pregunta fundamentada en el criterio de demarcación de Popper (1962), entre lo que es el conocimiento científico y el que no lo es: ¿es refutable la hipótesis linneana del centro de origen-dispersión? Para ello resaltaron tres aspectos que deben tomarse en cuenta como posibles fuentes de evidencia para la evaluación de las hipótesis sobre la distribución geográfica de los seres vivos: (1) ¿qué especies existen?, (2) ¿dónde ocurren naturalmente las especies? y (3) ¿qué interrelaciones hay entre las especies (debidas a su pertenencia a clases taxonómicas, por ejemplo)? Estos son los tres aspectos centrales de la biogeografía del endemismo: *Cuales, Dónde y Por qué las especies se distribuyen donde se hallan*. Nelson y Platnick (1981) dividieron la idea de Linneo en una hipótesis central y dos hipótesis auxiliares:

**Hipótesis central:** (a) las especies aparecen en un lugar particular, y (b) de ahí se dispersan a otros lugares de la tierra.

**Hipótesis auxiliares:** (1) todas las especies aparecieron en el mismo lugar y al mismo tiempo, (2) todos los continentes tienen la misma edad.

Existen tres posibilidades de refutación (Nelson y Platnick, 1981). Las primeras dos corresponden a la refutación de las hipótesis auxiliares. Esto implica la dificultad de conocer la edad de las especies y la no menos laboriosa tarea, aunque factible, de conocer si todos los continentes tienen la misma edad. Supóngase que se logra saber que no todas las especies tienen la misma edad o que no todos los continentes tienen la misma edad. Aun bajo estas dos posibilidades de refutación para las hipótesis auxiliares, la hipótesis central puede mantenerse con pocas modificaciones:

- (a) Las especies aparecen en un lugar (por algún proceso causal) y,
- (b) de ahí se dispersan a otros lugares (por algún proceso causal).

Bajo esta hipótesis, no importa si las especies aparecen o no al mismo tiempo. El lugar de origen de las especies puede estar en permanente producción y salva esa dificultad. Es de esta forma como sería concebida por Darwin.

La tercera posibilidad de refutación corresponde a una predicción lógica que se deriva de la hipótesis de Linneo: lugares con las mismas condiciones físicas deben estar habitados por las mismas especies. Lamentablemente, Linneo no tuvo oportunidad de detenerse en reflexionar sobre las implicaciones y predicciones de su hipótesis, pues tuvo una idea simplista sobre la similitud biológica y su interpretación en términos de proceso. Su obra sólo incluyó unos pocos cientos de especies, en su mayoría europeas y de áreas vecinas a Europa. Quien notó esa anomalía fue su contemporáneo George Leclerc Conde de Buffon.

**La ley de Buffon.** Buffon (1707-1788) es más conocido en nuestros días por su obra *Historia Natural, General y Particular* compuesta de varios volúmenes, en los que hace una descripción de los vertebrados del mundo conocidos hasta entonces. Pero su principal contribución a la biogeografía, muy popular en el período predarwiniano, radica en un descubrimiento cuando compara las especies tropicales del viejo y el nuevo mundo. Buffon encontró:

"un hecho general, que primero parece muy extraño y no habíamos sospechado antes, es que no hay especies de la zona tórrida en un continente que se encuentren en otro" (1761, *In* Nelson y Platnick, 1981: 361).

Según la explicación linneana, bajo las mismas condiciones físicas, diferentes lugares deberían tener las mismas especies. Buffon se refirió a esta anomalía (de que hay diferentes especies de mamíferos en diferentes lugares dentro de la zona tropical) como una "ley general". Durante los siguientes 50 años, esta ley general fue confirmada por Alexander von Humboldt (1769-1859) en plantas, Pierre Latreille (1762-1833) con insectos y por George Cuvier (1769-1832) en reptiles. Todos los casos mostraron el mismo patrón. Humboldt calificó este hecho como una ley general, que en adelante se popularizó como la *Ley de Buffon*:

*Las áreas tropicales del Viejo y el Nuevo Mundo no comparten especies en común.*

Con todas las evidencias de su descubrimiento, Buffon podía poner en duda la idea del centro de origen-dispersión, sin embargo no lo hizo. El parecía estar convencido de que el viejo mundo fue el área fuente de donde partieron originalmente las especies que ahora habitan el nuevo mundo. ¿Por qué entonces son diferentes las especies del nuevo y el viejo mundo? De lo que dudaba Buffon era que todas las especies hayan permanecido inmutables desde su origen, cosa que desde luego fue un tema de debate desde la antigüedad (Papavero y Balsa, 1986):

"Y cuando, por las revoluciones del globo o por la fuerza de los humanos, los animales son forzados a abandonar sus lugares nativos -cuando ellos han sido cazados o relegados a climas distantes-, su naturaleza sufre alteraciones tan grandes y profundas que no son reconocibles a primera vista; para reconocerlos se requiere la más atenta inspección, experimentación y analogía" (1766: 316; *In* Nelson y Platnick, 1981: 362).

De esta forma, los factores externos que ocurren en Sudamérica podrían ser diferentes de los de África. Nelson y Platnick (1981) destacaron dos aspectos interesantes en el razonamiento de Buffon. Primero, él comenzó con la idea de que las condiciones físicas de África son semejantes a las de Sudamérica: ambas áreas localizadas entre los trópicos, son extensas y están cubiertas por bosques lluviosos. Por lo tanto, él esperaba que las dos áreas estuvieran habitadas por las mismas especies. Una vez que estudió los hechos, encontró que no

hay una sola especie de mamífero común a ambas áreas. Luego, concluyó él, algunas condiciones deben ser diferentes, después de todo.

**Las regiones biogeográficas de De Candolle.** El apellido De Candolle es muy conocido entre los botánicos. Alfonso De Candolle editó a fines del siglo pasado una serie de monografías taxonómicas de familias y géneros de plantas. Su padre, Agustín De Candolle, hizo contribuciones importantes a la biogeografía y a la climatología en dos obras importantes: el *Prodromus* y *Essai sur Geographie Botanique*. Los conceptos modernos de endemismo y región son atribuidos a él. Otros conceptos que no están en uso actualmente -*estación* y *habitación*- fueron muy utilizados por los naturalistas del siglo pasado, aun cuando no le dieron el crédito respectivo (claro está que la costumbre de citar las fuentes no era una práctica usual en los siglos pasados). Nelson y Platnick (1981) lo ubicaron como el autor que hizo primero la distinción entre las dos grandes disciplinas de la biogeografía: histórica (biogeografía de las habitaciones) y ecológica (biogeografía de las estaciones).

El ensayo de De Candolle está dividido en tres partes: (1) la influencia de los elementos externos, (2) la relación entre los elementos externos y el estudio de las estaciones y, (3) el estudio de las habitaciones. En la primera parte, De Candolle consideró cinco elementos externos y su efecto sobre las plantas: temperatura, luz, agua, suelo y atmósfera. En relación con las estaciones y habitaciones, De Candolle dijo:

"Por el término *estación* yo entiendo la naturaleza especial de la localidad en la que cada especie acostumbra crecer; y por *habitación*, una indicación general del país en donde la planta es nativa. El término *estación* se relaciona esencialmente con el clima; el terreno de un lugar dado; el término *habitación* se relaciona con circunstancias geográficas y geológicas. La estación de *Salicornia* está en los pantanos salados; el del *Ranunculus* acuático, en aguas dulces estancadas. Las habitaciones de ambos se encuentran en Europa... El estudio de las estaciones es, por así decirlo, la topografía botánica; el estudio de las habitaciones, la geografía botánica." (1820: 383; *In* Nelson y Platnick 1981: 364).

En la actualidad los términos de estación y habitación no son usados; esta combinación de definiciones es usada por primera vez por De Candolle. Pero, no obstante la afirmación de Nelson y Platnick (1981), el término estación, tal como lo define De Candolle, es usado también por Darwin (ver por ejemplo el capítulo 12 del *Origen de las Especies*, en su descripción del tercer hecho, el cual se cita más adelante). Alfred Wallace (1823-1913) también usó ambos términos, pero abrevió *habitación* a *hábitat*, que más adelante se entendió en sentido diferente. El significado dado por Wallace corresponde más bien a lo que De Candolle llamó *estación* (Nelson y Platnick, 1981).

La posibilidad de explicar la distribución geográfica en términos de historia, no se da a partir de la teoría evolutiva de Darwin, como sugiere Bail (1976), las ideas básicas aparecieron mucho antes. De acuerdo con Nelson (1978) y Nelson y Platnick (1981) la distinción que hace De Candolle entre estaciones y habitaciones es, en ese sentido, aún más importante. El distinguí estos dos hechos como producto de causas diferentes:

"Las estaciones están determinadas únicamente por causas físicas que actualmente operan, y ... las habitaciones están probablemente determinadas en parte por causas geológicas que ya no existen ahora." (1820: 413; *In* Nelson y Platnick, 1981: 365).

De acuerdo con Nelson (1978) y Nelson y Platnick (1981), De Candolle hizo una distinción clara, y para su tiempo provocativa, respecto al papel que pueden jugar los procesos actuales (ecológicos) y los procesos geohistóricos sobre la distribución de las especies. Pero las contribuciones de De Candolle a la biogeografía van más allá: él reconoció que hay un gran número de especies que le dan identidad a las áreas que ocupan -*especies endémicas*- y las llamó *especies aborígenes*:

"Por todos estos hechos, uno puede deducir que hay *regiones botánicas*; por este término denoto cualquier área que, con excepción de especies introducidas, tienen un cierto número de plantas que le son propias y que pueden ser llamadas realmente aborígenes." (1820: 410, *In* Nelson y Platnick, 1981: 367).

La idea de De Candolle es aún más general que la de Buffon; consideró que pueden existir diferencias no sólo entre África y Sudamérica, sino que el hecho del endemismo congruente es aún más común y denota diferencias entre áreas más pequeñas, no necesariamente separadas por grandes trechos de mar. Agustín De Candolle, propuso 20 regiones botánicas:

"(1) norte de Asia, Europa y América; (2) Europa, al sur de la región 1, y norte del Mediterráneo; (3) Siberia; (4) el área Mediterránea; (5) este de Europa hasta los mares Negro y Caspio; (6) India; (7) China, Indochina y Japón; (8) Australia; (9) Sudáfrica; (10) este de África; (11) oeste tropical de África; (12) Islas Canarias; (13) norte de Estados Unidos; (14) costa noroeste de Norteamérica; (15) las Antillas; (16) México; (17) América Tropical; (18) Chile; (19) sur de Brasil y Argentina; (20) Tierra del Fuego." (1820: 411, *In* Nelson y Platnick, 1981).

En trabajos posteriores, Alphonse De Candolle subdividió algunas de esas regiones. Para De Candolle padre, las *regiones botánicas*, no eran otra cosa que las *habitaciones*, lo que en la actualidad puede equipararse a las áreas de endemismo en las que debe basar su estudio la biogeografía histórica.

El descubrimiento de De Candolle contradujo la hipótesis linneana; de hecho él fue consciente de las implicaciones de su descubrimiento:

"Los primeros exploradores siempre pensaron que encontraban las plantas de sus hogares en países lejanos, y ellos se deleitaron dándoles los mismos nombres. Pero tantos especímenes como ellos vieron, fueron llevados a su regreso a Europa, (y) la ilusión se disipó para la vasta mayoría de las especies de plantas. Aun cuando el examen de especímenes secos deja alguna duda, la investigación hortícola generalmente remueve las dudas, dejando sólo una pequeña fracción de especies comunes a regiones diferentes." (1820: 403, *In* Nelson y Platnick, 1981)

Lo anterior puede resumirse como un principio de mayor nivel de universalidad que la ley de Buffon: las especies de distribución restringida son la regla, las de distribución amplia son la excepción. Este principio es aplicable no sólo para comparar al viejo y al nuevo mundo, se puede aplicar también para comparar cualquier par de áreas geográficas o regiones y funciona tanto para el tamaño de las áreas (las especies estenócoras son más numerosas que las eurícoras, ver figura 2.1), como para la particularidad geográfica de las especies (las especies endémicas

son más numerosas que las cosmopolitas, o más estrictamente, que las pandémicas (ver figura 2.2). Es necesario hacer tal distinción señalada por Rapoport (1975), ya que, aunque casi siempre hay correspondencia entre ambos criterios, no siempre es cierto que las especies con áreas de distribución pequeña (estenócoras) sean necesariamente endémicas. Este es el caso de las especies relictuales con distribución disyunta. El endemismo, tal como es definido por De Candolle, se entiende como singularidad. Las especies endémicas son especies típicas o características de un área geográfica. En este sentido, el concepto de *endemismo* puede ser operativo, según la escala geográfica que se considere (fig. 2.2).

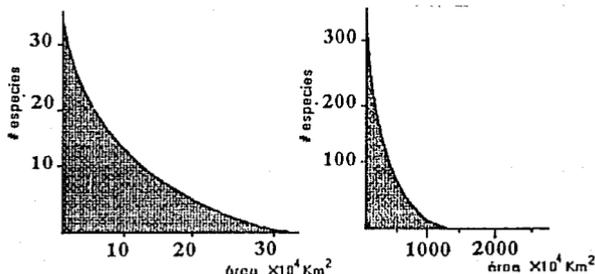


FIGURA 2.1 Dos patrones biogeográficos que muestran el comportamiento de las áreas de distribución de especies del género *Bursera* (izquierda; redibujado de Kohlman y Sánchez, 1984) y de las especies de mamíferos de Norteamérica construidos con los datos de Hall y Kelson (1959) (derecha; redibujado de Rapoport, 1975). En ambos casos se observa un mayor número de especies con áreas de distribución pequeñas.

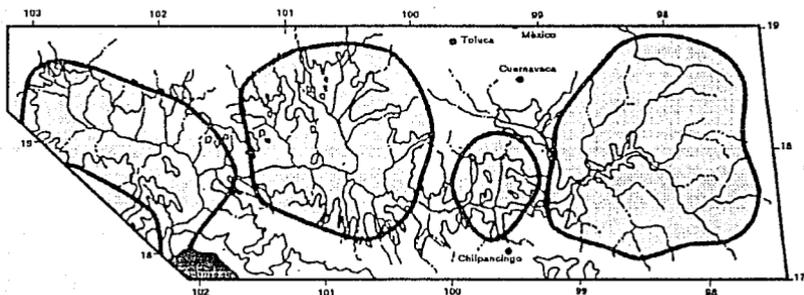


FIGURA 2.2. Áreas de endemismo del género *Bursera* en la Cuenca del Río Balsas, con base en los datos de Toledo (1982). Generalmente se ha considerado a esta cuenca como un área simple; el "centro de dispersión" del género. De acuerdo con los datos de Toledo, la Cuenca es más compleja biogeográficamente y pueden reconocerse por lo menos cuatro áreas de endemismo.

El papel de la dispersión en la biogeografía predarwiniana. Existen algunas diferencias de fondo en el pensamiento de De Candolle, en comparación con los de Linneo y Buffon. La diferencia radica en cómo explica cada autor la existencia de especies cosmopolitas y en el peso que da cada uno a la dispersión como proceso causal. Al menos para De Candolle y Buffon es claro que esta "pequeña fracción de especies comunes a regiones diferentes", resultan ser una anomalía en el contexto de sus observaciones. Mientras que Linneo supuso que la dispersión desde el Edén explicaría "todas" las distribuciones actuales de los organismos, De Candolle creyó en cambio que la dispersión de una región a otra, explicaría la existencia de esa "pequeña fracción" de especies cosmopolitas. Por otra parte, las discusiones de De Candolle contradijeron las explicaciones de Buffon. Para Buffon la dispersión de los organismos les permitiría colonizar nuevas áreas con condiciones diferentes y, por ello, crearía la posibilidad de su cambio o evolución hacia especies diferentes. Por lo tanto, para Buffon, la dispersión explicaría por qué hay diferentes especies en áreas distintas; para De Candolle y Linneo, la dispersión explicaría por qué existen las mismas especies en áreas diferentes.

**La biogeografía causal.** El pensamiento de De Candolle indudablemente tuvo un fuerte impacto sobre los autores ingleses del siglo pasado, aun cuando no se refieren a él frecuentemente. Sin embargo, el significado de sus descubrimientos fue interpretado libremente por cada autor. En las ideas de De Candolle subyace la idea de que las áreas de endemismo implican una historia común para los endemitas que habitan en una misma área; significa la operación de un proceso histórico común. De Candolle sugirió que el endemismo congruente de un área significaba una historia independiente de otra área, y que sólo es válida para el conjunto de endemitas que habitan una región. Charles Lyell interpretó en sus "*Principios de Geología*" que las regiones botánicas de De Candolle representaban, por lo anterior, centros múltiples de "creación". Aun así, la idea de creación vertida por Lyell no implicaba creación a partir de la nada sino de especies que generan a otras especies, lo cual implica evolución; sin embargo, la idea de centros múltiples de creación fue duramente criticada por Darwin en el capítulo 12 del *Origen de las Especies*.

Joseph D. Hooker y Philip Sclater, en cambio, hicieron énfasis en un aspecto complementario que se deriva del pensamiento de De Candolle y Lyell, y aun con algunas partes del pensamiento de Darwin sobre la geografía de las especies (como se verá más adelante): existen similitudes y afinidades diferenciales entre las distintas áreas de endemismo o regiones. Brundin (1988) consideró a Hooker como el "fundador" de la biogeografía causal. Hooker regresó a Inglaterra en 1843 con una gran colección de especímenes de plantas y notas de su viaje a la Antártida. Los resultados y conclusiones de su viaje fueron publicados en la *Flora Antartica*, entre 1844 y 1847, en la *Flora Nova Zelandiae*, entre 1853 y 1855 y en la *Flora Tasmaniae*, entre 1855 y 1860 (Brundin, 1988). Sus contribuciones son fundamentalmente taxonómicas, pero en sus ensayos hace introducciones de gran interés biogeográfico:

"Aquí hay suficiente para mostrar que muchas de las particularidades de cada una de las tres grandes áreas de la Tierra en las latitudes del Sur son representativas, efectuando una interrelación tan fuerte que prevalece a través de las tierras en el Artico y las zonas templadas del Norte, y que no son explicadas por cualquier teoría de transporte o variación, pero que es congruente con la hipótesis de que todos vienen a ser miembros de una flora alguna vez más extensa que ha sido partida por causas geológicas y climáticas." (In Brundin, 1988: 343).

Hooker hizo investigaciones cuidadosas sobre los mecanismos de dispersión de los taxa recolectados y, con base en ello, concluyó que la dispersión, como factor determinante de la distribución actual de las especies no era importante. Al estudiar Hooker "la afinidad botánica" entre los continentes sureños, sobre la base de interrelaciones de géneros en dos o más de estos continentes, y sugerir hipótesis de áreas ancestrales grandes, hoy divididas, aplicó los principios básicos de la biogeografía de la vicariancia (Brundin, 1988).

Sin embargo, habrían de aparecer Darwin y Wallace, ejerciendo una gran autoridad en la comunidad científica de su tiempo, para oponerse a las importantes ideas de Hooker. La relación entre Hooker y Darwin en el siglo pasado puede ser semejante a la que narra Gould (1980) entre Sewall Wright y Ernst Mayr durante la síntesis evolutiva. Al igual que Wright, Hooker terminó siendo absorbido por la teoría opuesta, en su caso la biogeografía de Darwin-Wallace; irónicamente, el Hooker de 1882 ya había adoptado totalmente las explicaciones de la teoría opositora (Brundin, 1988).

En una situación semejante se vio involucrado Philip Sclater. En 1858, un año antes de la aparición del *Origen de las Especies*, él escribía lo siguiente:

"Un problema importante en la Historia Natural, y uno que hasta ahora ha sido poco discutido, es que se han buscado las divisiones naturales primarias de la superficie de la tierra, tomando en cuenta la similitud o disimilitud de la vida organizada únicamente como nuestra gafa.

El mundo está mapeado en tantas posiciones, de acuerdo con la latitud y la longitud, y se hace un intento para dar las principales características distintivas de la Fauna y la Flora de cada una de estas divisiones; pero se da poca o ninguna atención al hecho de que dos o más de estas divisiones pueden tener relaciones más estrechas entre sí que con una tercera cualquiera." (In Nelson y Platnick, 1981).

Sclater fue muy vago en su noción acerca de las "áreas", en relación con las nociones de Candolle, en tanto que las delimitó por latitud y longitud. Tanto Sclater como Hooker tuvieron problemas en la búsqueda de interrelaciones de áreas, ya que las indagaron a partir de simple similitud-disimilitud. Las dos contribuciones fundamentales de la biogeografía predarwiniana fueron por un lado las generalizaciones acerca de la distribución de las especies desde la ley de Buffon hasta el principio general de De Candolle; por otro lado, el planteamiento de la posibilidad de interrelaciones entre las áreas biogeográficas. La biogeografía de Darwin y Wallace empleó de forma implícita los conceptos de interrelación entre áreas; Darwin sentó, quizá sin mucha conciencia de ello, las bases teóricas sobre las que se desarrolla el método actual de la biogeografía histórica. Al abordar el problema del parecido entre las áreas se preguntó cómo buscar las interrelaciones entre ellas, y dio la siguiente pauta:

"Vemos en estos hechos algún vínculo orgánico, en todo el espacio y el tiempo, por sobre las mismas zonas de tierra y agua, independientemente de las condiciones físicas. Tendrá que ser muy indiferente el naturalista que no se sienta empujado a inquirir cuál es ese vínculo. El vínculo es simplemente la herencia, la herencia es la única causa que, hasta donde lo sabemos positivamente, produce organismos completamente iguales o, como en el caso de las variedades, muy parecidos... Mediante este principio de herencia con modificación podemos entender cómo es que secciones de géneros, géneros enteros y aun familias están confinadas en las mismas zonas, según es notorio que ocurre." (Darwin, 1859: 266).

De acuerdo con Darwin, bajo el principio de herencia con modificación de los organismos, se pueden inferir las interrelaciones entre especies y, bajo este mismo razonamiento, se pueden descubrir interrelaciones entre las áreas de endemismo. Sin embargo, este problema sólo fue postulado de modo marginal por Darwin y prácticamente nunca lo desarrolló; ni él ni Wallace. Paradójicamente en los capítulos 12 y 13 del *Origen de las Especies* que dedicó a la biogeografía, hizo un desarrollo más detallado para explicar las "excepciones" a sus hipótesis y teoría. Tales excepciones o anomalías en la obra de Darwin fueron las distribuciones transpácificas y las biotas isleñas.

### 2.3. LA BIOGEOGRAFIA DE DARWIN-WALLACE.

**Darwin: tres hechos irrefutables.** Darwin construyó sus argumentos sobre la biogeografía de las especies a partir de tres hechos que consideró irrefutables:

"... el primer gran hecho que nos llama la atención es que ni la similitud ni la disimilitud de los habitantes de varias regiones puede ser explicada totalmente por cambios climáticos y otras condiciones físicas." (1859: 264)

"Un segundo hecho que llama la atención en nuestra revisión general es que las barreras de toda clase u obstáculos para la migración libre, están relacionadas de un modo estrecho e importante con las diferencias que existen entre las producciones de diversas comarcas." (1859: 264).

"Un tercer gran hecho, ..., es la afinidad de las producciones del mismo continente o del mismo mar, aunque las propias especies sean distintas en puntos y estaciones diferentes. Es una ley de las más generales, y cada continente ofrece innumerables ejemplos de ello." (1859: 265).

Como se ve en los dos primeros hechos, Darwin simplemente aceptó las ideas decandoleanas acerca de la existencia de las habitaciones; éstas no son un razonamiento original de Darwin. El tercer hecho, en cambio, constituye una proposición teórica que fue fundamental para la biogeografía de los siguientes cien años: propuso que los patrones se debían a dispersión. Con el tercer hecho, Darwin estableció el cinturón protector de su teoría: niega de antemano que un par de regiones o áreas de continentes diferentes pudieran estar más relacionadas entre sí que con cualquier área de otro continente distinto. Así, las interrelaciones sólo podrán establecerse entre áreas del mismo continente. Por eso sus "tres hechos" se pueden entender como dos hechos y una hipótesis protectora.

La temática dispersionista que dominó las explicaciones en la biogeografía histórica durante el periodo wallaceano (1860 - 1970), sostuvo que las biotas son producto de sucesivas o progresivas dispersiones a través de barreras normalmente infranqueables. Según las ideas wallaceanas, existen rutas de dispersión comunes, trayectorias coincidentes de dispersión determinadas por migración, o por factores extrínsecos que actúan sobre estructuras especializadas para la dispersión, a través de una geografía estable en sus principales rasgos, es decir, desplazamientos masivos de individuos de una población bajo una disposición continental y oceánica permanente. Estas fuerzas dispersoras (viento, corrientes marinas, por ejemplo), combinadas con las fuerzas limitantes o barreras distribucionales, como cordilleras, brazos de

mar y desiertos, dan homogeneidad a las regiones, según el paradigma dispersionista. Pero ¿cabe esperar bajo este mecanismo áreas de endemismo con alta diversidad y conformadas por elementos de diferentes edades y capacidades de dispersión?

Para responder a esta pregunta el dispersionismo invocó eventos espectaculares de dispersión masiva a través de barreras oceánicas, y otros autores conjugaron expansiones de área con sucesos geológicos totalmente improbables, como la emersión y hundimiento de puentes que conectaron ocasionalmente a los continentes, permitiendo así irrupciones explosivas de especies de un continente a otro. Habría que aclarar, sin embargo, que la biogeografía estrictamente darwiniana sólo se basó en la dispersión accidental como mecanismo de conformación de patrones de distribución. Darwin fue escéptico para aceptar la idea de movimientos continentales o la existencia de puentes intercontinentales.

Así, los dos principios fundamentales del programa dispersionista fueron: a) la historia de las regiones, consiste en grandes integraciones de biotas alocrónicas y de procedencia diversa o reemplazamientos de una biota dominante por otra antigua, y b) por lo tanto, el origen de las especies que conforman las biotas se localizan en unos pocos, si no es que uno solo, centros de origen.

**Wallace: sólo seis regiones.** Wallace (1876) basó su división del mundo en regiones biogeográficas en el trabajo de regionalización de Selater (1858). A diferencia de De Candolle, Wallace sólo reconoció la existencia de seis regiones biogeográficas: Neártica, Paleártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana. Algo similar a Darwin, los nexos entre las regiones de Wallace se fundamentaron en interrelaciones históricas producidas por diferentes medios de dispersión de los organismos. Los centros de origen y rutas de migración entre las diferentes áreas biogeográficas se localizaron y trazaron bajo las ideas de Lyell y otros geólogos que creyeron que los continentes eran fijos. Esa idea fue heredada a sus seguidores en este siglo (Matthew, 1915; Darlington, 1957; Mayr, 1963; Simpson, 1965). Entonces el dispersionismo basó sus explicaciones bajo el concepto de espacio absoluto; las áreas de endemismo venían a ser recipientes que podían ser llenados por especies que procedían de otros lugares.

**Área, Clima y Evolución.** El programa dispersionista avanzó durante este siglo bajo la tarea de buscar centros de origen y rutas de dispersión. El hecho de que muchos taxa muestran gradientes de riqueza, uno o varios sitios de su área de distribución que presentan alta "densidad de especies" o de géneros, fue evidencia suficiente para suponer que los centros de origen eran posibles de ubicar. En general, para muchas especies de plantas y animales, los sitios de mayor riqueza de especies se localizaron dentro de los trópicos.

Para Darwin y Wallace, los centros de origen se localizaron posiblemente en Eurasia donde se generan las especies que ocupan todas las regiones de la tierra. ¿Por qué ahí precisamente? Ellos pensaron que se debía a la inestabilidad ambiental que impera en esas zonas y a que sus poblaciones son más grandes y tienen un área de distribución mayor, lo que favorecía la formación de especies o linajes dominantes. A mayor área las poblaciones son más grandes, y la competencia aumenta, por lo tanto las especies que se generan ahí serán más

agresivas y por ende más dominantes. Estas nuevas especies desplazarían a las más antiguas y primitivas, las cuales tenderían a migrar hacia los trópicos, donde habría mayor cantidad de recursos, por lo que la competencia sería mínima y permitiría su coexistencia con un mayor número de especies. Matthew (1939) le dio un peso fundamental al clima como promotor de especies dominantes; es el clima el que, al ser más variable, determina que las condiciones de supervivencia sean más severas y se generan formas mejor adaptadas. Darlington (1957) encontró que las formas más grandes de mamíferos se localizan en África, por lo que supone que los climas estables favorecen la producción de formas dominantes.

#### 2.4. LA BIOGEOGRAFIA CONTEMPORANEA.

A mitad de este siglo ocurrieron tres sucesos que convergieron hacia el origen de la *Biogeografía por Vicariancia*, como un nuevo paradigma de la biogeografía histórica: (1) el desarrollo de la sistemática filogenética, iniciada por Willi Hennig, (2) el desarrollo de la teoría de la deriva continental, hasta su aceptación plena en la década de 1970, con la formulación de una teoría de tectónica de placas global para explicar, entre otros grandes rasgos de la superficie terrestre, la expansión del suelo oceánico y (3) el papel de crítico severo que jugó León Croizat para el dispersionismo, así como sus proposiciones conceptuales y metodológicas. Estos tres acontecimientos convergieron en bases epistemológicas hacia la síntesis de la biogeografía de la vicariancia, que nace prácticamente a partir de los trabajos de Croizat, Nelson, Rosen y Platnick (Bueno y Llorente, 1991) y se desarrolló metodológicamente más tarde con la participación de otros autores importantes como Wiley, Humphries, Parenti, Patterson, Brooks, Cracraft, Zandee, Roos y Page. Más adelante aconteció la separación de Croizat (1982) por su ruta metodológica original, la de la *pan-biogeografía*. Poco tiempo después continuó con la de sus seguidores neozelandeses, quienes formalizaron sus conceptos y método.

**La sistemática filogenética de Willi Hennig.** En la década de 1950 apareció una obra que generaría un programa de investigación en torno a ella. Se trata de los *Fundamentos para una Sistemática Filogenética*, del entomólogo alemán Willi Hennig, de la que se hicieron "traducciones" del alemán al inglés en 1966 y al español en 1968. Hennig planteó en su obra que el objetivo de una sistemática filogenética debe ser la construcción de un sistema de referencia que refleje principalmente las relaciones filogenéticas de parentesco. Por parentesco filogenético, Hennig (1968) entendió a las relaciones genealógicas que existen entre organismos o grupos de organismos o especies.

Hennig (1968) hizo una distinción entre las relaciones de parentesco y las de *semejanza*; sobre estas últimas se construye otra escuela de la taxonomía, la *fenética*. Para la fenética, el objetivo central es la indagación de las relaciones que se dan entre los organismos, con base en su similitud total; para Hennig, las relaciones de parentesco deben buscarse solamente a partir de caracteres homólogos derivados (que él denominó *sinapomorfías*) y deben distinguirse de aquellos caracteres que no se adquieren por herencia inmediata, sino por evolución convergente o paralela (homoplasias, ver capítulo 4) o bien de las homoplasias antiguas (simplesiomorfías).

La escuela fundada por Hennig es esencialmente deductiva, de hecho una matriz de estados de carácter no representa otra cosa que un conjunto de hipótesis de ancestría-descendencia entre estados de carácter. Se puede asignar un cero a los estados hipotéticamente primitivos y un uno a los hipotéticamente derivados. Pero hay que resaltar que la escuela de Hennig supone ancestría-descendencia entre estados de carácter, con el propósito de reconocer la jerarquía de sinapomorfías que permitan reconocer los taxa hermanos; nunca construye hipótesis de ancestría-descendencia, directamente, entre especies o taxa supraespecíficos, que es el procedimiento propio de la sistemática *evolucionista* o *gradista*.

Las conclusiones a que accede la sistemática filogenética de Hennig, hoy conocida también como *cladista*, son fundamentalmente de ancestría común inmediata (taxa hermanos). Esto ha generado una polémica hacia dentro y fuera de la escuela cladista. Los llamados cladistas transformados o "cladistas de patrón", suponen que los cladogramas sólo representan el patrón de relación más coherente de acuerdo con la distribución de estados de carácter, pero que ello no implica la posibilidad de explicar los cladogramas en términos de historias evolutivas. La figura 2.3 muestra que para un mismo patrón de interrelación pueden haber al menos cinco diferentes historias evolutivas posibles. Las interpretaciones más simplistas de esta polémica han concluido en que los cladistas de patrón "niegan la evolución". La explicación más probable invade el terreno del psicologismo en la ciencia; el conflicto no es entre cladistas y evolución, sino entre cladistas y neodarwinismo. Nelson y Platnick (1981) establecieron que las relaciones inferidas a partir de cladogramas no necesitan ser congruentes con los modos de especiación propuestos hasta ahora, es decir, los del neodarwinismo.

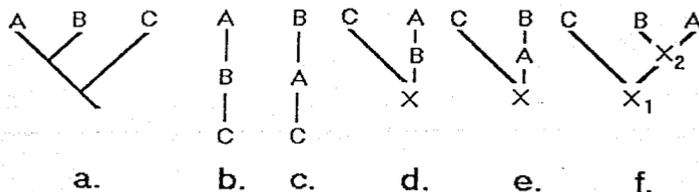


FIGURA 2.3 El patrón mostrado por el cladograma a puede ser el resultado de al menos cinco rutas evolutivas diferentes (b-f). La ruta b, indica que el taxón C dio origen a B y éste después dio origen a A; la ruta c muestra al mismo taxón C, del cual procede el taxón A y luego aparece B; en la ruta d, un taxón X diverge para formar C y B, luego B origina a A; en la ruta e, el antecesor X se diferencia en C y A, y después A forma a B; en el último caso, ruta f, un antecesor  $X_1$  diverge hacia  $X_2$  y C, después  $X_2$  diverge hacia A y B. Todas las rutas expuestas implican que A y B están más relacionados entre sí, que cualquiera de los dos con C.

Los continentes se mueven. El segundo suceso que alentó el desarrollo de la biogeografía de la vicariancia fue la aceptación, a finales de la década de 1960 y principios de 1970, de la teoría de la tectónica de placas global como paradigma de la geología contemporánea. Durante todo el periodo wallaceano, las explicaciones acerca de los patrones de distribución geográfica de los taxa estuvieron basadas en la dispersión, que representó el argumento más razonable si se considera que las limitantes del fijismo de los continentes dominaron a la geología hasta 1960. Así, las explicaciones biogeográficas tuvieron que supeditarse a las teorías geológicas que imperaron en ese tiempo, para las que, al fin y al cabo, la posición de los continentes no constituía un problema que tuviera que atender la geología.

La tectónica de placas fue una propuesta de la geología para explicar los rasgos tectónicos más notables del globo terráqueo: continentes, océanos, grandes cadenas montañosas y volcánicas; éstos tienen implicaciones biogeográficas importantes. El descubrimiento de distribuciones disyuntas transatlánticas de taxa fósiles y de taxa hermanos actuales, formularon implícitamente preguntas significativas. ¿Es razonable suponer, sobre las bases teóricas de Darwin, Wallace y seguidores, que los *Mesosaurus* migraran desde el centro del África a través de toda Asia, o Europa, hacia América del Norte, cruzaran un Istmo de Panamá que probablemente no existió en ese tiempo, establecerse exclusivamente en la Amazonia y no sufrir ningún cambio evolutivo en su largo trayecto milenario? (figura 2.4). Este tipo de distribuciones llevaron a Wegener a la proposición de su teoría de la deriva continental en 1915.



FIGURA 2.4. Área de distribución del registro fósil del *Mesosaurus*, un reptil paleozoico que, se presume, habitó aguas someras. Su capacidad de dispersión se presume también limitada, por lo tanto no se puede aceptar que su distribución se haya debido a su dispersión a través del Atlántico. Redibujado de Hallam (1972).

No fue Wegener el primero en plantear la movilidad de los continentes. Antes, Francis Bacon, en el siglo XVIII, hizo énfasis en la concordancia entre las costas atlánticas de Sudamérica y África. Y por Darwin nos enteramos que un contemporáneo suyo, Edward Forbes, propuso cambios drásticos en la posición de los continentes.

"Edward Forbes insiste en que todas las islas del Atlántico deben haber estado unidas recientemente vinculadas con Europa o África, y Europa igualmente con América..." (1859: 270).

Pero Darwin es un claro ejemplo del escepticismo que rodeó a esta idea durante el siglo pasado:

"...Si realmente merecen confianza los argumentos en que insiste Edward Forbes, hay que admitir que apenas habrá una sola isla que no haya estado unida recientemente con algún continente. Esta opinión corta el nudo gordiano de la dispersión de las mismas especies por los puntos más distantes y quita muchas dificultades; pero a mi juicio no estamos autorizados para admitir tan enormes cambios geográficos dentro del periodo de las especies existentes." (1859: 270).

En 1858, Antonio Snider-Pellegrini (Hallam, 1989) reconstruyó por primera vez el supercontinente del que derivaron todos los demás continentes, antes de la apertura del Atlántico. Al igual que Humboldt, supuso que la separación de los continentes resultó de la erosión provocada por el diluvio (Gibbrin, 1986). Hacia finales del siglo pasado, Osmond Fisher retomó las especulaciones de Georges Darwin (segundo hijo de Charles Darwin) sobre la posibilidad de que los continentes hubiesen derivado debido a la fractura provocada por la desaceleración de la Tierra, resultado del efecto de las marcas solares (Gibbrin, 1986).

La teoría de Wegener, a diferencia de sus antecesoras, estaba apoyada en evidencias paleontológicas más consistentes. Sin embargo, a pesar de la mayor solidez de sus argumentos, su teoría no fue aceptada por los geólogos de su tiempo. En su lugar se insistió en la idea de la existencia de puentes intercontinentales muy extensos (figura 2.5a), que permitieron la conexión de las biotas fósiles disyuntas, como el caso del *Mesosaurus*. De esta forma quedaba solucionado ese problema bajo el fijismo de los continentes (Hallam, 1972). La heurística negativa cumplió su papel.

Wegener planteó que si era cierta la teoría de los puentes intercontinentales, sus vestigios podrían ser reconocidos a través del sondeo del piso oceánico, inclusive del cercano a la costa. Si existió, por ejemplo, el puente Brasil-etíopico (figura 2.5a), entonces sería factible obtener, de las costas del Brasil y de las del centro occidental del África, en sus partes más profundas, rocas ligeras del mismo tipo de las que, de acuerdo con Edward Suess (1831-1914) (Hallam, 1989), componen la superficie de los continentes (*siat*, capa rica en silicio y aluminio). Por el contrario, las rocas de ese lugar son muy pesadas, típicas de los taludes continentales (*sima*, capa rica en silicio y magnesio). Entonces, ¿cómo se puede suponer que material tan denso pudiera subir y bajar tan fácilmente? ¿De qué proceso geofísico estaríamos hablando?

A pesar de sus evidencias, la teoría de Wegener siguió siendo rechazada y el efecto de su crítica sólo llevó a los geólogos contemporáneos de Wegener a suponer puentes

intercontinentales más estrechos (Hallam, 1972; figura 2.5b), como una posibilidad de resolver la anomalía del endemismo disyunto. Así, que era poco probable descubrir evidencias geológicas de la existencia de los puentes, y la teoría fijista volvía a quedar protegida. Incluso con el desarrollo de técnicas de investigación submarina, a partir de la segunda guerra mundial, se tuvieron evidencias mineralógicas y geomagnéticas suficientes para aceptar, desde la década de 1940, el hecho de la movilidad de los continentes. Sin embargo, como se ha visto, tal idea no se aceptó entre los geólogos hasta fines de la década de 1960. Las críticas principales a la teoría de la deriva continental se centraron, sobre todo, en la falta de un mecanismo coherente que explicara bajo qué fuerza los continentes se ven obligados a separarse.

Gibbrin (1986) encontró una sola diferencia entre el rechazo de la teoría de Wegener y la aceptación de la teoría de la tectónica de placas, medio siglo después: los interlocutores eran otros, la comunidad científica que aceptó la teoría de la tectónica de placas era otra. Gibbrin citó un pasaje muy ilustrativo de este hecho. Durante el Simposio de Geología de 1928, uno de los participantes señaló categóricamente: "Si aceptamos la hipótesis de Wegener, ya podemos tirar a la basura todos los conocimientos que hemos estado enseñando durante los últimos setenta años y empezar de nuevo.". Lo anterior no es más que un ejemplo de que, como señala Kuhn (1971) en contradicción con Popper (1962), la refutación de hipótesis no ha tenido históricamente el papel de juez para aceptar o rechazar teorías.

**Las teorías geológicas actuales.** La teoría moderna de la tectónica de placas ha sido aceptada sobre todo en cuanto a los mecanismos generales que hacen que los continentes cambien su posición, el desarrollo de océanos y otros grandes rasgos tectónicos. Lo que se debate en la geología histórica en nuestros días es la reconstrucción de los eventos generales de la historia de la tierra. La historia tectónica propuesta en la teoría de la deriva continental supone que hubo un gran continente que se fragmentó en dos: uno llamado Laurasia al norte y otro llamado Gondwana al sur (figura 2.6). Luego, el Gondwana se dividió en cinco: la actual Antártida, África, Sudamérica, Australia y la India. Esta última colisionó finalmente con el sur del continente asiático. Laurasia derivó por otra parte en dos porciones: América del Norte y Eurasia. Finalmente, América del Norte se comunicó con América del Sur con la emersión del puente de Panamá.

Algunos estudios recientes en biogeografía han vuelto a plantear problemas a los modelos geológicos usuales, que se han propuesto para reconstruir la historia de los continentes. De acuerdo con estudios en la ictiofauna de agua dulce, las relaciones genealógicas de los taxa del Pacífico evidencian distribuciones disyuntas transpacíficas (Croizat, 1961; Craw, 1984), que incluso ya habían sido reconocidas por Darwin (Grehan, 1988). ¿Cómo explicar entonces que haya taxa hermanos de peces de agua dulce en cuencas de China, Japón y la vertiente occidental de América del Norte? Algunos geólogos atraídos por este problema biogeográfico han comenzado a tomar en consideración dos posibilidades.

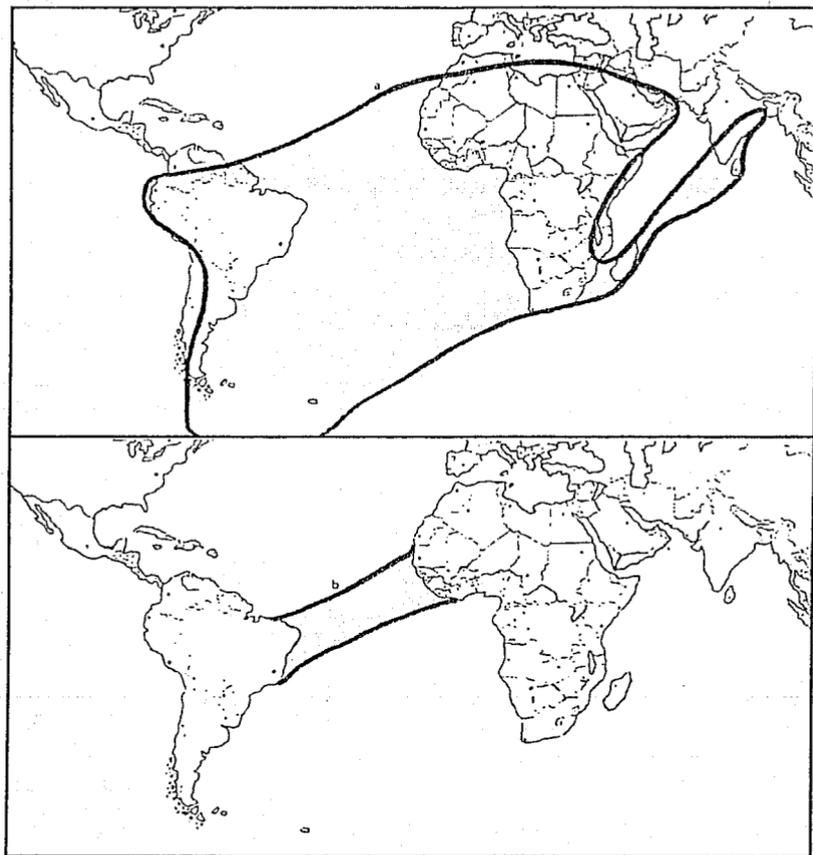


FIGURA 2.5. Dos puentes terrestres intercontinentales que unen a Sudamérica con África. En el siglo pasado se propuso un puente Brasil-Etiópico (línea a), prácticamente tan grande como los continentes que une. Después de los debates propiciados por Alfred Wegener se propusieron puentes más modestos (línea b). Redibujado de Hallam (1972).

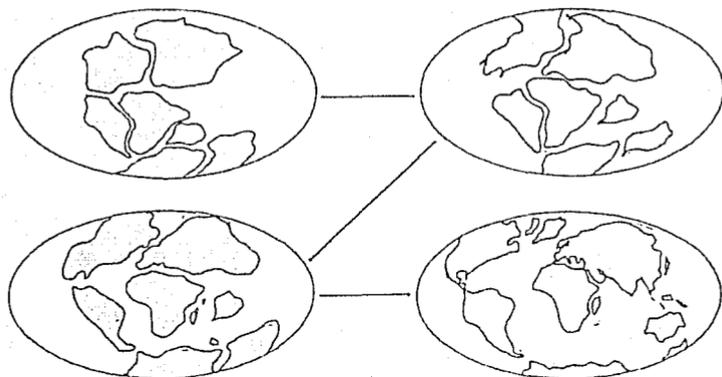


FIGURA 2.6 Historia de la fragmentación de los continentes según la teoría de la deriva continental. Redibujado de Nelson (1985).

La primera posibilidad consiste en suponer que en el movimiento de los continentes hayan tenido que ver eventualmente periodos de crecimiento del volumen terrestre (Coney *et al.*, 1980; Kamp, 1980; Nur y Ben-Abraham, 1977; Jones *et al.*, 1982) (figura 2.7). La idea del movimiento de placas, como es concebido por la teoría original, implica que la existencia de zonas de expansión y subducción del fondo oceánico son congruentes con la ley de la conservación de la masa, es decir, si ocurre la expulsión de masa hacia la superficie en las zonas de expansión del fondo oceánico, debe haber también zonas donde esta pérdida de masa deba ser recuperada (zonas de subducción). La acrecencia de la tierra implica un desequilibrio entre la actividad de expansión y subducción, por eso la idea del crecimiento terrestre parece descabellada. Sin embargo, resuelve muchos conflictos derivados de la evidencia de correlaciones petrográficas y estratigráficas que indican afinidad geológica transpacífica, pero sigue sin resolver los problemas de distribuciones biogeográficas bipolares (Nelson, 1985).

La segunda posibilidad consiste en suponer la existencia de un continente antiguo -*Pacífica*-, actualmente fragmentado, que derivó radialmente hacia América y Asia (Croizat, 1961; Nelson, 1985; figura 2.8). Al parecer ésta no es una idea de este siglo. Papavero (*com. pers.*), encontró escrito por primera vez la idea de un continente Pacífica en *La Isla del Tesoro*, de Julio Verne, en el siglo pasado, con base también en la composición de la biota de las islas del Pacífico. Nelson (1985) encontró que el modelo de Pacífica, sugerido por Croizat, es más congruente con la interrelaciones de áreas geográficas marinas que resultan del análisis cladístico realizado por él, que con los otros modelos geológicos de gran escala. La polémica sigue entre algunos geofísicos y biogeógrafos.

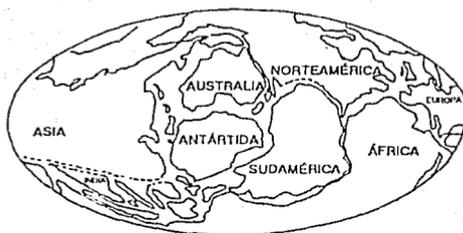


FIGURA 2.7. Estado de preexpansión de la tierra según la teoría de Creer (Redibujado de Nelson, 1985).

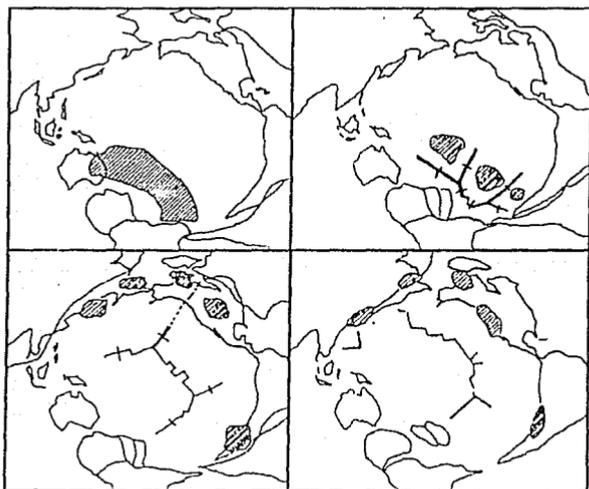


FIGURA 2.8 Hipótesis acerca de la fragmentación del continente antiguo Pacífico, sugerido por León Croizat y formulado por Nur y Ben-Avraham (1977).

Las críticas de León Croizat. El tercer suceso importante en el desarrollo de la biogeografía de la vicariancia fue el trabajo realizado por León Croizat (1894-1982). La ciencia institucionalizada requiere del ejercicio permanente de la crítica para su evolución; sólo en esa medida es posible su avance. En la biogeografía actual, León Croizat vino a ocupar ese espacio de forma por demás importante. Fue poseedor de una crítica excepcionalmente aguda, incluso corrosiva. Sus críticos opinaron de la obra de Croizat como excéntrica (Mayr, 1982), idiosincrática (Patterson, 1982), orla lunática (Simpson, *In* Nelson, 1977) y acientífica (Mayr, *In* Nelson, 1977). La mayoría de sus críticos, comúnmente teóricos del neodarwinismo, ignoraron el contexto filosófico, histórico y cultural en el que Croizat desarrolló su síntesis panbiogeográfica (Craw y Heads, 1988).

Durante la última década del siglo pasado, se formó un grupo importante de biólogos teóricos en torno a Daniele Rosa, un especialista en anélidos del Museo de Turín, en Italia. Entre los adeptos de Rosa se encontraba un herpetólogo aficionado, el Conde Mario G. Peracca. El joven León Croizat conoció a Peracca, de quien adquirió sus principales conocimientos e influencias de las ideas de Rosa (Craw y Heads, 1988). Papavero (com. pers.) tiene una interpretación distinta y considera que Croizat no entendió cabalmente a Rosa y sus teorías.

La teoría de la evolución de Rosa (hologénesis), inició con una fuerte crítica al darwinismo en relación con el mecanismo de formación de especies. Rosa propuso un concepto de especiación en el que da mucha importancia a la existencia de poblaciones variables que procedían de un antecesor ampliamente distribuido, en respuesta a direccionalidad interna y cambios geológicos (Heads, 1985). En ese sentido Craw y Heads (1988), al igual que Croizat (1982), consideraron el trabajo de Rosa como una anticipación de la sistemática cladista actual, desarrollada por Willi Hennig. Rosa concibió una identidad de la especie como producto de una continuidad en espacio y tiempo; su proceso de especiación representa un antiesencialismo que se adelantó seis décadas al debate acerca de la especie como clases o individuos (Craw y Heads, 1988). La *Hologénesis* de Rosa tiene un gran paralelismo con la biogeografía de Croizat. De hecho él siempre reconoció esta influencia y su principal libro *Space, Time and Form: the biological synthesis* (Croizat, 1964) lo dedicó a la memoria de Rosa.

Los estudios de Croizat fueron resumidos en dos grandes obras: *Manual of Phytogeography* (1952) y *Panbiogeography* (1958). Croizat comparó cuidadosamente cientos de áreas de distribución disyunta de taxa y las conectó con líneas que llamó *tracks* (trazos) (figura 2.9). La unión de un par de áreas de distribución disyunta es un trazo individual, pero él encontró que hay un gran número de trazos individuales que coinciden en sus trayectorias a los que llamó *generalized tracks* (trazos generalizados) (figura 2.9). La evidencia de los trazos generalizados implica la existencia de procesos que operan sobre conjuntos de especies de distribución geográficamente semejante, bajo una causa común: vicariancia.

En su *Panbiogeography* (1958), Croizat propuso que existe una relación estrecha entre la historia de la tierra y la historia de sus biotas. El sostuvo que, en ausencia de barreras distribucionales, los organismos tienden a extender su área de distribución por medio de lo que él llamó *medios de supervivencia*. Croizat no reconoció la importancia de *medios de dispersión*.

Bajo la decadencia del adaptacionismo como paradigma de la teoría evolutiva, Croizat puso en duda que las especies desarrollasen estructuras especializadas para realizar la función de dispersión, como si la dispersión fuera una "necesidad" que tuviera que ser satisfecha. Más bien, dijo Croizat, los medios de supervivencia eventualmente pueden operar como agentes expansores del área de distribución. Una vez que el área de distribución se ha ampliado (durante *periodos de mobilismo*), pueden suceder eventos geológicos que den lugar a la aparición de una nueva barrera intermedia que divida entonces el área original o *área ancestral* (durante *periodos de inmovilismo*). A través del tiempo geológico, esta división conduce a divergencia evolutiva y, con frecuencia, a especiación (como se mostró en la figura 1.12, en el capítulo anterior). A este proceso se le llama vicariación o, más comúnmente, *vicariancia*. Luego entonces, la explicación de Croizat del origen de las biotas resta importancia al papel de la dispersión a gran distancia a través de barreras y da peso principal a la división de áreas de distribución ancestral.

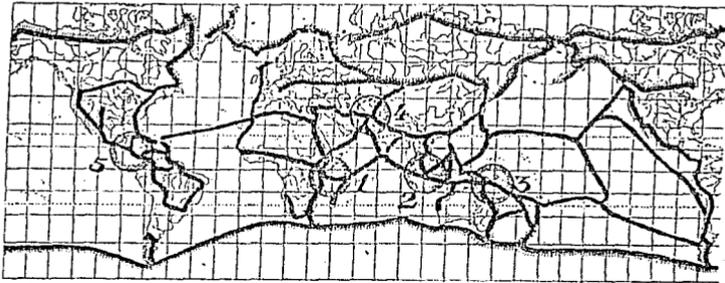


FIGURA 2.9 Trazos generalizados propuestos por Croizat para explicar las principales interrelaciones entre las áreas biogeográficas de la tierra más importantes.

**Croizat, Nelson y Rosen: Una crítica y dos métodos.** A pesar de que ha habido confusión al respecto, Croizat no es representante de la biogeografía cladista. Rosen y Nelson, cladistas dedicados a la sistemática de peces son quienes redescubren y acogen críticamente el trabajo desarrollado por Croizat (Nelson, 1973). Posteriormente Croizat, Nelson y Rosen (1974) realizaron una crítica general y contundente a las suposiciones fundamentales de la biogeografía de Darwin-Wallace y de sus seguidores en este siglo, tales como las ideas de *centro de origen* y *dispersión a gran distancia*. Pero su alianza fue temporal (y al parecer, se restringió sólo para la crítica del dispersionismo) ya que Croizat (1982) por un lado y Nelson y Platnick (1981) y

Rosen (1978), por otro lado, tomaron rutas metodológicas diferentes. Que la genealogía de las especies es congruente con la "genealogía" de las áreas, es un supuesto conceptual de la biogeografía cladista de Rosen y Nelson. En la *Pan-biogeografía* de Croizat, el método es distinto; supone congruencia entre los patrones de vicarianción biótica y la historia de la tierra. Se puede adoptar aquí la distinción que hace Humphries y Parenti (1989) entre biogeografía cladista y pan-biogeografía y reconocer a la *biogeografía por vicariancia* como un enfoque general que pretende incluir a ambas escuelas.

La biogeografía cladista es escéptica respecto a la solidez de los modelos geológicos como referencias de análisis. ¿Cómo hacerlo si para las Antillas, por ejemplo, existen más de tres modelos geológicos bastante distintos que pretenden explicar su origen? ¿Cuál de ellos sería más congruente como para ser usado de referencia de análisis si todos se basan en evidencias geológicas aparentemente consistentes? La biogeografía cladista descubre las relaciones históricas entre las biotas, al usar como dato básico las relaciones genealógicas que hay entre las especies endémicas que contienen. Esto significa que investiga las relaciones de origen o parentesco de las áreas y biotas por medio de las relaciones de parentesco de sus especies. La genealogía de las especies está representada por cladogramas y el principal objetivo de un trabajo en la biogeografía cladista es la obtención de un cladograma de áreas que muestre las relaciones históricas que existen entre ellas.

**Brundin: ¿un enfoque ecléctico?** A pesar de la distinción de Humphries y Parenti (1989), la llamada *biogeografía cladista*, no es la única propuesta que se haya hecho con el uso de la metodología cladista. Se debe distinguir a esta escuela de otra que utiliza también a la reconstrucción genealógica como herramienta de análisis: la *biogeografía filogenética* de Hennig-Brundin. Esta escuela pretende justificar su "eclecticismo", proponiendo el uso del cladismo como método para probar hipótesis alternativas de vicariancia o dispersión. Trata de diferenciar cuándo un cladograma de áreas es más congruente con el proceso de dispersión y cuándo es más congruente con la vicariancia. Si el cladograma refleja dispersión, entonces es posible localizar el centro de origen del taxón en la rama del cladograma más cercana a su base, ésto indica la *regla de progresión* de Hennig. Sin embargo, la diferencia es sencilla, ya que la escuela de Brundin trabaja con un solo grupo o taxón, cuya historia es particular, mientras que la escuela vicariancista trabaja con varios taxa cuyos componentes tienen historias congruentes, y como endemitas forman parte fundamental de una área o una biota. La biogeografía cladista no descarta la posibilidad de que en algunos eventos de cladogénesis estén involucrados procesos de dispersión, sobre todo en organismos vágiles y de valencia ecológica amplia (*euritópicos*), como muchos de los mamíferos, tan citados por los dispersionistas. Lo que sucede es que los eventos de dispersión son estocásticos, no precisamente en el sentido de que sean irrestrictamente aleatorios, sino en el sentido de que no están correlacionados repetitivamente y, por lo tanto, no generan patrones simples; operan en especies o de modo más específico en poblaciones, difícilmente en biotas. Por ello los vicariancistas no utilizan sólo un taxón sino grupos de taxa, con capacidades dispersoras distintas; analizan los casos de congruencia de los diferentes cladogramas involucrados y ponen atención en ello, porque implica historia común.

El objetivo de la biogeografía cladista, a diferencia de la de Hennig-Brundin no es contrastar hipótesis de dispersión y vicariancia, sino el descubrimiento de relaciones entre las áreas y biotas. Así pues, ambas escuelas coinciden en que trabajan con grupos (uno o varios, según la escuela) internamente monofiléticos *sensu* Hennig (1968) (ver capítulo 4), pero usan este principio metodológico general para contestar preguntas diferentes.

Para el programa dispersionista, el reconocimiento de unas pocas regiones biogeográficas no vendría a ser más que una "nube", *sensu* Popper (1974); es decir, las regiones representan la suma de las partes, su naturaleza está asociada con el hecho de que cada una de ellas tiene un centro de origen que da lugar a especies típicas o características. Para los vicariancistas y los pan-biogeógrafos, las regiones o áreas de endemismo representan partes de un "reloj" popperiano y, por tanto, aceptan la validez en la búsqueda de los procesos que generan tales patrones. El reconocimiento de patrones de distribución geográfica por Humboldt y Buffon, de áreas de endemismo o *habitaciones* por A. de Candolle y de *regiones biogeográficas* por Sclater y Wallace (Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981), implican comunidad de endemismos o de historia espacial; es decir, la existencia de distribuciones congruentes para diferentes taxa. En un sentido amplio, a estas áreas que comprenden un conjunto de taxa de distribución recurrente se les ha denominado indistintamente en la literatura reciente como *biotas*, *áreas biogeográficas* o *áreas de endemismo*. Este es el tipo de evidencia que es importante para la biogeografía cladista.

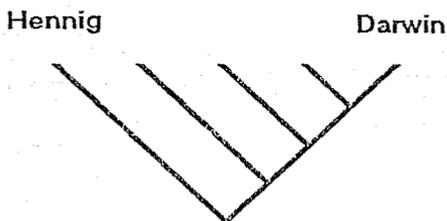
El rechazo de un centro de origen único permitió a los biogeógrafos de este siglo "liberarse" de la obligación de inventar rutas de dispersión para explicar la distribución congruente, pero los introdujo en un problema metafísico: ¿cómo localizar los centros de origen? Tradicionalmente existen cuando menos dos formas de resolver este problema:

(A) *Versión darwinista*. Los centros de origen se localizan en sitios de baja riqueza, donde todas las especies (por ser nuevas) son dominantes. Una vez que surge una especie nueva tiende a desplazar a las menos dominantes (primitivas), obligándolas a migrar hacia sitios de diversidad alta, donde la competencia es mínima, ya dijimos por qué. Pero, ¿bajo qué mecanismo se forman tantas especies sin aislamiento geográfico de subpoblaciones? Especialmente cuando los principales defensores de dispersionismo favorecen también a la especiación alopátrida, como el modo preponderante de formación de especies.

(B) *Versión hennigiana*. Los centros de origen se localizan donde un taxón es más diverso y donde se localizan las especies más primitivas; las especies se forman por aislamiento periférico (peripatría), de tal forma que las nuevas especies se confinan a los bordes del área de distribución del taxón.

Aunque parece más atractiva esta última forma de localizar el centro de origen, comparte con la primera algunos "nudos" conceptuales. En primer lugar, cualquiera de las dos propuestas implica dos supuestos observacionales: (1) que las apomorfias (caracteres derivados), muestren un patrón (posiblemente un gradiente) de variación, el cual, cuando se ha intentado buscar, no se ha encontrado (Endler, 1982), (2) que tal patrón de variación de apomorfias esté

correlacionado con un patrón de variación de la diversidad. Si el primero no se cumple, no tiene sentido probar el segundo. Pero aun si se diese esta situación, existe un segundo "nudo" conceptual, ¿qué extremo del patrón representa el centro de origen? Resulta que el mismo hallazgo observacional es evidencia, bajo el mismo recurso metodológico, de dos hipótesis opuestas. Las dos usan hechos y métodos iguales para llegar a conclusiones totalmente contradictorias. La búsqueda de centros de origen, por esto, cae en el sentido de Popper (1962) en el terreno de la metafísica (figura 2.10).



**FIGURA 2.10** Dos posibilidades para localizar los centros de origen. Según Darwin las áreas de distribución de las especies de formación más reciente indican el centro de origen; según Brundin, las que permanecen en los centros de origen son las especies primitivas, de acuerdo con la regla de la progresión. Como se observa, bajo este mismo patrón se respaldan dos hipótesis contradictorias y no existe posibilidad de refutarlas entre sí.

# CAPÍTULO 3

## LOS FUNDAMENTOS DE LOS ENFOQUES HISTÓRICOS EN BIOLOGÍA COMPARADA

### 3.1. PROBLEMAS Y METAS DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA.

La reconstrucción de la historia. Uno de los debates más complejos e interesantes que se han dado en la biología comparada es acerca de la posibilidad de la reconstrucción de los eventos evolutivos. De acuerdo con Sober (1988a), la posibilidad de la reconstrucción de la historia evolutiva depende de si los lazos que unen el pasado con el presente son información que se haya preservado o destruido. Si tal información existe, aparece el problema de la percepción, que es un problema de interpretación. Que el pasado haya producido los patrones del presente no quiere decir que necesariamente seamos capaces de percibirlos. Uno acepta generalmente que las percepciones de nuestros sentidos son capaces de proveer evidencia acerca del mundo fuera de nuestra mente. Como una extensión del razonamiento anterior, la ciencia y el sentido común nos dirían que el pasado produjo el presente vía una ruta causal particular (Sober, 1988a). Es posible, en principio, aplicar los procedimientos de inferencia tanto para hacer predicciones como retrodiciones. Sin embargo, el pasado no puede ser inferido a menos que se considere como premisa básica que los procesos que subyacen a las teorías sean de aplicación universal; sin restricciones de espacio y tiempo. Si consideramos que el proceso evolutivo opera actualmente para producir el futuro, es posible pensar que este mismo proceso haya producido el presente desde el pasado.

La tarea de reconstruir la historia evolutiva de los organismos es análoga a suponer la reconstrucción de las ramificaciones de un árbol hasta un tronco único, a partir de la evidencia de las hojas. En el extremo del escepticismo, debemos suponer dos posibilidades. En una primera posibilidad, en el peor de los casos, esta tarea resultaría imposible si la información que liga al presente con el pasado es información destruida. Si esta información es preservada hasta el presente, surge entonces un nuevo tema de debate acerca de 1) la distinción de las evidencias de estas conexiones de entre una gran diversidad de hechos que se observan en la naturaleza, y 2) el conjunto de procedimientos que hagan posible discernir entre múltiples hipótesis que se pudieran generar para resolver el mapa de la evolución.

La distinción entre información preservada y destruida, entre evidencias verdaderas y espurias, son sin duda complicados, primero por la introducción necesaria de la noción de error de muestreo. Si tenemos un par de hipótesis mutuamente inconsistentes para predecir el estado final de un sistema, las cuales generan predicciones altamente contradictorias, el sometimiento a prueba de las dos es relativamente fácil. Pero si se trata de dos hipótesis, cuyas predicciones son muy parecidas, la observación imprecisa puede conducirnos a elegir la hipótesis equivocada. La segunda complicación, no desligada de la primera, nos permite suponer que los procesos que ligan al pasado con el presente, deban ser probabilísticos, no determinísticos (Sober, 1988a).

La inferencia de las relaciones genealógicas muestra dificultades que son peculiares a todas las ciencias históricas. Esta enfrenta tareas análogas a las que están implícitas en la reconstrucción de la historia evolutiva del lenguaje. Ambos sistemas de estudio suponen que la base ontológica que liga al presente con el pasado es la herencia con modificación. Así como los caracteres son transmitidos de los padres a los hijos, los cuales pueden desarrollar diferencias en su fenotipo con relación a sus padres, de manera análoga el lenguaje es heredado de padres a hijos, quienes lo modifican generalmente por influencias culturales a las que los padres no estuvieron sometidos. La recuperación de las historias de la vida y del lenguaje suponen que la mayoría de los atributos son transmitidos verticalmente a través de linajes y que las relaciones horizontales, hibridación en el caso de organismos o adquisición de vocablos de otros idiomas en el caso del lenguaje, son mínimas.

### 3.2. HERENCIA CON MODIFICACION: ¿PATRON O PROCESO?

Tanto la sistemática cladista como la biogeografía de la vicarianza y la pan-biogeografía parten del supuesto de que sus procedimientos de clasificación, ya sea de organismos o de las áreas que ellos ocupan, deben conducir al reconocimiento de patrones de interrelación entre ellos. La naturaleza de tales patrones de interrelación tiene su origen en el proceso de herencia con modificación, es decir, *evolución*. Esto nos lleva al terreno de la discusión de un tema importante: ¿son reales las unidades básicas de clasificación en sistemática y biogeografía, o son meras creaciones de la mente humana? La existencia de las especies y las áreas de endemismo como entidades naturales, es decir como entidades concretas que existen en el mundo real independientemente de la capacidad del investigador para descubrirlos, se ha puesto en duda sobre todo por parte de los taxónomos feneticistas.

Si una clasificación natural de los organismos debe reflejar una historia evolutiva que relaciona a grupos sometidos a análisis, debemos entonces preguntarnos de principio cuál es nuestra unidad básica de clasificación y cuál es su naturaleza. En la sistemática se ha definido a la *especie* como la unidad básica de clasificación. El carácter natural o tipológico de la especie ha sido exhaustivamente debatido en los últimos años y como producto de este debate se han propuesto diferentes redefiniciones del concepto de especie. En otro terreno de la biología comparada, en los enfoques históricos de la biogeografía se propone que el proceso evolutivo ha producido tanto a los taxones como a las *áreas de endemismo* definidas por su distribución. Así, la unidad básica de clasificación en biogeografía vendrían a ser precisamente las áreas de endemismo. Sin embargo, la realidad de las áreas de endemismo es tan debatida como la realidad de la especie.

La sistemática cladista adoptó el concepto de *especie evolutiva* de Simpson (1961). Las especies, de acuerdo con este concepto, representan linajes y, por tanto, los organismos pertenecientes a una especie comparten una historia común, comparten antecesores, y esto es lo que los liga como miembros de una especie. Los organismos de una especie han estado sometidos a los mismos procesos evolutivos y, por ello, muchos de sus caracteres guardan también una relación de ancestría-descendencia con los caracteres de las especies que les dieron

origen. Si trasladamos este razonamiento a las áreas de endemismo, entonces diríamos que éstas son también entidades históricas reales, y que los endemitas que cohabitan en una de tales áreas han estado sometidos a los mismos eventos de división de sus áreas de distribución ancestral. Y sólo si se considera esta posibilidad, es factible la búsqueda de relaciones genealógicas entre las áreas, de otra manera la tarea del cladismo sería tan falsa como la reconstrucción de los puentes intercontinentales que se empeñaron en descubrir los antagonistas de Wallace y Wegener, o como la búsqueda de eslabones perdidos tan invocados por la sistemática tradicional anclada en Darwin.

Entonces, el punto de partida de un análisis cladístico, tanto en sistemática como en biogeografía es el reconocimiento ya sea de especies o de áreas de endemismo. Si suponemos que ambas son entidades concretas del mundo real, cabe entonces destacar otra interrogante ¿son las especies y las áreas de endemismo componentes del proceso evolutivo o son patrones producidos por él?, o bien ¿son perceptibles los procesos o sólo pueden ser inferidos a partir del descubrimiento de los patrones que forma? El discernimiento entre lo que son los patrones y los procesos también se ha debatido, no sólo entre cladistas y nominalistas, sino al interior mismo del cladismo.

Para los llamados cladistas transformados, un cladograma no representa historias evolutivas en sentido estricto, con apego a determinadas ideas de proceso, sino más bien patrones de relación histórica. En efecto, la sistemática filogenética o cladista, sólo pretende reconstruir aquella parte de la historia evolutiva que implica una estrecha relación entre la historia biológica y la historia geológica. Esta correspondencia entre ambas historias implica colateralmente que las divisiones sucesivas de las áreas geológicas conlleva al aislamiento reproductivo y, por lo tanto, produce especiación alopátrica que se refleja en la distribución endémica y en la formación de regiones.

Los enfoques históricos dejan de lado las evidencias de otro tipo de eventos evolutivos, como la formación de especies por cambios génicos y poliploidia, que darían lugar a la distribución simpátrica de especies hermanas. Pero ello no significa que las rechace. Las metas de un estudio biogeográfico histórico consisten en discernir entre aquellas evidencias que apuntan hacia la existencia de eventos vicariantes de aquellos que indican otros orígenes.

La historia evolutiva que reconstruye la biogeografía histórica no es completa en tanto que no abarca explicaciones para toda la distribución de todos los taxones, ni siquiera es su objetivo explicar la distribución de todos los elementos de un taxón, pues parte de su historia se debe a vicariación, pero otras partes se deben seguramente a otros orígenes. También es posible que parte de los patrones de distribución endémica se hayan alterado o perdido por eventos de dispersión o extinción. Esto, para quienes objetan estos enfoques, constituye un defecto (ver por ejemplo Hengeveld, 1990). Para los biogeógrafos históricos, en cambio, es una virtud.

Basada en fundamentos filosóficos, la biogeografía histórica sugiere que una hipótesis es más científica mientras más frágil y restringida sea. Las hipótesis que definen qué evidencias las

confirman y cuáles las refutan, son preferibles a aquellas que lo explican todo (hipótesis irrefutables). La biogeografía dispersionista ha propuesto historias de dispersión para cualquier grupo, incluso para peces de agua dulce (Darlington, 1957); explica la formación de regiones también por dispersión, y denuncia explícitamente que las especies no se formaron donde se encuentran sino en unos pocos centros de origen. Las biotas insulares, desde luego, son explicadas también por dispersión, es decir, la dispersión lo explica todo, tanto la distribución amplia, como la endémica, tanto los patrones históricos, como los actuales o ecológicos.

**La naturaleza de los patrones geográficos: un problema de espacio y tiempo.** Las áreas biogeográficas, como son concebidas por los vicarancistas, representan unidades funcionales, en virtud de que son resultado de la evolución conjunta de la biota y del escenario geológico. Son unidades funcionales en el mismo sentido que las especies lo son para la sistemática filogenética; así como los cladistas buscan *relaciones* de parentesco entre las especies, la biogeografía de la vicariancia busca *relaciones históricas* entre las áreas y sus biotas.

Cuando aborda el análisis de interrelaciones, ya sea de áreas geológicas o bióticas, el investigador parte de la suposición específica de que las áreas estudiadas son unidades reales, con historias singulares (Wiley, 1987). En el mejor de todos los casos posibles, cada serie de áreas puede estar ocupada con grupos cuyos miembros presentan un patrón no ambiguo de vicariancia, que refleja la fragmentación de las áreas estudiadas (Wiley, 1988a). Este patrón no puede ser descubierto a través del simple apareamiento de medidas de similitud faunística o florística, por sofisticadas que estas se presenten, como lo proponen los enfoques fenéticos de la biogeografía; cualquiera de estas medidas sólo puede mostrar simplemente que cada área es semejante a cada una de las otras (Brooks, 1981), semejanza sin una interpretación evolutiva coherente. Así, cualquier método básico necesita acceder al contexto de historia y, por lo tanto, debe buscar la conexión causal que debe haber entre la historia de los taxa y las áreas o biota de los que son miembros (Wiley, 1988a).

De acuerdo con lo anterior, existe una diferencia fundamental entre dispersionismo y vicariancia, en cuanto a los patrones que estudian, respecto a la naturaleza de los mismos y en relación con su concepción en espacio y tiempo. De acuerdo con Craw (1988), la biogeografía de la dispersión construye sus explicaciones sobre la base de una concepción de espacio absoluto. Las áreas vienen a ser "recipientes" que son llenados por especies que se forman en otra parte. El espacio, bajo esta concepción, es pues inmutable. Por otro lado, cada hipótesis de dispersión tiene a su vez restricciones temporales, debido a su estrecha dependencia con la hipótesis de la evolución gradual (evolución filética). Para las hipótesis de vicariancia, en cambio, las concepciones de espacio y tiempo son relativas. El espacio en ellas, sólo está determinado por las relaciones históricas que guardan entre sí los elementos que ocupan las áreas de endemismo, y el tiempo sólo está determinado por la jerarquía que muestra un patrón de relación dado. La jerarquía implícita en un cladograma sólo sirve para suponer cuál evento de vicariación ocurrió primero y cuál después, pero no puede, ni pretende responder *a priori* cuándo ocurrieron. La jerarquía determina un orden de cambios y relaciones en el tiempo.

Para pan-biogeógrafos y biogeógrafos cladistas existe una estrecha relación entre historia geológica e historia biótica. Por eso parten del reconocimiento de las áreas de endemismo o de trazos (en el caso de la pan-biogeografía) como tarea previa al análisis de la reconstrucción de interrelación de áreas. Esto nos lleva a suponer que existe también homología entre áreas, *homología biogeográfica* (Craw, 1988) y que es posible proponer para un conjunto de áreas un arreglo que represente esta homología, ya sea como cladogramas de áreas (para la biogeografía de la vicariancia) o como trazos estándar (para la pan-biogeografía), lo cual representa la sugerencia de Darwin que referimos en el capítulo 2 acerca de la biogeografía causal, con respecto a que se pueden buscar las interrelaciones de las áreas bajo el mismo principio de descendencia con modificación.

Si los patrones de homología biogeográfica inferidos por la pan-biogeografía y la biogeografía de la vicariancia son naturales o no, esto deberá ser evaluado con base en un criterio de independencia de los patrones con respecto al investigador. Un estimador de este criterio de independencia es la comparación de unidades de análisis y de los métodos usados. Si a partir de un par de métodos, que utilizan diferente información base y que tratan los datos con algoritmos diferentes, se llegan a postular hipótesis muy similares, tendría entonces alguna base la consideración de los patrones inferidos como naturales. Así, la evidencia de una teoría general que indica que hay congruencia entre la historia de la biota y la historia de la tierra, viene a ser sustentada por dos enfoques de análisis, que parten de información diferente, para llegar frecuentemente a lo mismo por rutas independientes. La vicariancia cladista reconoce primero áreas de endemismo y luego a partir de información cladística construye cladogramas de áreas que luego son comparados por diferentes técnicas de análisis. La pan-biogeografía, en cambio, construye trazos individuales para cada grupo a los que luego les da dirección a partir de recursos como la identificación de líneas base, centros de masa, proximidad geográfica o incluso información cladística, para después someter a un análisis comparativo a los diferentes trazos individuales y así obtener los trazos estándar que representan hipótesis de relación histórica entre áreas.

Las unidades de estudio utilizadas por las dos corrientes filogenéticas de la biogeografía histórica son diferentes, pero ambas son recursos para inferir homología biogeográfica. En los dos casos se asume de entrada un criterio tipológico para distinguir estructuras homólogas. El área de endemismo es resultado de la *correspondencia en las distribuciones* de dos o más especies o taxones, luego se interrelacionan las áreas de endemismo según las relaciones genealógicas de las especies que las ocupan. Los trazos estándar se construyen a partir de la *correspondencia en las disyunciones* entre dos o más localidades o áreas en las que se distribuyen varios taxones. A pesar de las discrepancias entre los recursos heurísticos de las dos escuelas, sus resultados pueden ser ampliamente coincidentes.

### 3.3. EL PRINCIPIO DE PARSIMONIA.

Tanto en sistemática como en biogeografía, como ya hemos dicho, las hipótesis de relaciones de descendencia se representan por cladogramas. Si tenemos más de un cladograma

El que exista un enfoque histórico y uno ahistórico en la clasificación de áreas o regiones biogeográficas, implica que la controversia puede deberse a:

- (1) que hay un conjunto de "hechos" que se explican desde dos puntos de vista diferentes (existe la posibilidad de que una o ambas explicaciones sean erróneas), o
- (2) que los dos puntos de vista parten de "hechos" también diferentes (aquí existe la posibilidad de que los hechos percibidos por una o ambas teorías sean falsos).

Para Feyerabend (1974) las dos opciones son posibles, debido a que no hay hechos desnudos, es decir ateóricos. El mismo concepto de dato presupone un sesgo teórico (Hanson, 1977).

En la clasificación de áreas biogeográficas, los "datos" o hechos de los que parte cualquier enfoque de análisis son los patrones de distribución recurrente. Si partimos de la advertencia de Feyerabend y Hanson entonces se debe destacar el tipo de *patrón* buscado por cada enfoque. Rosen (1988) distinguió dos formas en que se puede concebir el concepto de patrón. Por un lado, están los *patrones naturales* (él no los llama así) o verdaderos, aquellos que existen en el mundo real, independientemente de la capacidad del investigador para descubrirlos (un equivalente puede ser el concepto de "reloj" de Popper). Por otro lado están los patrones perceptuales, éstos se refieren a rasgos característicos (frecuentemente matemáticos) de un conjunto de resultados (Rosen, 1988). Son tendencias observables dadas por las repeticiones en el conjunto de datos, frecuentemente forman nubes de puntos en una gráfica. En biogeografía histórica, según el programa vicariancista, la realidad concreta no es directamente observable, por lo que es necesario el reconocimiento y análisis de los patrones perceptuales para inferirla.

Los patrones biogeográficos usados por los enfoques histórico y no histórico, (1) pueden ser el resultado de un análisis de clasificación, según la tesis inductivista de la biogeografía fenética (Hengeveld, 1990), o (2) pueden ser patrones reconocidos *a priori* y por lo tanto son elementos heurísticos (eventual y potencialmente hipótesis), de los que parte el análisis clasificatorio, según el punto de vista de la biogeografía histórica en general.

El juego teórico que subyace a esta polémica implica, en primer lugar, la naturaleza de los patrones biogeográficos. Sober (1988a) lo plantea, para la sistemática, en términos de si puede el sentido común -o las interpretaciones naturales, de acuerdo con Feyerabend (1974)- decirnos que el pasado produjo el presente, vía una ruta causal particular.

Los patrones usados por los enfoques históricos implícitamente contienen la suposición de que la distribución congruente es producto de una historia evolutiva conjunta. Esto es, que el patrón percibido es producto de un proceso evolutivo integrativo, y no producto de historias de eventos de especiación-dispersión individuales. Las preguntas que se plantea la biogeografía histórica en este sentido son dos: ¿los patrones biogeográficos son producto de procesos comunes?, o ¿los patrones biogeográficos son el resultado de la simple suma de las partes, especies que llegan a ocupar las mismas áreas por eventos independientes?

posible para explicar la relación entre un grupo de áreas o especies, ¿cómo decidir sobre cuál de ellos es el más adecuado? Un principio epistemológico invocado recurrentemente en sistemática y biogeografía es la *parsimonia* o *simplicidad*. Los métodos que se respaldan en el principio de parsimonia han proliferado y han tenido tantas justificaciones como críticas; el problema sobre cuál es el método más razonable, de acuerdo con este principio, es aún tema de controversia (Sober, 1983).

**El significado filosófico de la parsimonia.** Parsimonia viene del latín y significa frugalidad o moderación. Quizá en español sea más entendible decir *simplicidad*. Corrientemente se concibe de dos formas: (1) como frugalidad excesiva y (2) como economía de suposiciones, sin evidencia para el razonamiento. La segunda concepción es la que representa su significado epistemológico. Se ha establecido que el uso inicial de la parsimonia en el contexto filosófico puede ser trazado desde Aristóteles, de quien se afirma que dijo, "*Dios y la Naturaleza nunca operan superflamente, sino siempre con el mínimo esfuerzo*", sin embargo Kluge (1984) afirmó que esto es un punto de vista ontológico de la parsimonia, y que la suposición de que las leyes o la naturaleza son simples, ha sido refutada reiteradamente por la historia de la ciencia.

**Significado biológico y metodológico de la parsimonia.** Kluge (1984) reconoció dos formas en que la parsimonia ha sido usada en inferencia filogenética. La primera, su uso ontológico, supone que alguna cualidad de la naturaleza, por ejemplo el proceso evolutivo, es económico; Kluge la llamó *parsimonia evolutiva*. Crisci (1982) consideró que la parsimonia evolutiva está basada sobre lo que llama "canalización evolutiva", o más específicamente "inercia selectiva", "conservación de la organización" y "modificación adaptativa a lo largo de líneas de resistencia mínima". Para Kluge (1984), en cambio, la parsimonia evolutiva significa que la descendencia con modificación representa la cantidad mínima de evolución; la *homoplasia* (ver capítulo 4) no es parsimoniosa porque procede de rutas de evolución independientes (evolución convergente, paralela o reversa).

Sneth (1974) sostuvo que la suposición de que el proceso de evolución es parsimonioso, se origina con Darwin. Pero no se puede confirmar esa atribución leyendo la obra de Darwin (Kluge, 1984). Algo de la visión de que la evolución es parsimoniosa puede derivarse de nuestra convicción de que la naturaleza es ordenada. Por ejemplo, señaló Kluge, los cladistas infieren la no-aleatoriedad a partir de sinapomorfias congruentes. Para Kluge, tales patrones no dan bases para aceptar aun una visión relajada de la parsimonia.

Por otro lado, Sober (1975) describió un enfoque por medio del cual pueden efectuarse juicios de simplicidad acerca de objetos y procesos. Este enfoque puede usarse también para evaluar el postulado de que la evolución es parsimoniosa. Por ejemplo, la simplicidad de la evolución puede explicarse en términos de la simplicidad de las hipótesis que describen los procesos evolutivos. Kluge (1984), sin embargo, no considera que la evolución sea parsimoniosa, aun bajo el criterio de Sober, y destaca otra fuente de confusión o mal entendimiento, como el de Estabrook (1978), quien etiquetó a los métodos de parsimonia como "procedimientos de conjetura", con lo cual confunde la capacidad de que existan algoritmos para optimizar el criterio de parsimonia, con la regla de la parsimonia misma.

En la inferencia filogenética, la parsimonia estipula que el investigador debe ser capaz de distinguir entre formas antecesoras (plesiomórficas) y derivadas (apomórficas) de un conjunto de características empleadas (Sober, 1983). Dada esta información, las hipótesis genealógicas preferidas serán aquellas que requieran menos homoplasias. La parsimonia biológica también está implícita en la suposición de que las *sinapomorfias* (caracteres derivados compartidos) cuentan como evidencia de una interrelación filogenética y las *simplesiomorfias* (caracteres antecesores compartidos) no cuentan (Sober, 1983). Sinapomorfía y plesiomorfía no implican necesariamente homología; la compartición de caracteres puede deberse a: (1) herencia a partir de un antecesor común (homología), o (2) a evolución independiente (homoplasia) (Sober 1983).

Por lo anterior, existe un grupo de cladistas que supone a la parsimonia simplemente como un recurso metodológico, que no requiere de suposiciones acerca de propiedades contingentes producto de procesos evolutivos (Nelson y Platnick, 1981; Platnick, 1979). Suponer, por ejemplo, que bajo el principio de parsimonia, las homoplasias deben ser minimizadas (Felsenstein, 1973, 1978a y 1978b, 1981), implicaría suponer que las homoplasias son raras en la naturaleza, lo cual sería un suposición sin fundamento (Sober, 1983).

**Las concepciones metodológicas de la parsimonia.** La segunda forma de abordar la parsimonia es el uso atribuible a Ockham, escolástico de fines del medioevo, que Kluge designó como *parsimonia metodológica*. Esta regla obliga a aceptar de entre varias proposiciones, aquella que mejor se adecúe a todas las observaciones relevantes con las hipótesis. Es decir que uno requiere el menor número de suposiciones *ad hoc*, o *a posteriori*, para explicar los datos (Kluge, 1984).

Como en el caso de la parsimonia evolutiva, es difícil determinar el primer uso de la regla metodológica en el contexto de la inferencia filogenética. Kluge y Farris (1969) reconocieron una importante diferencia entre las dos; asumieron que la regla metodológica de la parsimonia, "*opera para encontrar aquel patrón de relaciones que sea más consistente con los datos*". Pero advirtieron que "*ésta no es una razón biológica para elegir entre diferentes árboles alternativos. No obstante, el principio de confección de teorías para adecuarlas a hechos, es una parte irremplazable de la ciencia en general*".

La regla metodológica ha sido tan fundamental para la cladística, como los conceptos de *monofilia* y *sinapomorfia*. La forma más usual de la regla involucra una comparación: "La hipótesis X es preferible a la hipótesis Y, debido a que X es *más simple* que Y. Kluge (1984) señaló que, algunos cladistas, han creído que la simplicidad y la realidad son una sola y lo mismo. La única evidencia que la mayoría de los cladistas aceptan es la distribución de caracteres y las sinapomorfias; a partir de ellos, con estricto apego a la regla de la parsimonia, se obtienen las conclusiones de relaciones de grupo hermano, o de ancestría común de áreas. Como en el uso de cualquier regla metodológica en general, una conclusión cladista puede ser inferida, debido a que hay consecuencias deductivas implícitas en la elección de la regla metodológica de parsimonia.

Ahora bien, ¿realmente es refutable<sup>1</sup> un cladograma? Aquí parece haber una considerable diferencia para responder, si no es que una confusión, y el problema no está resuelto. Si los cladogramas representan hipótesis acerca de eventos históricos entre un conjunto finito de objetos, la respuesta es *no*, porque un cladograma no es una explicación universal; el postulado dice que cualquier grupo monofilético, como conjunto de taxa con un origen común en tiempo y espacio, no puede estar sin límites espaciotemporales, por lo tanto no puede ser una hipótesis universal (Kluge, 1984). No obstante, Platnick y Gaffney (1977), concluyeron que los cladogramas son estrictamente hipótesis universales; ellos establecieron que "*las hipótesis cladísticas pueden ser probadas y refutadas por la distribución de caracteres derivados compartidos*". Otra base para enunciar contrastabilidad popperiana, puede ser la negación de cualquier relación de evolución y, entonces, especies y taxa serían universales. Esta es la posición adoptada por los cladistas "transformados".

¿Qué enunciado de la ciencia determina si un cladograma es o no, una hipótesis universal? Puede argumentarse que la posibilidad de someter a prueba las predicciones (o retrodicciones) derivadas de los cladogramas salva el carácter científico de las hipótesis involucradas en él. A este respecto, Sparkes (1981, *in* Kluge, 1984) señaló que, aun en ese caso, es posible proteger a las hipótesis de que sus predicciones fueran hechas y refutadas.

Aunque la refutación es un factor importante en cualquier ciencia genuina, no es sin embargo lo único importante. Quizá el mejor argumento para el programa de investigación cladista, que incluya la regla metodológica de parsimonia o simplicidad, es su capacidad de encontrar patrones congruentes entre sistemas de caracteres diferentes, lo que otros métodos no tienen (Kluge, 1984).

Dentro de esta misma polémica, Cartmill (1981) criticó al cladismo en relación con la suposición de que los cladogramas son contrastables a partir de las homoplasias. Como las homoplasias siempre existen, dijo Cartmill, entonces cualquier cladograma de un ejemplo real sería falso. Sober (1983), en relación a esta crítica, tuvo una respuesta diferente a la de Kluge; él hizo dos réplicas con base en los conceptos de *refutación dura* y *refutación blanda*. El hecho de que la distribución de estados de carácter sobre un cladograma sea un contrastador, no implica que un cladograma sea falso, bajo la evidencia de una distribución de caracteres problemática. La idea de *contrastador o refutador blando* representa a aquellos enunciados que cuentan en contra de una hipótesis, pero que deductivamente no implican su rechazo (Sober, 1983). Así, un cladograma es preferido después de un balance de evidencias y contraevidencias (falseadores blandos).

---

<sup>1</sup>Aquí se usan los términos *refutar* y *contrastar* como equivalentes al vocablo *falsable*, que se usa en inglés.

No Existe

Página

# CAPÍTULO 4

## EL MÉTODO DEL CLADISMO.

### 4.1. CLADISMO Y OTRAS ESCUELAS EN SISTEMÁTICA.

Como ya hemos apuntado anteriormente, el cladismo se fundamenta en el principio ontológico de la evolución o de la herencia con modificación, que implica la transmisión vertical de los caracteres y en el principio epistemológico de la parsimonia, el cual nos dice que cuando se tienen múltiples explicaciones acerca de un hecho, hemos de preferir aquellas que impliquen el menor número de especulaciones. Sobre estos dos fundamentos, el cladismo pretende reconstruir los patrones de ancestría común que existan entre las especies o grupos naturales. Esto es, a diferencia de la sistemática tradicional, la cual busca reconstruir todos los componentes de la filogenia (genealogía, divergencia, tiempo, relaciones patristicas, escenarios geográficos) el cladismo primero le da importancia fundamental a la genealogía y descarta la posibilidad de descubrir los otros componentes antes que la columna vertebral genealógica.

El cladismo no acepta, por economía, la proposición de hipótesis de ancestría-descendencia entre especies, tarea que condujo a los sistematas tradicionales a la proposición de eslabones perdidos, cuando surgían evidencias contradictorias en sus hipótesis. Bajo la idea de gradualismo o evolución filética, la sistemática tradicional supuso que las especies fósiles dieron lugar a las especies actuales y supuso también que era posible observar la transición de las formas fósiles a las formas actuales a través del análisis cuidadoso de sus caracteres, pero en muchos casos entre ambas formas había grandes diferencias que eran explicadas por la existencia de formas de vida intermedias no descubiertas hasta hoy, o definitivamente no preservadas en el registro fósil, éstos eran los *eslabones perdidos*. La literatura de mediados de este siglo es abundante en el señalamiento de este tipo de casos.

La sistemática cladista, en cambio, traslada el problema de la postulación de hipótesis de ancestría-descendencia a los caracteres. Asume que es más parsimonioso proponer hipótesis de ancestría común (hermandad) entre las especies, que de ancestría-descendencia (padre-hijo). Este tipo de relaciones requieren generalmente un gran número de conjeturas, muchas veces sin evidencias. En cambio si se postula ancestría-descendencia entre los estados de un carácter, las evidencias para inferirla siempre estarán más próximas al investigador (cuadro 4.1, figura 4.1).

### 4.2. EL MÉTODO GENERAL.

Cuando se analiza un grupo de especies o taxones, un par de especies son hermanas si están más relacionados entre sí que con cualquier otra especie involucrada en el análisis, bajo la evidencia de sus caracteres. El método del cladismo es fundamentalmente comparativo, y la

comparación siempre se da entre un par de especies o grupos con respecto a otros. Siempre se construyen las relaciones genealógicas a partir del reconocimiento de grupos hermanos y uno o más grupos externos (figura 4.2).

| Concepto/Escuela                    | Evolucionista                       | Feneticista   | Cladista                                 |
|-------------------------------------|-------------------------------------|---|--|
| Relaciones que busca:               | Parentesco (antecesor-descendiente) | Parcido   | Parentesco (grupos hermanos)             |
| Criterio de búsqueda de relaciones: | Similitud especial (Homología)      | Similitud total                                       | Similitud especial (Homología inmediata) |
| Hipótesis de ancestría-descendencia | entre especies                      | ninguna   | entre caracteres                         |
| Grupos que construye y admite       | Monofiléticos y parafiléticos       | No hace inferencias sobre la naturaleza de los grupos | Sólo monofiléticos                       |
| Concepto de homología               | Evolutiva                           | Operativa   | Evolutiva                                |
| Base epistemológica                 | Racionalismo                        | Inductivismo (?)                                      | Procedimientos Hipotético-deductivos.    |

CUADRO 4.1. Caracterización general de las tres corrientes contemporáneas en la sistemática.

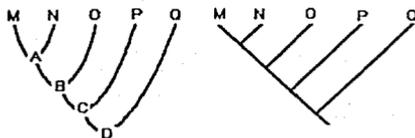


FIGURA 4.1 Diferencias entre la reconstrucción de historias de ancestría-descendencia propuestas por la sistemática tradicional (a la izquierda), basada en la búsqueda de antecesores en el registro fósil (especies A, B, C y D) y la reconstrucción de relaciones de ancestría común inferidas, por la sistemática filogenética o cladista (a la derecha).

tipo doble-estado, o binarios, si sólo muestran un par de variantes distinguibles y excluyentes. Frecuentemente se asocia este tipo de caracteres con variaciones entre los antagonísticos presencia-ausencia, pero los caracteres doble estado no se circunscriben exclusivamente a este tipo de diferencias. Los caracteres cuantitativos pueden ser discretos (o enumerativos) y continuos. Los caracteres discretos varían en intervalos de números enteros; indican cantidades de enumeración, por ejemplo el número de nervaduras en una hoja.

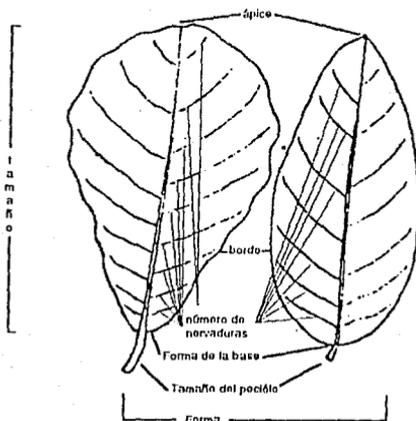


FIGURA 4.3 Diferentes tipos de caracteres derivados de la descripción de una hoja.

Los caracteres continuos son aquellos que pueden adquirir una cantidad infinita de valores. El largo o el ancho de una hoja son ejemplos de este tipo de caracteres. Los caracteres continuos siempre llevan asociadas unidades de medición, ya sea de longitud, peso o concentración, entre otros. Los caracteres cuantitativos, sobre todo los continuos, no son considerados de relevancia para el cladismo, fundamentalmente porque no es muy claro que las variaciones en número y medida de algún carácter representen homologías. Si un par de hojas de diferentes especies de plantas muestran forma muy diferente, pero tienen la misma longitud, por ejemplo, no hay base lógica para suponer que ese atributo se produjo por lazos hereditarios entre ambas especies. Sin embargo, en el caso de que la variación cuantitativa de los caracteres muestre secuencias lógicas, es posible aplicar procedimientos que faciliten el manejo de los datos para un análisis filogenético (Chappill, 1989).

| TIPO                     | SUBTIPO                              | Intervalo de variación   |
|--------------------------|--------------------------------------|--|
| CARACTERES CUALITATIVOS  | Caracteres Doble-estado:             | 0 y 1  |
|                          | Caracteres Multiestado:              | 0, 1, 2, 3, etc.<br>o a, b, c, etc.                                  |
| CARACTERES CUANTITATIVOS | Caracteres discretos o enumerativos: | 0, 1, 2, ..., n<br>$n \rightarrow \infty$                            |
|                          | Caracteres continuos:                | 0 $\rightarrow$ $\infty$ o inclusive de $-\infty \rightarrow \infty$ |

CUADRO 4.3. Clases de caracteres de acuerdo con su posibilidad de estimación y a su aplicación.

**Tipos de caracteres. Homología y Analogía.** Hay en primer término dos formas de calificar un par de estructuras provenientes de dos organismos diferentes, las *estructuras homólogas* y las *estructuras análogas*. Su distinción es ya un lugar común en cualquier texto de taxonomía. Las estructuras homólogas son aquellas que, en diferentes organismos, mantienen la misma relación con respecto al todo; por ejemplo, el complejo óseo, constituido por el húmero-radio-cúbito de los miembros superiores de los mamíferos, mantienen la misma relación con respecto al resto del cuerpo que el que muestra el mismo complejo húmero-radio-cúbito en las aves. Por eso los brazos de los homínidos y las alas de las aves se consideran estructuras homólogas. En ambos casos las estructuras guardan el mismo orden entre sus partes y se insertan en la misma posición dentro del cuerpo al que pertenecen. En cambio, las alas de las aves son análogas a las alas de los insectos, en tanto que cumplen la misma función, pero ambas tienen posiciones diferentes con relación a los cuerpos de los que forman parte. En la sistemática posdarwinista, la homología tiene una interpretación adicional sobre la base ontológica de la evolución, que indica que un par de estructuras son homólogas debido a que tienen lazos hereditarios relativamente próximos. *Homología* en su concepción original, tal como fue propuesta por Aristóteles (Papavero y Balsa, 1986), significa simplemente correspondencia topológica; en el contexto de la teoría de la evolución significa historia evolutiva común (cuadro 4.4)

*Homología estricta y homoplasia.* Bajo la idea de que el proceso evolutivo es real y que es la causa de la diversidad biológica que observamos, la homología es el resultado de que las historias evolutivas de dos linajes estuvieron enlazadas en un tiempo. La calidad de los homólogos como herramienta para reconstruir genealogía recae en la proximidad en la que se

dio la separación de los linajes. Por un lado hay caracteres cuyos estados tienen una historia única de sucesión, los llamaremos en adelante caracteres *homólogos estrictos*, y es posible proponer hipótesis de sucesión-descendencia entre los estados de ese tipo de caracteres y, por lo tanto, reconstruir historia. Estos caracteres se reconocen en un árbol de interrelación por el hecho de que aparecen una sola vez.

**HOMOLOGÍA TOPOLÓGICA:** Misma posición con respecto al todo.

**HOMOLOGÍA EVOLUTIVA:**

Homología Estricta: Plesiomorfía: Simplesiomorfía  
Plesiomorfía

Apomorfía: Sinapomorfía  
Autapomorfía

Homoplasias: Adquisición: Paralela  
Convergente

Reversión: Paralela  
Convergente

CUADRO 4.4. Naturaleza de los caracteres taxonómicos.

Por otra parte, las *homoplasias* son caracteres cuyos estados no tienen una secuencia única reconocible y se supone que son producto de procesos independientes, por herencia no inmediata; por ejemplo, evolución convergente o evolución paralela. Estos caracteres no son resultado de una historia única y, por eso, tampoco la pueden reflejar debido a que sus lazos históricos (hereditarios o evolutivos) son parciales; por lo tanto, no se pueden calificar de homólogos estrictos. Las homoplasias se reconocen en un árbol de interrelación ya sea porque aparecen más de una vez (*paralelismo*) o, porque una vez que ocurre el cambio de estado antecesor a estado derivado, vuelve a aparecer el estado antecesor en alguna parte más reciente del árbol (*reversión*), o bien porque haya linajes en los que coexistan tanto el estado antecesor como el derivado (*polimorfismo*). Una tarea fundamental de la sistemática cladista es discernir entre la diversidad de evidencias, cuáles caracteres son homólogos estrictos y cuáles son homoplásicos (cuadro 4.4). Sólo si se reconocen los caracteres homólogos es posible avanzar en la reconstrucción de los patrones de interrelación genealógica de las especies.

**Fuentes de inconsistencia taxonómica.** Hay una variedad de eventos que dan lugar a inconsistencia en la búsqueda de interrelaciones genealógicas. La posibilidad de que ocurran o no, son tema de discusión más adelante, cuando se expliquen las diferentes interpretaciones metodológicas del criterio de parsimonia. Aquí describiremos simplemente las cinco fuentes lógicamente posibles de inconsistencia taxonómica de homólogos.

**Homoplasias por adquisición.** Cuando un estado de carácter aparece más de una vez a lo largo de un árbol de relación entre especies, se pueden distinguir dos situaciones diferentes. Cuando en las dos o más ocasiones que aparece en el cladograma, siempre procede del mismo estado antecesor, se conoce como *adquisición paralela* (Cuadro 4.5; figura 4.4). Cuando las dos o más ocasiones en que aparece un estado derivado, no siempre procede del mismo estado antecesor (Cuadro 4.5; figura 4.4), se le llama *adquisición convergente*. La diferencia entre ambas condiciones es importante. En la adquisición paralela existe un lazo genético único entre los estados antecesor y derivado; en la adquisición convergente no existen lazos genéticos inmediatos entre las dos o más manifestaciones del mismo estado derivado. Aunque ambos eventos son posibles, eso no significa que sean igualmente probables. Sería más verosímil que un estado antecesor diera lugar al mismo estado derivado en linajes diferentes, que a partir de estados diferentes se produjeran formas derivadas iguales. Esto no quiere decir que los eventos de convergencia evolutiva sean imposibles y tampoco que sean raros.

| Fuente de homoplasia | Adquisición | Pérdida |
|----------------------|-------------|---------|
| Paralela             |             |         |
| Convergente          |             |         |
| Polimorfismo         |             |         |

**Cuadro 4.5.** Fuentes de homoplasia: (1) adquisición paralela, (2) adquisición convergente, (3) reversión paralela, (4) reversión convergente y (5) polimorfismo. Para la explicación ver texto y figura 4.3.

**Homoplasias por reversión.** Una segunda fuente posible de homoplasia son las reversiones. Esta condición ocurre cuando en un linaje aparece un estado de carácter nuevo (derivado) y, luego, éste en un tiempo posterior vuelve a manifestar el estado antecesor. Aquí se vuelve a hacer la distinción entre dos tipos de reversión. La *reversión paralela* (cuadro 4.5, figura 4.4) sucede cuando hay un cambio de estados, primero de antecesor a derivado y luego del mismo estado antecesor, en dos linajes diferentes se da un cambio hacia el estado original o antecesor. La

*reversión convergente* ocurre cuando la reversión a un estado antecesor se produce desde estados derivados diferentes (cuadro 4.5, figura 4.4).

Finalmente el *polimorfismo* significa la coexistencia de dos o más estados de carácter en una misma especie o taxón (cuadro 4.5, figura 4.4).

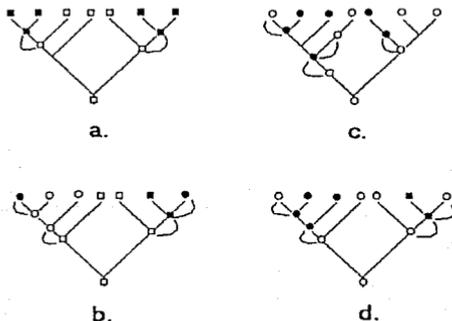


FIGURA 4.4 Cuatro diferentes fuentes de homoplasia. a. Adquisición paralela, b. adquisición convergente, c. reversión paralela y d. reversión convergente. Redibujado de Albe y Papavero (1992).

**Homología estricta: plesiomorfías y apomorfías.** No cualquier tipo de carácter homólogo estricto sirve para establecer genealogía. Hennig (1968) distinguió, en primer término, dos tipos de estados homólogos, las *plesiomorfías*, o caracteres "primitivos" y las *apomorfías*, o caracteres derivados. En el cladismo, la calidad de plesiomórfico o apomórfico, recae sobre los estados de carácter, no sobre las especies o grupos. Además, la distinción es puramente cronológica, es decir, el estado *plesiomórfico* es el que aparece primero en el tiempo y el *apomórfico* aparece después. No hay ninguna relación con otras inferencias que ha hecho, adicionalmente, la sistemática evolucionista, como dominante y no-dominante o generalista y especializado. Aunque se han usado frecuentemente los conceptos primitivo como plesiomórfico y derivado como apomórfico, en adelante es preferible utilizar los términos de Hennig para evitar confusión (Nelson Papavero, com. pers.). Si la distinción entre los dos tipos de homólogos es el tiempo, entonces se debe destacar que ambos conceptos son relativos, es decir, el que un estado de carácter sea plesiomórfico o apomórfico, dependerá también del nivel de universalidad del análisis; depende del nivel de jerarquía en que un grupo está siendo analizado.

Las plesiomorfías, en general, no tienen significado genealógico. Dada la antigüedad de estos estados, su distribución en los grupos bajo estudio es amplia. Por ejemplo, la presencia de glándulas capilares y glándulas mamarias no serviría como criterio para distinguir subgrupos dentro del grupo de mamíferos porque todos ellos presentan estos atributos. A ese tipo de caracteres, que comparten al menos dos grupos de aparición antigua, se les llama *simplesiomorfías*. Las apomorfías, por otro lado, son de dos tipos. Una *sinapomorfía* es un carácter derivado compartido por dos o más especies o taxones, sólo estos caracteres son los que

sirven para formar grupos naturales o monofiléticos. Hay otro grupo de apomorfías que únicamente son mostrados por una especie o grupo bajo análisis, las *autapomorfías*, que tampoco tienen sentido para la construcción de clasificaciones, ya que sólo sirven para dar identidad a las especies o taxones; a éstas también se les llama novedades evolutivas.

Se dijo antes que la calidad de plesiomórfico o apomórfico de un carácter es relativa y que depende del grado de universalidad de nuestro análisis. Lo mismo ocurre con otras subcategorías de los homólogos: simplesiomorfía, sinapomorfía y autapomorfía. En efecto, supongamos por ejemplo el cladograma de la figura 4.5.; en ella se ilustra el árbol de interrelación de los vertebrados y algunos caracteres que se han propuesto para dar identidad a cada relación. El carácter columna vertebral sirve para unir al grupo de los vertebrados y cualquier análisis por arriba de ese nivel de universalidad ubicaría a ese carácter como una plesiomorfía. Pero si el nivel de universalidad del análisis genealógico desciende, el carácter columna vertebral se volvería una apomorfía. Este razonamiento es equivalente a si observamos la ubicación de otros caracteres como glándulas mamarias o plumas.

**Grupos Naturales y No-Naturales: monofilia, parafilia y polifilia.** Hennig (1968) estimó que la sistemática debería tener como objetivo el reconocimiento de *grupos monofiléticos*. Estos, de acuerdo con Hennig (1968), son aquellos que incluyen al antecesor y a todos sus descendientes. Una clasificación natural debe basarse en la reconstrucción de estos grupos. Por lo tanto los grupos monofiléticos pueden considerarse *grupos naturales*. Se supone que el proceso evolutivo produce grupos monofiléticos que no son otra cosa que los linajes evolutivos. La tarea no es fácil, prueba de ello es la gran cantidad de grupos que en la actualidad han evidenciado que fueron contruidos de forma muy inconsistente. Hennig reconoció dentro de estos grupos a los parafiléticos y a los polifiléticos. Los *grupos parafiléticos* son aquellos que incluyen al antecesor, pero no a todos sus descendientes. Los *grupos polifiléticos* son aquellos que no incluyen al antecesor inmediato debido a que incluyen a especies o grupos de diferentes antecesores.

En la sistemática tradicional la postulación de hipótesis está sujeta a una mayor libertad. Ella admite la postulación de grupos parafiléticos y polifiléticos como taxones válidos para efectos prácticos. Rzedowski y Kruse (1979), por ejemplo, propusieron en un solo esquema (figura 4.6a) diferentes historias acerca del género *Bursera*. Antes, Mc Vaughn y Rzedowski (1965) dividieron al género en dos secciones reconocibles, *Bursera* secc. *Bursera* y *Bursera* secc. *Bullockia*. Rzedowski y Kruse (1979) sugirieron dos posibilidades sobre el origen del grupo: 1) *Bursera* como grupo parafilético (figura 4.6b) y 2) *Bursera* como grupo difilético (figura 4.6c). Una tercera posibilidad que considere a *Bursera* como grupo monofilético, no es contemplada por estos autores (figura 4.6d). En el primer caso se supone que de un antecesor hipotético se originó *Boswellia*, de la cual se originó la sección *Bursera*, luego ésta dio origen a *Bullockia* y, por último, ésta formó a *Commiphora*. Tanto *Boswellia* como *Commiphora* son taxones que estos autores suponen estrechamente relacionados con *Bursera*, aunque están ubicados en otras familias diferentes a Burseraceae. En el segundo caso, los autores suponen que de un antecesor hipotético por un lado se formó *Boswellia* y de ésta se formó la sección *Bursera*; por otro lado, el mismo antecesor dio origen a la sección *Bullockia* y luego ésta generó a *Commiphora*. Sobre todo en este último caso, el género *Bursera* sería un taxón totalmente

artificial. Sin embargo no se plantea que este género sea descompuesto en dos o reubicado taxonómicamente. Para la sistemática cladista, en cambio, los grupos parafiléticos y polifiléticos, luego de haberse reconocido, deben ser desechados para propósitos genealógicos.

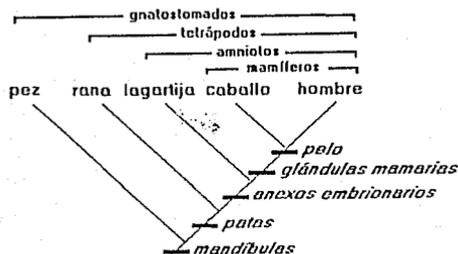


FIGURA 4.5 Un caracter puede ser plesiomórfico, sinapomórfico o autapomórfico, según sea el nivel de análisis. El caracter *patas* es una sinapomorfia que liga a los tetrápodos si el análisis se hiciera para inferir las interrelaciones genealógicas al interior de los cordados, pero sería una simplesiomorfia si se tratase de inferir las interrelaciones genealógicas de los Amniota (modificado de Crisci y Morrone, 1990).

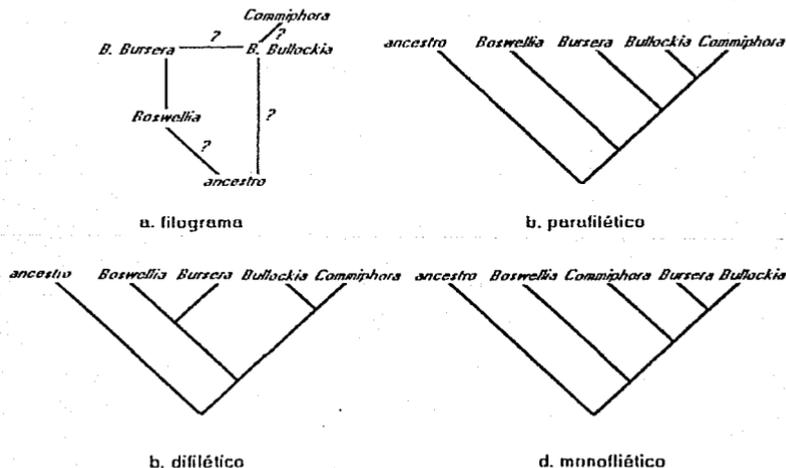


FIGURA 4.6 Tres hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas del género *Bursera*. An: antecesor; Bos: *Boswellia*; B1: *Bursera* Sec. *bursera*; B2: *Bursera* Sec. *bullockia*; Com: *Commiphora*. Basado en Rzedowski y Kruse (1979).

Tanto los grupos monofiléticos como los parafiléticos y polifiléticos están contruidos por caracteres y, más particularmente, por sus estados de carácter. El postulado de monofilia, propuesto por Hennig, es estrictamente metodológico, no es necesariamente ontológico. Son los caracteres los que, al ser propuestos como agrupadores, pueden dejar a todos los miembros de un grupo natural incluidos o no, o bien pueden dejar fuera al antecesor hipotético. En la figura 4.7 se muestran los tres tipos de grupos considerados por Hennig (1968). Los grupos monofiléticos O y P, como se observa, quedan contruidos cuando se hace el agrupamiento con base en los caracteres a y b. Cada estado aparece una sola vez e incluyen a dos o más taxones. Los grupos parafiléticos se contruyen a partir de caracteres simplesiomórficos, sustrayendo grupos divergentes que cuentan con autapomorfías, que es el caso del grupo R, o por "ausencias" como en el caso del grupo de los invertebrados. Los grupos polifiléticos se contruyen a partir de caracteres homoplásicos, por adquisición convergente, como en el caso del grupo Q. Sin embargo, se debe ser cuidadoso en cuanto al papel de los caracteres. Los caracteres no *definen* a los grupos, lo cual sería una justificación esencialista, pero si son un recurso para *reconocer* a los grupos.

| Caracter | Tipo   | Grupo             | Taxones que incluye |
|----------|--|-------------------|---------------------|
| <i>a</i> | sinapomórfico                                | O<br>Monofilético | A, B, C, D          |
| <i>b</i> | sinapomórfico                                | P<br>Monofilético | F, G, H, I          |
| <i>c</i> | simplesiomórfico y homoplásico (paralelismo) | R<br>Parafilético | B, C, D             |
| <i>d</i> | homoplásico (convergencia)                   | Q<br>Polifilético | A, I                |

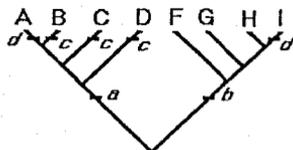


FIGURA 4.7 La condición de monofilético, parafilético o polifilético de los grupos, está determinada por los caracteres con base en los cuales se enlazan.

Un grupo puede confirmar su monofilia si en cualquier caso es resistente (1) a la adición de nuevos taxones por fuera o dentro de él, no considerados por error de muestreo o desconocimiento, y (2) a la adición de nuevos caracteres homólogos, siempre que manifiesten convincentemente homología estricta. Así, cuando se postula a un grupo como monofilético, lo que se propone en realidad es una hipótesis de interrelación histórica que puede ser potencialmente probada a la luz de nuevas sinapomorfías. Si se incluyen nuevas especies que pertenezcan al grupo y que no habrían sido consideradas y el agrupamiento se mantiene, entonces el grupo puede seguir siendo calificado de monofilético. Monofilia, desde una perspectiva metodológica, implica adicionalmente estabilidad o robustez en las clasificaciones.

#### 4.4 POSTULACIÓN DE HIPÓTESIS DE POLARIDAD EVOLUTIVA.

**El problema de la polaridad de los caracteres.** Cuando el cladismo traslada el problema de la inferencia de la ancestría-descendencia de las especies a los estados de carácter, que provienen de antecesoros comunes, se enfrenta a una tarea que es, sin duda, el punto clave de esta escuela: el rigor y consistencia de las hipótesis de dirección de cambio evolutivo. Ellas determinan la consistencia o inconsistencia de las hipótesis cladistas. La generación de hipótesis acerca de la dirección del cambio evolutivo o polaridad evolutiva ha dado lugar a una gran cantidad de propuestas y contrapropuestas que han mostrado diferentes limitaciones e inconvenientes en su aplicación. Podemos ilustrar este problema con un ejemplo: algunas cactáceas muestran espinas dispuestas en areolas con simetría radial y todas las espinas tienen forma de agujas cilíndricas. Otras especies de cactáceas, en cambio, poseen espinas insertas en areolas con simetría bilateral que además muestran diferenciación entre las que se ubican en la periferia de la areola y las que se ubican en la parte central. Tenemos entonces un par de caracteres doble estado que son congruentes entre sí. Los caracteres y sus estados son los siguientes:

*Simetría de las areolas:* radial (estado A); bilateral (estado B).

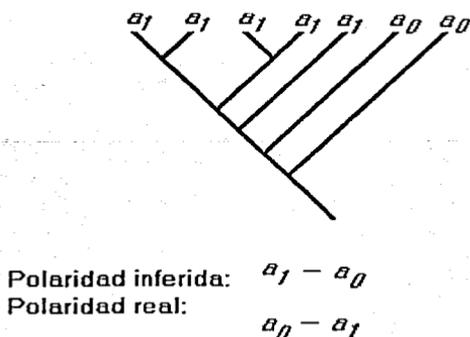
*Diferenciación entre espinas:* todas iguales (estado A); diferentes según su inserción, ya sea periférica o central (estado B).

Bajo la consideración anterior, para cualquiera de los dos caracteres, hay dos hipótesis posibles de polaridad o cambio evolutivo, que pueden plantearse así: 1) A→B: el estado A es plesiomórfico y B es apomórfico, en otras palabras A antecede a B, en el tiempo, o 2) B→A: el estado B es plesiomórfico y A es apomórfico (B antecede a A). La decisión entre cualquiera de las dos hipótesis requiere de una evaluación previa mediante algún criterio. En ausencia de cualquier hipótesis de polaridad o con el fin de someter éstas a prueba se puede explorar algún criterio de evaluación.

**Criterios de polarización de estados de carácter.** Se pueden reconocer dos clases de criterios que han sido utilizados para darle dirección a las series de estados de un carácter. Por una parte están los criterios de polarización individual, que se aplican cuando se trata de dar dirección a una sola serie de estados de carácter. Por otra parte están los criterios de polarización grupal, que se aplican generalmente para confirmar o evaluar hipótesis a partir de un conjunto de

hipótesis individuales, o bien se aplican cuando no hay evidencia suficiente para postular una hipótesis de dirección de un carácter. Los criterios de polarización individual que se han aplicado son: (1) criterio del grupo interno, (2) criterio del grupo externo, (3) ontogenia, (4) criterio paleontológico y (5) conocimiento de la naturaleza de la evolución. Los criterios grupales son: (1) correlación de caracteres, (2) tendencias evolutivas, (3) órganos rudimentarios y (4) asociación de caracteres (correlación de series de transformación).

**Criterios Individuales.** En el cuadro 4.6 se muestra un resumen esquemático de los principales criterios individuales para proponer hipótesis de polaridad evolutiva. Bajo la idea general de que lo común es primitivo, se han desarrollado dos criterios de polarización a veces confundidos. Por un lado el *análisis del grupo interno* establece que el estado más común en las especies de un grupo bajo análisis, es el plesiomórfico. Por otra parte el *análisis del grupo externo*, propuesto por Watrous y Wheeler (1981), establece que el estado que se manifiesta con mayor frecuencia en grupos relacionados con el grupo que está bajo análisis es el plesiomórfico. Ambos criterios, pero sobre todo el primero, han sido criticados fuertemente, con suficientes bases lógicas. En el primer caso, si se aplica a una distribución hipotética como la de la figura 4.8, la suposición de que el estado común dentro del grupo es el plesiomórfico, la polaridad que resulta sería espuria. El segundo criterio es el más usado actualmente, pero siempre se recomienda la aplicación de más de un criterio para proponer hipótesis más consistentes. La idea en que se basa el análisis del grupo externo es que el estado compartido por una parte de los miembros del grupo y por el grupo externo es potencialmente una sinapomorfía que los relaciona en un nivel más bajo de análisis.



**FIGURA 4.8** El uso del criterio de distribución de caracteres por análisis del grupo interno, puede conducir a una polarización errónea de los estados de carácter.

*Criterio de Ontogenia.* Este criterio está basado en la idea de Von Baer de que la ontogenia recapitula la filogenia. Sporne (1956) y Stevens (1980) coinciden en que la amplia aceptación y el uso de esta regla en la primera mitad de este siglo sólo se restringió al aspecto funcional de los caracteres, pero no se utilizó este principio para hacer inferencias sobre filogenia en sentido estricto, a pesar del enunciado de la regla. La versión actual del criterio ontogenético se circunscribe a la postulación de que los estados jóvenes de un organismo *pueden* repetir los estados jóvenes de un antecesor (Stevens, 1980, Wiley, 1981, Llorente, 1989). Esto es congruente con los fundamentos de la sistemática de Hennig (1968), quien dijo que el método comparativo de la biología sólo debería aplicarse en estados de desarrollo equivalentes. En la sistemática cladista sólo serían comparables dos semaforontes similares. Un *semaforonte* representa el conjunto de caracteres que describen un estadio de desarrollo particular de un organismo (Hennig, 1968); son los caracteres en un estado de tiempo del individuo. Así, sólo son comparables las larvas de una especie con las larvas de otra especie, las pupas con las pupas y, así sucesivamente, en grupos con una metamorfosis similar. Sería incorrecto hacer comparaciones entre los estados adultos y los estados jóvenes de desarrollo para inferir polaridad evolutiva, sobre todo en las plantas, las cuales poseen una ontogenia abierta (Stevens, 1980), es decir, las secuencias de desarrollo de una especie son difíciles de comparar con las de otras especies debido a que existen frecuentemente estructuras apomórficas en todas ellas.

*Criterio Paleontológico.* La utilidad del registro fósil como un elemento de juicio para inferir polaridad evolutiva ha sido considerado desde muy valioso, particularmente por los botánicos (Stevens, 1980), hasta inútil, sobre todo por los sistematas cladistas y los pan-biogeógrafos (Patterson, 1981; Croizat, 1981). La idea central del criterio paleontológico dice que los estados de carácter que aparecen en los estratos más antiguos del registro fósil son los plesiomórficos. Esto se ha puesto en duda en virtud de que el registro fósil preserva los especímenes aleatoriamente. Por ejemplo, si en un periodo geológico hubo estructuras plesiomórficas, y ellas no tuvieron oportunidad de preservarse y las apomórficas sí, luego en un periodo más reciente ocurre lo contrario, entonces es posible que la polaridad inferida esté invertida y sea incorrecta. El valor del registro fósil, sólo cuando está bien preservado a lo largo de muchas épocas y periodos puede ser útil para: (1) proporcionar taxones adicionales que pueden aportar nuevos datos morfológicos y ontogenéticos, que deben considerarse de igual peso que las especies recientes, (2) incrementar el conocimiento acerca de la distribución geográfica de un taxón en el pasado, (3) ayudar a establecer una edad mínima para un taxón particular, y (4) reconocer biotas fósiles que pueden ser examinadas como patrones no reconocibles en biotas más recientes o más antiguas (Grande, 1985). Bajo el principio de actualismo y con perspectivas ecológicas, las formas fósiles también pueden indicar paleoambientes y sus cambios ordenados en el tiempo, entre otros aspectos.

*Naturaleza de la Evolución.* Desde la aceptación de la teoría de la evolución, siempre ha habido una tendencia a suponer que la evolución produce (a través del tiempo) estructuras cada vez más organizadas, complejas y/o especializadas (Stevens, 1980); con base en ello, se han postulado hipótesis de polaridad para inferir filogenia. En botánica se ha adoptado de modo generalizado la hipótesis de la tendencia evolutiva hacia la producción de estructuras más simples y económicas (Jones, 1986). Estas grandes tendencias deben ser tomadas con reserva y es

preferible que su postulación involucre un conjunto consistente de evidencias. De acuerdo con Papavero (com. pers.), tales hipótesis *a priori* son innecesarias y más bien se desvían de los postulados teóricos de la sistemática hennigiana.

*Distribución geográfica de estados de carácter.* Con base en la regla de la progresión de Hennig (1968), se supone que dentro del área de distribución de un grupo hay patrones de distribución de estados de carácter. Según esta regla de progresión corológica, las especies que se localizan en la periferia de la distribución de un taxón mostrarían los estados de carácter apomórficos. Con base en ello, Hennig y más tarde Brundin (1966), propusieron historias de dispersión de las especies desde un centro de origen. Esta regla ha sido puesta en duda en función de dos aspectos, primero, porque no hay base lógica para suponer que las especies nuevas tengan "preferencia" por producirse en el centro o en la periferia o en cualquier otro lugar particular; en segundo, porque si tal cosa existiese, no representaría ninguna información relevante, pues en innumerables casos sería imposible determinar patrones y, por ende, sus causas y direcciones. En el ámbito del dispersionismo, la posibilidad de que ocurra este patrón se ha utilizado como base para apoyar la proposición de hipótesis diametralmente opuestas (ver capítulo 2).

**Criterios Grupales.** *Correlación de caracteres.* La correlación de caracteres se ha usado bajo la suposición de que los caracteres primitivos ocurren juntos. Esto implica que debería haber especies típicamente plesiomórficas (plesiotípicas). Esto se fundamenta en el hecho de que las plesiomorfías en un nivel de análisis más amplio, se manifestarían como sinapomorfías. Si dos o más sinapomorfías conforman a un grupo, entonces es posible observar esa correlación en la distribución de los caracteres primitivos, en tanto que las autapomorfías no mostrarían un patrón particular de distribución. El criterio de correlación es importante cuando se tienen dos o más caracteres cuyas hipótesis de polaridad evolutiva están fuertemente apoyadas por evidencias de diferentes criterios de polarización individual (*asociación de caracteres*). En esos casos se supone que un carácter de polaridad dudosa, que observe un comportamiento correlacionado con otros de polaridad bien definida, lo más probable es que dicho carácter tenga la misma historia que los demás (congruencia histórica).

Cuando ninguno de los estados de carácter está polarizado de antemano, Stevens (1980) sugiere que los estados de carácter extremos -que son combinables (compatibles)- son plesiomórficos. Si a la correlación de caracteres se asocia después la evidencia del registro fósil, entonces la hipótesis de polaridad adquiere mayor consistencia. Este criterio ha sido criticado por tres razones: 1) porque la correlación puede ser en varios sentidos (correlación entre plesiomorfos, entre apomorfos, o en los dos niveles), por lo tanto la correlación puede no indicarnos nada acerca de la dirección del cambio evolutivo, 2) porque no es claro qué valor puede tener la evidencia del registro fósil, y 3) porque se puede pasar por alto el papel que juega la selección natural en la fijación de los estados de carácter, en otras palabras, puede haber correlación importante entre estados homoplásicos, producidos por evolución convergente (Stevens, 1980).

*Tendencias Evolutivas y secuencias lógicas en los caracteres.* Para muchos grupos existe literatura importante acerca de las tendencias evolutivas. Inclusive Jones (1986) resumió un

conjunto significativo de las tendencias evolutivas generales para las plantas vasculares que pueden ser útiles para resolver problemas de polaridad a nivel muy general, quizá órdenes y hasta familias.

Rzedowski y Kruse (1979) encontraron en *Bursera* diferentes tendencias evolutivas. Una de ellas es la tendencia a la reducción del ariloide que cubre la semilla. Rzedowski sugirió que el grupo de los cuajotes es el más primitivo, con base en diferentes evidencias entre las que incluye al registro fósil. Todos los cuajotes (*Bursera*, Sección *Bursera*) tienen frutos cuyas semillas están cubiertas en su totalidad por una membrana ariloide (no es un arilo verdadero); en los copales (*Bursera*, Sección *Bullockia*), la semilla está cubierta sólo parcialmente. En esta última sección Rzedowski y Kruse (1979) descubrieron tres condiciones diferentes: hay especies que muestran típicamente un fruto cuya semilla está cubierta casi en su totalidad por un arilo, siempre en más de sus tres cuartas partes; en otras especies, en cambio, el arilo cubre la mitad o menos de la semilla, salvo en sus cantos, donde el ariloide alcanza casi la punta; una tercera condición es cuando el ariloide sólo cubre una pequeña área cerca de la base, esto es observado en dos o tres especies que no tienen mayor relación entre sí. Por eso, Toledo (1982) reconoció únicamente los tres primeros estados, los cuales pueden ser ordenados bajo la hipótesis de Rzedowski y Kruse, de acuerdo con la figura 4.9. Hay una polémica en torno al valor de estos caracteres que muestran homología estricta en unos estados y homoplasia en otros (Archie, 1989, 1990, Farris, 1989b, 1991).

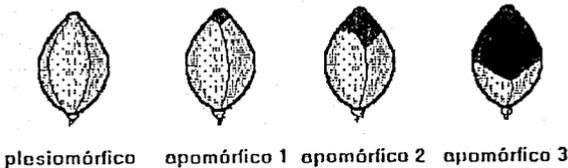


FIGURA 4.9 Entre las tendencias evolutivas de *Bursera*, sugeridas por Rzedowski y Kruse (1979), está la tendencia a la reducción del ariloide.

**Organos Rudimentarios.** Los llamados órganos rudimentarios son estructuras que se supone se produjeron por adaptación y que se muestran degenerados debido a la pérdida de funcionalidad. Así, la manifestación de órganos rudimentarios se puede calificar de novedad evolutiva, es decir, considerarlos como apomorfías. La inferencia de polaridad de estados de carácter a partir de este criterio es un recurso más bien secundario.

| Criterio                   | Definición del estado plesiomórfico:   |
|----------------------------|--|
| Análisis del grupo interno | El estado de carácter más frecuente dentro del grupo analizado.  |
| Análisis del grupo externo | El estado de carácter que se presenta sólo en el grupo o grupos externos que se suponen se encuentran estrechamente relacionados con el grupo analizado.   |
| Ontogenia                  | Los estados jóvenes de un organismo pueden repetir los estados jóvenes del antecesor.  |
| Paleontología              | La secuencia cronológica de los estados de carácter en el registro fósil indica su polaridad evolutiva. Por lo tanto el estado de carácter propio del espécimen más antiguo es el plesiomórfico.   |
| Naturaleza de la evolución | <p>Regla de la eficiencia funcional: Se supone que existen tendencias generales en los organismos hacia la eficiencia morfológica y fisiológica. El estado de carácter más generalizado es el plesiomórfico.</p> <p>Regla de la desviación: En la distribución de un grupo debido a la formación de especies en la periferia, se esperarían encontrar los estados plesiomórficos en las especies que se encuentran en el centro de la distribución y los estados apomórficos en las de la periferia.</p> |

**CUADRO 4.6.** Principales criterios que se han utilizado para establecer la polaridad evolutiva de una serie de estados de un carácter.

**La codificación en hipótesis de polaridad evolutiva.** Los tipos de codificación usados en el análisis cladístico están sujetos al comportamiento global de los caracteres analizados. La codificación binaria simple sólo se usa cuando se distingue para cada uno de los caracteres involucrados un único estado derivado. Así, se asigna un 0 cuando un taxón muestra el estado plesiomórfico y un 1 cuando se presenta el estado apomórfico. En cambio, cuando en un carácter se distingue más de un estado derivado, entonces se puede considerar dos posibilidades, una es que se plantee una sucesión lineal de los estados de carácter, por ejemplo 0→1→2→3, que indica que del estado ancestral 0 se derivó el estado 1, luego 1 dio origen a 2 y éste produjo el 3. Otra es que la dirección de los estados no sea lineal. En ese caso se puede recurrir a una codificación binaria aditiva (figura 4.10), la cual consiste en codificar con 0 la ausencia de un estado de carácter y con 1 su presencia. En ese caso, la presencia de un estado derivado obliga a codificar también con 1 la presencia de todos sus estados antecesores. Otra posibilidad, considerada por todos los programas de cómputo actuales, para la construcción de cladogramas, es la declaración

en el archivo de datos que ese estado particular no tiene un orden definido, lo cual también puede ser útil en el caso de que no se tuviese una hipótesis sólida acerca de la secuencia de los estados derivados y sólo se tengan evidencias acerca de cual de los estados es el antecesor.

| Binaria simple  | Multiestado simple   | Binaria aditiva   |
|---|--|---|
| <p>Todos los caracteres muestran sólo dos estados: 0-1</p> <p>caracteres</p> <p>t a b c d e</p> <p>a A 1 0 0 0 0</p> <p>x B 1 1 0 0 0</p> <p>o C 0 0 1 1 1</p> <p>n D 0 0 1 1 0</p> <p>e</p> <p>s</p> | <p>Hay caracteres con un estado plesiomórfico y más de uno apomórfico en secuencia lineal 0-1-2</p> <p>caracteres</p> <p>t a b c d e</p> <p>a A 2 3 2 1 1</p> <p>x B 2 2 1 1 1</p> <p>o C 1 1 1 1 1</p> <p>n D 0 0 0 0 1</p> <p>e</p> <p>s</p> | <p>Hay caracteres con más de un estado apomórfico que muestra polaridad no lineal: 0-1-2</p> <p>↓</p> <p>3</p> <p>caracteres</p> <p>t a<sub>0</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>3</sub>b c d e</p> <p>a A 1 1 1 0 1 0 1 1</p> <p>x B 1 0 0 1 1 1 0 0</p> <p>o C 1 0 0 1 1 1 1 0</p> <p>n D 1 0 0 0 0 0 0 0</p> <p>e</p> <p>s</p> |

FIGURA 4.10 Tres tipos comunes de codificación de estados de carácter usados en sistemática cladista. En la codificación binaria aditiva el carácter a<sub>0</sub> se elimina debido a que no es informativo.

Un aspecto que no se debe perder de vista es que cuando se construye una matriz de datos para análisis cladístico, no se están codificando datos simples, en sentido estricto. Se están proponiendo diferentes hipótesis de cambio evolutivo. Es por ello que el cladismo considera a su método típicamente hipotético-deductivo. En él las hipótesis particulares producen hipótesis de mayor generalidad, los cladogramas.

#### 4.5. HIPÓTESIS DE INTERRELACIÓN GENEALÓGICA.

¿Parecido o parentesco? Se ha hecho énfasis en el concepto de interrelación genealógica como concepto central del cladismo. Un problema y debilidad fundamentales para el cladismo, hasta la década de 1970, fue la selección de un conjunto de herramientas cuantitativas de las que se pudiesen echar mano, respetando los principios teóricos postulados por Hennig. La cuantificación a la que pretendía acceder el cladismo debía entonces "medir" parentesco y no parecido. Por ejemplo, cuando en el algoritmo de Wagner se elige el uso exclusivo de la distancia de Manhattan, entre más de sesenta coeficientes descritos hasta ahora en la literatura, tal elección no responde a que sea sencilla de calcular, sino a la congruencia con los fundamentos hennigianos.

En la figura 4.11 se ilustra la diferencia de la distancia de Manhattan con respecto a otros coeficientes, la euclidiana y la euclidiana al cuadrado. Cuando se trata de dos variables (caracteres posiblemente), la distancia de Manhattan ( $M$ ) representa geoméricamente el recorrido por los catetos; la distancia euclidiana ( $E$ ) representa el recorrido por la hipotenusa y la euclidiana al cuadrado ( $E^2$ ) representa la superficie del cuadrado construido sobre la hipotenusa. Si se observa detenidamente,  $M$  es la única distancia que varía, en este ejemplo, al tamaño neto de los catetos y, por lo tanto, nos puede indicar el número de cambios totales que ocurren en todas las variables. Las otras dos métricas,  $E$  y  $E^2$ , pueden simplemente ocultarlos o distorsionarlos. Dos triángulos rectángulos, con diferentes distancias por los catetos, pueden tener la misma distancia por la hipotenusa. Las métricas  $E$  y  $E^2$  son útiles si queremos buscar los cambios promedio entre un par de entidades, pero si lo que nos interesa es conocer la relación entre un par de entidades de acuerdo, con base en el número de diferencias absolutas, entonces la distancia  $M$  es la más adecuada. Por ello, todos los algoritmos para inferir filogenia, que ha desarrollado el cladismo adoptan la métrica de Manhattan, en virtud de que su pretensión es conocer qué tanto se relaciona una especie con otra, de acuerdo con el número de cambios evolutivos netos. La elección de esta distancia en relación con otras métricas alternativas no responde pues a un criterio de sencillez u operatividad, sino a un fundamento teórico.

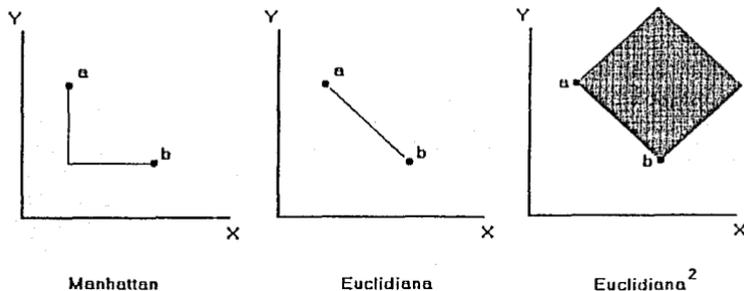


FIGURA 4.11 Interpretación geométrica de tres distancias para medir diferencias o relaciones entre dos entidades  $a$  y  $b$  (taxones o áreas, por ejemplo). La distancia de Manhattan es una medida absoluta de las diferencias entre entidades. En cambio, diferentes medidas de catetos pueden dar las mismas hipotenusas.

**Redes, árboles y cladogramas.** Considere un conjunto de  $n$  taxones o unidades de clasificación en general (puede tratarse incluso de áreas o localidades) (figura 4.12a). ¿Cómo conectar las  $n$  entidades en grupos cada vez más inclusivos? ¿Por dónde comenzar los enlaces? Y, sobre todo, considere el problema de conectar los  $n$  puntos reales o hipotéticos con una serie de segmentos de recta, de tal forma que sumen la menor distancia posible. Un problema análogo puede considerarse cuando se trata de conectar un conjunto de ciudades con una cantidad mínima de cable para suministrar energía eléctrica, o para comunicarlas por teléfono. Este problema que es hoy de aplicación general, se le conoce como el *Problema de Steiner* o como el *Problema de la Red Mínima*. De manera general, este problema fue publicado formalmente en 1934 por Miloš Kösler y Vojtech Jarník en lengua eslava. Desgraciadamente, al igual que la obra de Hennig,

escrita en alemán, el problema no se popularizó hasta 1941 cuando Richard Courant y Herbert Robins lo incluyeron en su libro *What is Mathematics?*, quienes adjudicaron la autoría del problema a Jakob Steiner, profesor de matemáticas de la Universidad de Berlín, a mediados del siglo pasado (Bern y Graham, 1989).

Una primera solución al problema de la red mínima consistió en unir punto por punto hasta encontrar la combinación que resulta en la menor distancia. Este tipo de solución, que no propone puntos intermedios para disminuir la longitud de la red, es conocida como *redes de tendido mínimo*<sup>1</sup> (figura 4.12b).

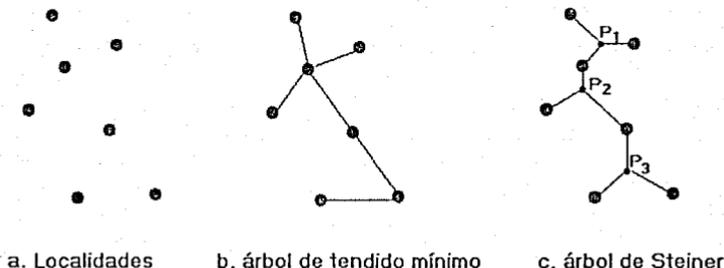


FIGURA 4.12 Dos soluciones al problema de Steiner. (a) Las localidades antes de ser unidas, (b) Solución mediante un árbol de tendido mínimo, (c) solución mediante árboles de Steiner que consideran la designación de puntos intermedios  $P$ , para ligar las entidades y hacer aun más corta la distancia del árbol.

Un segundo grupo de soluciones son aquellas que recurren al uso de puntos intermedios. Este tipo de soluciones fueron propuestas independientemente por Evangelista Torricelli y Francesco Cavalieri. Su método se basa en buscar los puntos intermedios  $P$ , llamados puntos de Steiner, que operan como vértices de rectas que proceden de los puntos a unir. La solución de Torricelli y Cavalieri consiste en localizar los puntos  $P$  buscando que las rectas que coinciden en él formen ángulos de  $120^\circ$  o más (figura 4.12c). Las soluciones que utilizan puntos intermedios se conocen como redes o árboles de Steiner. El cómputo de las redes de Steiner es mucho más complicado que el de las redes de tendido mínimo. Para enlazar 10 puntos pueden haber hasta 512 subconjuntos que contengan de 2 a 9 puntos; entre ellos hay, por ejemplo, 45 conjuntos de 8 puntos que involucran dos millones de secuencias de reemplazo (Bern y Graham,

<sup>1</sup>En inglés el término es *minimum spanning tree*. En la versión en español del artículo aparece traducido como *árboles de tendido mínimo*. Morrone y Crisci (1990) tradujeron el término como *árbol valuado mínimo*.

1989). Es lógico pensar que una solución aproximada requiere del uso de equipo de cómputo de gran capacidad. El problema de Steiner es de ese tipo de problemas que tienen una solución real que nunca es alcanzada con certidumbre. Generalmente, las soluciones se expresan como aproximaciones a las que hay que asociarles una probabilidad.

En la literatura de este tema se observa frecuentemente un uso indiscriminado de los conceptos de redes y árboles, y de árboles y cladogramas, siempre como equivalentes. En efecto, puede haber alguna equivalencia. Un árbol es un tipo particular de red y un cladograma es un tipo particular de árbol. Los árboles son redes cuya secuencia de enlaces tiene una dirección definida, ya sea a partir de uno de sus puntos o de uno de sus internodos (conexiones). Las redes de Wagner, usadas por el cladismo, se convierten en árboles si se define un punto que opere como raíz de la red. A partir de este punto puede orientarse el resto del árbol, uniendo a los demás puntos, en puntos intermedios. Cuando uno puede elegir por dónde comenzar las conexiones, el número de posibles soluciones disminuye enormemente pero su cálculo sigue siendo bastante complicado. En los árboles de tendido mínimo, usados por la pan-biogeografía, uno de los enlaces es elegido como línea de base desde la cual se orienta al resto de los enlaces. Entonces la dirección de un árbol no parte necesariamente de la periferia (ver Page, 1987).

Todos los algoritmos de parsimonia utilizados por el cladismo están "inspirados" en las redes de Steiner y tienen entre sus particularidades: (1) que las entidades a unir son taxones, (2) el uso de la distancia de Manhattan, como herramienta para estimar la distancia genealógica entre los taxones y la longitud de los cladogramas, (3) los puntos de Steiner que representan antecesores hipotéticos, y (4) son árboles porque todos los enlaces tienen una dirección que procede siempre desde un punto que funciona como raíz y que se supone es el antecesor hipotético de todos los taxones analizados.

**El Cladograma.** Se ha insistido a lo largo de este trabajo en definir implícitamente a un cladograma como un árbol de interrelación genealógica o como hipótesis de interrelación genealógica. En un contexto epistemológico, un cladograma es, antes que nada, una hipótesis. Es una hipótesis acerca de las relaciones de ancestría común inmediata que guardan entre sí las especies o, en general, los taxones.

En el contexto de la lógica, un cladograma puede ser modelado como un tipo de gráfica llamada *n*-árbol (figura 4.13). Un *n*-árbol *T* es un árbol ramificado que tiene cada punta etiquetada con un único elemento del conjunto *S*, donde *S* es el conjunto  $\{s_1, \dots, s_n\}$  de objetos estudiados tales como taxa o áreas. El conjunto de todas las puntas arraigadas a un nodo interno del *n*-árbol es el grupo (cluster) de este nodo. El cluster de un *n*-árbol *T* sobre *S* satisface las siguientes condiciones (Page, 1988)<sup>2</sup>:

1.  $S \in T, \emptyset \in T$
2.  $\{s\} \in T$  para toda  $s \in S$
3.  $A \cap B \in \{\emptyset, A, B\}$  para toda  $A \in T$

<sup>2</sup> Aquí se sigue la notación de Page (1988).

Los grupos o conjuntos más simples  $\{\{s_1\}, \dots, \{s_n\}\}$  de un cladograma son los términos del cladograma, los grupos no-simples son llamados componentes (Nelson y Platnick, 1981). El componente trivial  $\{s_1, \dots, s_n\}$ , es el componente 0. La tercera condición de los componentes debe satisfacer lo que se llama *combinabilidad* (Nelson, 1979) o *compatibilidad* (Estabrook, McMorris y Meacham, 1985).

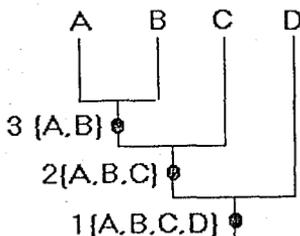


FIGURA 4.13 Un n-árbol para cuatro taxones.

Una definición más completa de lo que es un taxón y un cladograma es aportada por Abe y Papavero (1992). Un taxón está definido por una colección de objetos  $o$  que constituyen la *extensión* del taxón; además de una serie de atributos o notas  $n$  que los liga, los cuales representan la *intensión* del taxón. La definición de universo taxonómico de Abe y Papavero (1992) (ver también Papavero y Abe, 1992) es aún más elemental que la monofilia de Page (1988):

"Sea  $U$  una familia cualquiera no vacía y finita de conjuntos no vacíos y finitos  $x_i$ , ( $x_i = 1, 2, 3, \dots, n$ ) de organismos. Un universo  $U = \{x_1, x_2, x_3, \dots, x_n\}$  se llama un *universo taxonómico* (y se denota  $UT$ ) si:

1. Cada individuo (organismo, o parte de un organismo)  $i_j$  de cada  $x_j$  ( $j = 1, 2, 3, \dots, n$ ) posee un número finito de caracteres  $x_n$  ( $n \geq 2$ ), que son partes de  $i_j$ , y
2. Existe por lo menos un carácter  $x$  que es parte común a todos los individuos de cualquier conjunto del universo."

Así, un grupo es monofilético si la intersección de las intensiones de sus especies es diferente del conjunto vacío. Esa intersección no vacía representa las sinapomorfias que ligan al conjunto como monofilético (Abe y Papavero, 1992).

Por otra parte el concepto de componente enunciado por Nelson y Platnick (1981), es equivalente a la unión extensional de los elementos del universo taxonómico. No son equivalentes a las sinapomorfías, pero también constituyen hipótesis de interrelación.

#### 4.6 CONSTRUCCIÓN DE CLADOGRAMAS.

Tres estrategias. Existen dos grandes grupos de algoritmos para la construcción de cladogramas. Por un lado están los algoritmos de parsimonia, cuyo objetivo es encontrar el árbol de menor longitud que una a todos los taxones bajo análisis. La idea es encontrar aquel cladograma que minimice el número de cambios evolutivos y, por lo tanto, que minimice el número de homoplasias. Por otro lado, están los algoritmos de compatibilidad, cuyo objetivo es encontrar el árbol más consistente, es decir, aquel que contenga el máximo número de hipótesis compatibles.

Entre los algoritmos de parsimonia más usados están el de *Wagner* (Farris, 1970) y el de *Rama y Enlace* (*Branch and Bound* de Hendy y Penny, 1982), que es una modificación del de *Wagner*. El algoritmo de *árboles de Wagner* se basa en la determinación de distancias de Manhattan para establecer la relación entre diferentes taxones. Este algoritmo requiere de la designación previa de un antecesor. Luego se busca el taxón más cercano al antecesor, es decir, el que muestre un menor número de cambios evolutivos con respecto al antecesor. Después se determinan las características de un antecesor hipotético que dio origen a ambos taxones. El algoritmo busca entonces al siguiente taxón más relacionado, ya sea con el antecesor hipotético o con el otro taxón que antes previamente se ligó. Se vuelven a determinar las características de un segundo antecesor hipotético del que se derivó este taxón y así, sucesivamente, hasta ligar todos los taxones analizados. Los antecesores hipotéticos inferidos mediante el algoritmo de *Wagner* no son más que los nodos de ramificación de un cladograma.

Bajo el criterio general de *compatibilidad*, se busca el conjunto mayor de hipótesis compatibles (Meacham y Estabrook, 1985). Dos hipótesis son compatibles, (a) si son iguales, (b) si una incluye a la otra, o (c) si son independientes (este criterio se ilustra en la figura 5.3, del capítulo siguiente). Las tres condiciones anteriores se pueden resumir en términos de que dos hipótesis son compatibles, si no se contradicen. Cualquier conjunto de hipótesis compatibles se denomina como *clique*. Los métodos de compatibilidad buscan entonces los árboles que involucran a los cliques más grandes y estiman la bondad de cada hipótesis de interrelación de acuerdo con la diferencia entre el número de caracteres o componentes que conforman un clique y aquellos que son incompatibles con cualquiera de ellos. Esto es, si tenemos dos o más cladogramas construidos por este método, hemos de preferir aquel o aquellos que hacen mínima la diferencia positiva entre los componentes compatibles de un clique menos los que quedan fuera de él. Aunque los métodos de compatibilidad no son usados por el cladismo en sistemática, cabe aquí mencionarlos debido a su uso reciente en biogeografía cladista (Page, 1988).

#### 4.7 CRITERIOS DE SELECCIÓN DE CLADOGRAMAS POR PARSIMONIA.

La construcción de árboles de interrelación genealógica fue planteada inicialmente por el cladismo a partir del principio epistemológico de la parsimonia. La búsqueda de las hipótesis de interrelación genealógica que impliquen el menor número posible de homoplasias sólo es una interpretación del principio de parsimonia, no es en sí mismo el principio. El principio de parsimonia tiene una connotación mucho más amplia en la ciencia, como ya se mencionó. Lo que se aplica en cladismo es entonces un criterio de parsimonia que es interpretado, como se verá, de diferente manera, de acuerdo con el tipo de homoplasias que es posible que ocurran o no en el mundo real.

El primer procedimiento que se puede calificar de parsimonia es el conocido como *Parsimonia de Camin-Sokal* (Camin y Sokal, 1965). Este procedimiento sólo utiliza caracteres discretos binarios y supone que sólo son posibles las adquisiciones (cambios  $0 \rightarrow 1$ ) y que nunca ocurren las reversiones (cambios  $1 \rightarrow 0$ ). Las únicas homoplasias admitidas por este criterio son entonces las adquisiciones paralelas y convergentes (cuadro 4.7). El algoritmo de Camin-Sokal consiste en buscar el árbol que involucre el menor número de cambios  $0 \rightarrow 1$  requeridos. Para este procedimiento se puede proponer un antecesor hipotético a partir del cual se construye el árbol, o bien, si no se tienen definidos los estados antecesores de algunos caracteres, se tiene que hacer dos veces el procedimiento. Una considerando un estado como 0 y otra considerándolo como 1.

Bajo el criterio de *Parsimonia de Wagner* se admite cualquier tipo de cambio, incluyendo adquisiciones y/o reversiones paralelas y convergentes (Felsenstein, 1983). El propósito de la parsimonia de Wagner es hacer mínimo el número total de cambios en un cladograma, sin importar si tales cambios son en sentido  $0 \rightarrow 1$  o  $1 \rightarrow 0$ . Siempre se busca la combinación de sentidos que involucre menos cambios.

La llamada *Parsimonia de Dollo* está inspirada en la ley de Dollo: *las estructuras morfológicas complejas se generan muy raramente en la evolución, pero es más común que se pierdan*. Esto significa que las homoplasias por reversión son más comunes que las homoplasias por adquisiciones paralelas o convergentes (Le Quesne, 1974, 1977). La formalización del algoritmo bajo este criterio fue construida y refinada por Farris (1977). Bajo la parsimonia de Dollo los cambios  $0 \rightarrow 1$  sólo pueden ocurrir una vez, pero los cambios  $1 \rightarrow 0$  pueden suceder cuantas veces sea necesario. El criterio de Dollo busca minimizar las reversiones y prohíbe definitivamente las homoplasias por adquisición (Cuadro 4.7).

*Parsimonia considerando polimorfismo*. El criterio usado por Throckmorton (1965) se basa en la suposición de que el origen de las homoplasias fenotípicas se explica por la existencia de un estado previo de polimorfismo genético, que luego se combina con la segregación de variantes morfológicas durante eventos de especiación. La parsimonia del polimorfismo permite la coexistencia de estados plesiomórficos y apomórficos (0/1). Luego los estados revierten hacia un estado fijo (0 o 1) (Felsenstein, 1983). En este criterio se supone que la producción de polimorfismos genéticos ocurren una sola vez por cada carácter, así que la aplicación de este

criterio consiste en hacer mínimo el número de ocasiones en que el polimorfismo es retenido a lo largo de los nodos de un árbol.

| Tipo de Parsimonia               | Homoplasias que minimiza                             | Homoplasias que prohíbe                |
|----------------------------------|--|--|
| <i>de Camin-Sokal</i>            | Adquisición paralela                                 | Reversiones paralelas y convergentes   |
| <i>de Wagner</i>                 | Todas  | Ninguna                                |
| <i>de Dollo</i>                  | Reversiones paralelas y convergentes                 | Adquisiciones paralelas y convergentes |
| <i>considerando Polimorfismo</i> | Compartición de estados plesiomórficos y apomórficos | Ninguna                                |

Cuadro 4.7. Cuatro interpretaciones conocidas de parsimonia. Para explicación ver texto y figura 4.14.

La figura 4.14 ilustra la aplicación de los diferentes criterios de parsimonia para un mismo carácter con dos estados, uno antecesor 0 y otro derivado 1, que se distribuyen en cuatro taxones diferentes. La aplicación de uno u otro criterio se basa en la naturaleza de las fuentes de caracteres. Los dos criterios de parsimonia que se han desarrollado más en los programas de cómputo para el análisis cladístico son el de Wagner y el de Dollo. El uso de la parsimonia de Wagner se ha estandarizado para el análisis de datos morfológicos y la parsimonia de Dollo se ha usado para el análisis de secuencias moleculares.

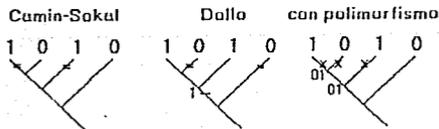


FIGURA 4.14 Tres tipos de parsimonia: la de Camin-Sokal sólo admite los cambios 0→1; la de Dollo prohíbe más de un cambio 0→1 en un mismo carácter, en cambio admite cualquier número de cambios 1→0; la parsimonia bajo la regla de polimorfismo permite la coexistencia en los antecesoros de estados plesiomórficos y apomórficos (0/1) y trata de minimizar el número de veces que una condición polimórfica sea retenida entre los internodos de un árbol.

#### 4.8 EVALUACIÓN, SELECCIÓN Y REDUCCIÓN DE SOLUCIONES EN CLADISMO.

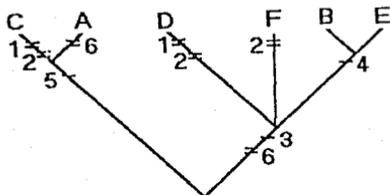
Los cladogramas como resultado: longitud, consistencia y retención. Hay en la actualidad diferentes programas de cómputo para construir cladogramas. Entre los más popularizados por la literatura están el PAUP (siglas que significan Phylogenetic Analysis Using Parsimony), desarrollado por Swofford (1984), y el Hennig86, desarrollado por Farris (1988), los cuales contienen algoritmos de parsimonia. Todos tienen sus particularidades para la construcción de sus matrices de datos y para la salida de datos. Pero hay una serie de estimadores cuyo uso se ha estandarizado. Entre ellos está, por ejemplo, la longitud del árbol, denotada como  $L$ . Esta medida representa el número total de cambios involucrados en un cladograma. Otro es la consistencia de un carácter, la cual se estima mediante el índice  $c=m/s$  (Kluge y Farris, 1969), donde  $s$  indica el número de cambios ocurridos por un carácter en un árbol dado y  $m$  representa el número mínimo de cambios que observaría un carácter si fuese un homólogo estricto. La diferencia entre el número de cambios observados  $s$  y los mínimos esperados  $m$  nos indica el número de homoplasias presentes ( $h=s-m$ ) (Farris, 1989a).

Farris (1973) propuso un índice de distorsión  $d$  para expresar la cantidad de homoplasia como una fracción de la cantidad máxima de homoplasia posible  $g$ :  $d=h/(g-m)$ . Aquí,  $g$ , para un carácter de dos estados, es simplemente el número de taxones que contienen el estado apomórfico. Si un estado apomórfico 1 está presente en cuatro especies de un conjunto de taxones analizados, la condición más "homoplásica" posible de este carácter es que aparezca en las cuatro ocasiones de manera independiente, ya sea como paralelismo o convergencia. Por eso su valor sería  $g=4$ .

A partir del índice de distorsión, Farris (1989a) derivó el índice de retención  $r$  usado en el Hennig86. El índice de retención se calcula como  $r=1-d$ , lo que resulta en  $r=(g-s)/(g-m)$ , el cual se interpreta como un indicador de qué tan homoplásico o no, es un carácter en un determinado cladograma. Su variación va desde una condición totalmente homoplásica 0 hasta una condición de homología estricta 1. La figura 4.15 muestra los diferentes índices calculados para un cladograma dado. Todos los índices pueden calcularse para todo el cladograma, aplicando las mismas fórmulas a las sumatorias de los índices individuales ( $M=\sum m$ ;  $S=\sum s$ ;  $G=\sum g$ ;  $C=M/S$ ;  $R=(G-S)/(G-M)$ ) (Farris, 1989a). Los programas como el Hennig86 y el PAUP tienen así un conjunto de elementos para seleccionar los cladogramas que producen, no sólo por su longitud sino también por su consistencia.

El programa Hennig86 permite, además, permite hacer nuevas iteraciones por el procedimiento de ponderaciones sucesivas, que consiste en calcular para cada carácter un índice ponderado de consistencia  $w=1/xc$  (Farris, 1989a), el cual se multiplica después por 10 y se redondea a números enteros. Ya con los nuevos valores se vuelve a construir una matriz de datos con base en la cual se vuelven a construir los cladogramas más cortos posibles. En estas iteraciones algunos caracteres son más importantes que otros. En la matriz ponderada de la figura 4.15, el carácter 2 ( $w=3$ ) es menos homoplásico que el 1 ( $w=0$ ), y el 6 ( $w=6$ ) es a su vez menos homoplásico que el 2 y el 1. Los caracteres 3, 4 y 5 ( $w=10$ ) son homólogos estrictos y por ello serán más importantes para las siguientes iteraciones. La idea de este procedimiento

es reducir al máximo el número de soluciones mediante el algoritmo mismo, antes de utilizar otros recursos para explorar, evaluar y reducir aún más las soluciones.



| Matriz de entrada   | estimadores resultantes de cada caracter   | Matriz ponderada  |
|---|--|---|
| caracteres<br>t 1 2 3 4 5 6<br>a A 0 0 0 0 1 1<br>x B 0 0 1 1 0 1<br>o C 1 1 0 0 1 0<br>n D 1 1 1 0 0 1<br>e E 0 0 1 1 0 1<br>s F 0 1 1 0 0 1 | parámetros<br>m s g c r w w r 10<br>1 1 2 2 0.5 0.0 0 0<br>2 1 2 3 0.5 0.5 0.25 3<br>3 1 1 4 1.0 1.0 1.0 10<br>4 1 1 2 1.0 1.0 1.0 10<br>5 1 2 5 0.5 0.8 0.4 4 | caracteres<br>t 1 2 3 4 5 6<br>a A 0 0 0 0 10 4<br>x B 0 0 10 10 0 4<br>o C 1 3 0 0 10 0<br>n D 1 3 10 0 0 4<br>e E 0 0 10 10 0 4<br>s F 0 3 10 0 0 4 |

FIGURA 4.15 Estimadores para cada uno de los caracteres involucrados en un cladograma: *c*: índice de consistencia; *r*: índice de retención; y *w*: índice ponderado (o escalable) de retención. Para el cálculo de cada uno de ellos ver el texto. El ejemplo es de J. V. Crisci (comunicación personal).

**Reconocimiento de familias de soluciones.** Hay al menos dos razones por las cuales se hace necesario comparar dos o más cladogramas. Una de ellas es cuando se quiere saber qué tanto se parece un cladograma solución a otros cladogramas que resuelven el mismo problema. De esta forma se pueden agrupar subconjuntos o familias de soluciones de acuerdo con su parecido. Otra razón es evaluar en qué medida las soluciones de interrelación que se obtienen entre un conjunto de áreas reflejan un patrón en sí mismo o si sus arreglos de interrelación se asemejan a los que se obtendrían aleatoriamente.

**Comparaciones entre parejas de cladogramas.** Una forma de medir el parecido entre un par de cladogramas es por medio de la *diferencia simétrica de componentes* (SDC) (Nelson, 1979; Page, 1988, 1989). Esta medida se basa en el cálculo del número de componentes contenidos en uno

u otro cladograma, pero no en ambos. Por lo tanto, se trata de un coeficiente de distancia. Su intervalo de variación oscilaría desde 0, si los cladogramas son iguales, hasta el valor del número total de componentes involucrados, si los cladogramas son completamente diferentes. La distancia se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$SDc | T_1, T_2 | = |T_1| + |T_2| - 2 |T_1 \cap T_2|$$

Donde  $T_1$  y  $T_2$  son los dos árboles que están siendo comparados. Esta distancia tiene una distribución de probabilidad conocida (Hendy *et al.*, 1984) y puede calcularse eficientemente (Day, 1985). El bosquejo de esta distribución, a grandes rasgos, es que la tasa de reconocimiento, el cociente del número de valores numéricamente distintos de SDC entre el número de árboles distintos es muy bajo.

Una alternativa a la diferencia simétrica de componentes es la *diferencia de tripletes* (SDt). Los tripletes son arreglos de tres taxa o áreas, un par de taxa hermanos y su grupo externo (Nelson y Platnick, 1981). Para *n* términos, Page (1989) los llama también "hojas", hay un número de tripletes igual a:

$$T = n(n-1)(n-2)/6$$

Cada triplete tiene tres posibles resoluciones. Cuando un par de cladogramas son comparados, sus tripletes pueden caer en una de cinco clases:

s: tripletes resueltos e idénticos en ambos cladogramas;

d: tripletes resueltos de manera diferente en uno y otro árbol;

r<sub>1</sub>: tripletes resueltos en  $T_1$ , pero no en  $T_2$ ;

r<sub>2</sub>: tripletes resueltos en  $T_2$ , pero no en  $T_1$ ; y

u: tripletes no resueltos en ambos cladogramas.

Un cladograma siempre puede ser expresado como:

$$T = s + d + r_1 + r_2 + u$$

La disimilitud de tripletes (SDt), entre dos cladogramas  $T_1$  y  $T_2$ , puede calcularse (Page, 1988 y 1989) como:

$$SDt | T_1, T_2 | = 2d + r_1 + r_2$$

Esta distancia puede estandarizarse dentro de un intervalo de 0 a 1, si se divide entre

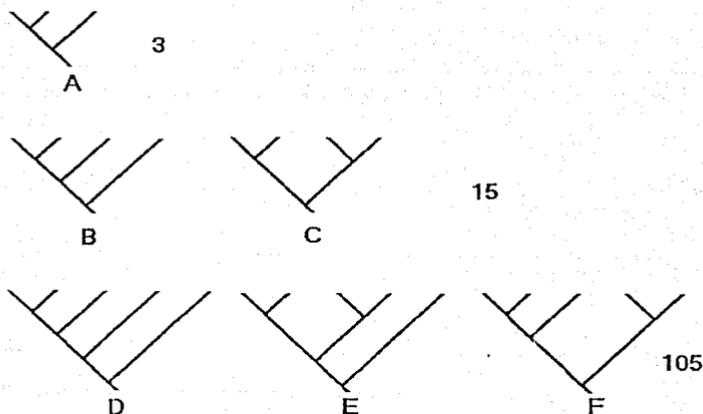
$$2s + 2d + r_1 + r_2.$$

**Evaluación de cladogramas bajo una hipótesis de muestreo.** Ahora nos ocuparemos del segundo problema de comparación, esto es, cuando tenemos que responder a la pregunta de si la estructura de un cladograma refleja un patrón, o es la misma que se esperaría si se diera por azar.

En primer lugar debe considerarse el número de posibles combinaciones y topologías que pueden construirse para un número dado de elementos (taxa o áreas). En la figura 4.16 se observan las tipologías posibles que pueden establecerse para tres taxa (figura 4.16A), para cuatro (figuras 4.16B y C) y para cinco (figuras 4.16D, E y F). Aunque el número de topologías posibles se incrementa aritméticamente al aumentar el número de taxa o áreas, el número de arreglos que resulta de la colocación de estos taxa o áreas sobre las puntas de un cladograma se incrementa geométricamente. Por ejemplo, tres taxa o áreas pueden acomodarse de tres formas distintas sobre la topología 4.16A; cuatro taxa o áreas se pueden colocar en 15 secuencias diferentes sobre las topologías 4.16B y 4.16C; y cinco taxa o áreas diferentes pueden arreglarse de 105 formas diferentes sobre tres topologías distintas (4.16D, E y F) (Felsenstein, 1978b).

El programa COMPONENT 1.5, diseñado por Page (1989a), puede generar árboles al azar bajo dos diferentes hipótesis de distribución. La opción "All trees", produce todos los árboles posibles para un número determinado de elementos (no más de siete); la opción "Equiprobable" genera árboles al azar bajo la hipótesis de que todos los árboles posibles tienen la misma probabilidad de ocurrir. Por ejemplo, se supone que cuando se tienen cinco términos todos los 105 árboles posibles son igualmente probables. La opción "Markovian" genera árboles al azar usando el modelo de Markov (Page, 1989a), que utiliza un algoritmo de ramificación aleatoria estrictamente dicotómica; empieza con un árbol de dos puntas o términos, se elige una de las puntas al azar y se bifurca. Con ello resulta un árbol de tres puntas; una de las tres puntas se elige al azar y se bifurca nuevamente, y así sucesivamente hasta alcanzar el tamaño de árbol deseado.

Si se generan árboles con la opción "Markovian", se produce una distribución de frecuencias conocida (distribución markoviana). Page (1989a) distinguió entre las evaluaciones de cladogramas bajo las hipótesis de Markov y de Equiprobabilidad. Para los árboles construidos a partir de cinco términos (taxones o áreas), de acuerdo con la hipótesis de equiprobabilidad, 60 de 105 árboles mostrarían la topología mostrada en la figura 4.16D; un *peine hennigiano* (Simberloff, *et al.* 1981), es decir, un arreglo de encadenamiento total. La probabilidad asociada a este evento sería de 60/105,  $H_d=0.571$ ; la probabilidad de los arreglos con la topología indicada en la figura 4.16E sería de  $H_d=0.286$ ; y la probabilidad de los arreglos con la topología indicada en la figura 4.16F, es  $H_d=0.143$ . Bajo el modelo de Markov las probabilidades se modifican sustancialmente,  $H_m=0.333$ , para la topología de la figura 4.16D;  $H_m=0.500$ , para la topología de la figura 4.16E, y  $H_m=0/167$ , para la topología 4.16F.



**FIGURA 4.16** Para establecer interrelaciones entre tres taxones o áreas se tienen hasta tres posibilidades en una sola topología (A); con cuatro taxones o áreas hay hasta 15 diferentes posibilidades de arreglo en dos diferentes topologías (B y C); y para cinco taxones o áreas hay hasta 105 formas diferentes de interrelacionarlos en solo tres topologías (D, E y F).

#### 4.9 REDUCCION DE SOLUCIONES POR CONSENSO.

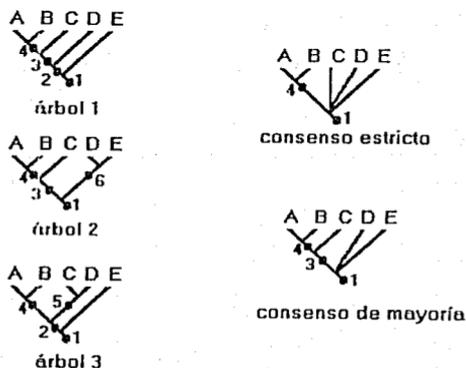
Siguiendo el criterio de parsimonia se puede llegar a soluciones múltiples, pero lo deseable es acceder a soluciones simples. La construcción de soluciones simples se produce bajo procedimientos de consenso. Se han propuesto al menos tres procedimientos diferentes de consenso: (1) consenso estricto (Sokal y Rohlf, 1981); (2) consenso de mayoría (Margush y McMorris, 1981); y (3) consenso de Nelson (Nelson, 1979). A continuación se describe la lógica de cada uno de tales procedimientos.

**Consenso estricto.** Los árboles de consenso estricto se construyen a partir de la selección de únicamente aquellos componentes que son comunes a todos los árboles en conflicto. La desventaja de los consensos estrictos es que, como sucede frecuentemente, a mayor número de árboles se va perdiendo resolución.

**Consenso de mayoría.** Los árboles de consenso construidos por la "regla de mayoría" pueden conducir a árboles más resueltos que los que se producen por un consenso estricto. La regla de mayoría selecciona sólo aquellos componentes que están presentes en más de la mitad de los árboles involucrados. La resolución por esta técnica es mayor que por la regla de consenso estricto para el mismo problema.

Consenso de Nelson. El criterio seguido por Nelson (1979), para construir árboles de consenso, se basa en dos reglas opcionales. La primera opción es elegir los cliques que más se repiten. Recuérdese que un *clique* es un conjunto de componentes lógicamente consistentes o, en otras palabras, compatibles. Si hay empate entre dos o más cliques igualmente frecuentes, entonces se obtiene un consenso estricto de los cliques empatados.

La figura 4.17 ilustra la aplicación de los tres diferentes tipos de consenso para diferentes árboles. Como se observa, los consensos de mayoría y de Nelson son los que ofrecen mayor resolución. Incluso cuando se tiene más de un clique de mayor frecuencia, el consenso de Nelson no es más que un consenso de mayoría.



**FIGURA 4.17.** Aplicación de consensos estricto y de mayoría a tres árboles que agrupan a cinco taxones de forma parcialmente diferente. Los agrupamientos o componentes 1 y 4 se encuentran en los tres árboles y por ello son rescatados por el consenso estricto. En el árbol de consenso por mayoría se incluyen los componentes 1, 2 y 4 porque son los más frecuentes en los árboles a comparar. El consenso de Nelson es en este caso igual al de mayoría; en el caso de que un árbol se repitiera con todos sus componentes (o sea un clique) más que cualquier otro árbol, entonces se elegiría por encima de cualquier otra opción, bajo el criterio de Nelson.

# CAPÍTULO 5

## EL MÉTODO DE LA BIOGEOGRAFÍA DE LA VICARIANZA

### 5.1 FUNDAMENTOS.

La Biogeografía de la Vicarianza es un enfoque general de la biogeografía histórica, que combina algunos aspectos teóricos de la Pan-biogeografía de Croizat con el método filogenético de Hennig (Wiley, 1987).

Wiley (1988b) resumió los dos principios que dan fundamento a la biogeografía de la vicarianza. El primero representa su base ontológica: "la congruencia observada entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de los miembros de dos o más grupos monofiléticos es una evidencia para hipotetizar que ellos comparten una historia común". Los biogeógrafos vicariancistas rechazan las explicaciones *a priori*, de que los patrones comunes se deban a dispersión individual y no correlacionada. Este rechazo equivale al que hace la sistemática cladista respecto a la convergencia de caracteres como la explicación primaria para los patrones genealógicos entre las especies. El segundo principio, que es de naturaleza epistemológica, es la suposición básica de la que parte cualquier método particular propuesto por los biogeógrafos vicariancistas: "la mayoría de tales correlaciones (congruencia entre patrones filogenéticos y biogeográficos) implica que la mayor probabilidad (especificada o no) de esa congruencia de patrones se debe a historia común" (Wiley, 1988b).

Como consecuencia de lo anterior, Wiley señaló que la biogeografía de la vicarianza sugiere que los patrones de covariación (en los patrones filogenético y biogeográfico) son más frecuentes en grupos que comparten una historia común, que en aquellos que han extendido sus áreas de distribución a través de episodios independientes de dispersión, en respuesta a condiciones diferentes. En todo caso, la existencia de patrones comunes implica que la dispersión que se dio, como requisito para la existencia de áreas antecesoras comunes, debió involucrar biotas enteras. La expansión de áreas de distribución, de acuerdo con el vicariancismo, es el modo de dispersión más común para biotas, en ausencia de barreras distribucionales, lo que permite configurar áreas antecesoras correlacionadas, y es además el tipo de dispersión que se requiere para producir patrones correlacionados derivados. Es únicamente en este contexto que el concepto de relación o correlación (*relaciones de área o correlación de patrones*) adquiere significado como una propiedad emergente (Wiley, 1988b).

Así pues, en contra de algunas interpretaciones simplistas, Wiley (1988b) estableció que la biogeografía de la vicarianza no está basada en los principios de que (1) la dispersión es rara, y (2) que la frecuencia relativa de la especiación alopátrica es mayor que la de otros modos posibles de especiación. Si esto es real o no, es un tema de estudio particular que requiere la tarea de una investigación empírica. La biogeografía de la vicarianza no tiene que suponer que

la dispersión es rara o que la especiación alopátrica es la que predomina. En todo caso si se ha mencionado que conceptos como el de *centro de origen*, que es pilar de la biogeografía dispersionista, es inconsistente con el modo de especiación alopátrica, es finalmente una contradicción del programa dispersionista, lo cual no implica que la biogeografía de la vicarianza pretenda atender esta inconsistencia como parte de su proyecto de investigación.

## 5.2 CLADISMO Y VICARIANZA.

Cuando abordamos el estudio de una ciencia en un texto, es común que se mencionen superficialmente sus "relaciones con otras disciplinas". En biogeografía, independientemente del enfoque del investigador, se hace mención de sus relaciones fundamentalmente con la sistemática y la evolución. En el caso particular de la biogeografía de la vicarianza, los nexos con la sistemática cladista son aún más estrechos. Ambas tienen por objetivo la reconstrucción de las interrelaciones históricas (genealógicas), ya sea entre especies o taxa en el caso de la sistemática cladista, como entre biotas o áreas en el caso de la biogeografía de la vicarianza.

La estructura básica que sigue la sistemática cladista para descubrir estas relaciones (Sober, 1988b), es la siguiente: "Hay *objetos* que poseen *propiedades*. Los objetos son taxa y sus propiedades son caracteres de morfología, fisiología, genética, bioquímica, etc. ... La meta es confirmar *hipótesis* acerca de las relaciones de descendencia que se obtienen de esos objetos. Las hipótesis son evaluadas por medio de la visualización de las implicaciones que tienen acerca de cómo las propiedades que tienen los objetos fueron transmitidos a ellos".

En la sistemática cladista se supone que los taxa terminales de un cladograma obtuvieron sus estados de carácter derivados a partir de sus antecesores inmediatos, o que se originaron por mutación espontánea (*novedades evolutivas*). Esto no es algo que una hipótesis afirme y que sea negada por otra. La idea de la transmisión vertical de caracteres no se pone a prueba aquí, sino que simplemente se toma así. Para suponer esto, debemos decir algo acerca del proceso por medio del cual los taxa terminales heredaron los caracteres que poseen.

**Cladogramas de taxa y cladogramas de área.** El método de evaluación de hipótesis de relaciones filogenéticas es el cladograma, es decir, cada cladograma es una abstracción de una hipótesis particular de relaciones. Pero no se debe perder de vista que las hipótesis que compiten son en realidad árboles filéticos, no cladogramas. El interior de un diagrama de ramificación describe eventos de ramificación que ocurrieron antes de que los taxa terminales llegaran a existir (Sober, 1988b).

¿Cuál es el paralelismo entre la estructura abstracta de la sistemática cladista y la metodología usada en la biogeografía de la vicarianza? Para contestar esta pregunta, Sober (1988b) propuso describir primero los *objetos*, *propiedades* y las *hipótesis* que compiten en la biogeografía de la vicarianza.

Los *objetos* son localidades geográficas (frecuentemente áreas geológicas), equivalentes a islas virtuales. Las *propiedades* de estos objetos son los taxa que se encuentran en ellos. Las *hipótesis* consideradas describen cómo los objetos geográficos llegaron a tener relaciones de descendencia común entre ellos. Suponga que tres islas (X, Y, Z) contienen a las especies A, B y C, respectivamente (figura 5.1), y que el análisis cladístico nos dice que el agrupamiento monofilético es (AB)C. Por esto las islas X e Y contienen un grupo monofilético que no se encuentra en Z. De acuerdo con la metodología vicariancista, este patrón de distribución es evidencia de que las islas X e Y están más relacionadas entre sí que cualquiera de ellas con Z.

La presencia de especies hermanas en X e Y, que no se encuentran en Z, es supuestamente un concepto equivalente a la presencia de un carácter apomórfico (derivado) en dos especies y que no se encuentra en una tercera, de tal forma que el agrupamiento específico para las áreas del ejemplo (figura 5.1), es (XY)Z.

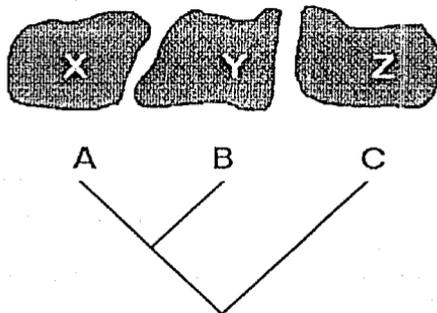


FIGURA 5.1. Tres taxones, A, B y C, habitan tres islas, X, Y y Z. Un análisis de interrelaciones muestra que A y B están más relacionadas entre sí que cualquiera de los dos con C. La conexión causal directa implica que también las islas X e Y están más relacionadas entre sí, que cualquiera de ellas con Z, es decir, que la separación de X e Y como islas independientes fue el evento geológico más reciente.

¿Qué significa decir que dos islas están más estrechamente relacionadas entre sí que con una tercera? Si esta idea biogeográfica es paralela a la idea desarrollada en inferencia filogenética, la respuesta debe ser la que sigue. En el pasado, se considera que todas las biotas de las islas fueron espacialmente continuas. Este objeto geológico integral se partió después en dos. Luego, una vez que una de aquellas partes se dividió nuevamente en dos, encontramos un número actual de localidades no continuas, como las que se consideran en el ejemplo.

De acuerdo con Sober (1988b), la suposición geológica acerca de los procesos de partición que ocurrieron con las áreas del ejemplo, constituye una forma de hipótesis precisamente paralela a las que uno infiere en sistemática cladística. Hay un sentido

completamente literal en tanto que los objetos están relacionados por descendencia unos con otros. La meta de la inferencia es reconstruir cómo están relacionados genealógica o históricamente los objetos ¿cuál es el orden sucesivo de particiones de un objeto que originalmente cohesionaba a todas las particiones?

El requerimiento de bifurcación se adopta aquí justo como una simplificación. Las islas pudieran haber llegado a existir sin ser descendientes de otras islas, como las islas de origen volcánico. Tales islas reciben sus biotas por dispersión; entonces, la hipótesis de que las biotas de las islas llegaron a formarse de esta forma puede ser probada contra hipótesis que postulen una genealogía de ellas. Debido a esto, Sober (1988b) consideró que a pesar del paralelismo conceptual desarrollado por la sistemática filogenética y la biogeografía de la vicarianza, hay una diferencia de notable mérito. En el caso de la sistemática cladista, se supone que las *propiedades* de los *objetos (individuos-especies)* son *transmitidas verticalmente*. Esto es, uno supone que si una especie obtuvo su estado de carácter a partir de otra especie, entonces la primera es descendiente de la segunda.

En el caso de la biogeografía uno no supone que necesariamente las propiedades (individuos-especies) de los objetos (áreas) se transmiten verticalmente. La suposición básica consiste en que las islas contienen especies debido a que las islas "descendientes" heredaron formas de vida de sus áreas "antecesoras". La transmisión vertical garantiza y significa vicarianza, esto es, que las especies descansan pasivamente sobre las islas que son sus vehículos, y son éstas las que se dividen y, por lo tanto, heredan también al espacio. Una alternativa a la idea de la vicarianza es la dispersión, que implica una *transmisión horizontal* o migración de propiedades, donde los elementos de una biota no tienen un área o vehículo fijo u obligado. Bajo transmisión horizontal, un objeto puede obtener una propiedad desde otro objeto que no es su antecesor. Por ejemplo, esto es precisamente lo que sucedería si la isla Y contuviera al grupo monofilético (AB), debido a que miembros de este grupo se dispersaron hacia ella desde la isla X. El resultado de los procesos de dispersión, extinción y falta de respuesta en divergencia morfológica y especiación a un evento de vicariación, pueden ser "caracteres" equivalentes a las homoplasias consideradas en la sistemática filogenética, caracteres que se desechan en la prueba de hipótesis de monofilia.

Así, la analogía entre la sistemática cladista y la biogeografía de la vicarianza se reduce a que suponen que la transmisión vertical con diferenciación sucesiva de caracteres, es la explicación primaria cuando se infieren relaciones de parentesco. Ambas disciplinas discuten acerca del número de veces que un carácter cambia de estado. En contraste, las hipótesis consideradas en inferencia biogeográfica discuten acerca del tipo general de procesos por los cuales las islas pueden recibir sus caracteres (especies o taxa). La comparación de hipótesis biogeográficas no involucra contar cuántas veces requiere cada una de ellas la intervención de un evento simple; más bien, las hipótesis en competencia discuten acerca del tipo de procesos que intervienen (Sober, 1988b). Pero estas comparaciones de Sober no deben ser mal interpretadas. El que la biogeografía tenga necesidad de distinguir el tipo de evento que opera, dispersión o vicarianza, no significa que ésta sea su meta fundamental; esto representa apenas la parte frágil o blanda de la biogeografía (Wiley, 1988b). El eje central de las hipótesis de la

biogeografía de la vicariancia lo constituye la búsqueda de las relaciones históricas de biotas endémicas. Necesita distinguir los tipos de procesos que intervienen en cada taxón pero se centra en aquellos que reflejan vicariancia, porque sólo a partir de ellos se pueden inferir relaciones "genealógicas" de biotas y áreas.

En la Biogeografía de la Vicariancia Cladística, Nelson y Platnick (1981) resumieron su programa de búsqueda en reflexiones análogas al análisis cladístico aplicado al aspecto de relaciones de áreas de endemismo. Reconocieron el poder de predicción y explicación de los patrones de distribución de los taxa con base en su jerarquía genealógica; su síntesis metodológica la denominaron análisis de componentes y los trabajos previos que apuntaron en esta línea de pensamiento se consideraron preliminares, pues las técnicas postuladas eran insuficientes para analizar la interrelación histórica de las áreas de endemismo (Rosen 1975, 1978, Platnick, 1979 y Nelson 1979).

Los métodos de la vicariancia se desarrollaron para atender diferentes necesidades de su programa de investigación. Podemos hacer una distinción de los métodos en cuanto a su aplicación particular, es decir, respecto al objetivo particular que persiguen y también podemos hacer distinciones en cuanto al enfoque algorítmico particular. En secuencia histórica de aparición, primero se propuso el método de reducción de cladogramas de áreas de Rosen (1975, 1978), seguido por la técnica de mapas antecesores de Wiley (1980, 1981), después continuó el análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981) y luego los análisis de parsimonia (Brooks, 1981, 1985, Zandee y Roos 1987, Wiley 1988b, Llorente y Espinosa 1991, Espinosa y Llorente 1991). Todos los métodos fueron criticados y discutidos, lo que condujo al surgimiento de nuevas propuestas y consideraciones para el análisis cuando se aplican a los cladogramas de áreas algunos principios y técnicas que enriquecen el análisis cladístico (Wiley 1987, 1988a; Zandee y Roos 1987; Sober 1988b y Page 1988, 1989, 1990a, 1990b). Ejemplos de lo anterior son los análisis de parsimonia y de compatibilidad, así como la incorporación de los aspectos de la ecología histórica y el método parasitológico de Brooks (1981 y 1985).

### 5.3 ÁREAS DE ENDEMISMO.

El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad, entre otros atributos. Cuando intentamos describir el área de distribución de una especie, generalmente sólo se adoptan dos alternativas, o las áreas son simpátridas o son alopatrías. La alopatría supone una disyunción total entre las dos áreas de distribución, simpatría en cambio implica un solapamiento entre las áreas de distribución, pero este solapamiento muestra una gama continua de variación. Papavero (com. pers.) distingue tres tipos de distribución simpátrida (figura 5.2). El primer tipo lo denomina homopatría y consiste en el solapamiento total de un par de áreas, dicho en lenguaje conjuntista, un par de áreas A y B muestran homopatría si  $A = B$  ( $A=B$ ). En el segundo tipo, llamado endopatría, la relación entre dos áreas A y B es tal que A es un conjunto propio de B, o B es un conjunto propio de A ( $A \subset B$  o  $B \subset A$ ). El tercer tipo de simpatría es la aleopatría, que significa que dos áreas sean diferentes y muestren intersección no vacía ( $A \neq B$  y  $A \cap B \neq \emptyset$ ).

De acuerdo con Papavero, la alelopatría seguramente significa que las áreas A y B fueron originalmente alopatridas y que el estado de alelopatría es apomórfico, es decir, de aparición reciente (ver definiciones en el capítulo 4). En su primera etapa la biogeografía histórica debe descubrir las áreas de endemismo a partir del reconocimiento sobre mapas, de áreas de distribución homopátrida que muestren disyunción real (alopatría) o virtual (alelopatría) con respecto a otras áreas, o bien que muestren endopatría.

#### 5.4 UNA CLASIFICACIÓN DE MÉTODOS.

Page (1988) señaló la distinción entre un conjunto de métodos que tienen por objetivo la construcción de cladogramas, de otros que más bien buscan la comparación de diferentes cladogramas. En el primer caso se trata de convertir cladogramas de taxa en cladogramas de área. En el caso de los métodos de comparación, las preguntas que trata de contestar son: (1) ¿qué tan semejantes son los cladogramas de área?, (2) ¿las similitudes son mayores que las que se esperarían que se dieran aleatoriamente?, y (3) ¿qué cladograma general de áreas hace que el conjunto de cladogramas coincidan entre sí? La primera pregunta requiere una medida de similitud entre árboles, comúnmente llamada índice de consenso. La segunda implica la búsqueda de una prueba estadística que necesite que el índice estimador o evaluador tenga una distribución bajo una determinada hipótesis de muestreo. La tercera pregunta depende de un método de consenso o de un método de parsimonia.

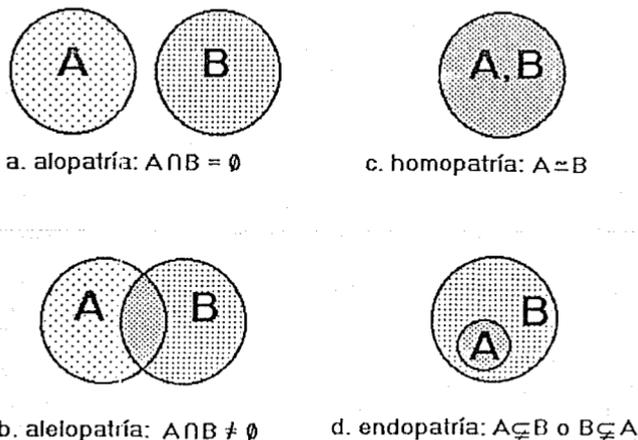
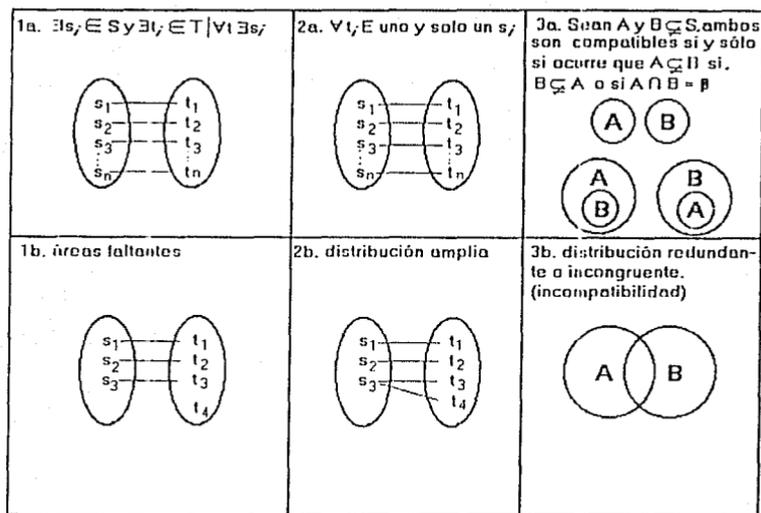


FIGURA 5.2. Tipos de relaciones de distribución para un par de áreas continuas, de acuerdo con Nelson Papavero (comunicación personal).



**FIGURA 5.3** Representación de las tres condiciones (arriba) para un  $n$ -árbol monofilético, con sus respectivas violaciones (abajo). La condición 1 dice que para toda  $t$  (puntas o términos del árbol) debe corresponder una  $s$  (taxón o área); la condición 2 establece que a cada  $s$  debe corresponder una y sólo una  $t$  (relación biunívoca); la condición 3 representa el postulado de compatibilidad, dos componentes  $A$  y  $B$  son compatibles si sus intersecciones no contradicen relaciones de jerarquía. Sólo la intersección anidada y la intersección en el conjunto vacío implican jerarquía. Las violaciones son (1), que no a todos los términos (en este caso áreas), les corresponda un taxón (taxones o áreas faltantes); (2) que un taxón ( $s$ ) se relacione con más de un término ( $t$ ) (taxones de distribución amplia; y la tercera violación se da cuando dos componentes  $A$  y  $B$  de un árbol comparten algunos términos (incompatibilidad de componentes por distribución redundante).

**Generalidades del método.** El análisis de la vicariancia, de acuerdo con Wiley (1987), siempre comienza con el reconocimiento de las áreas de distribución disyunta y su unión por relación histórica (trazo). El enfoque metodológico de la vicariancia sólo permite en el análisis el uso de grupos monofiléticos *sensu* Hennig (1968). Cuando dos o más grupos monofiléticos tienen el mismo trazo, se dice que comparten el mismo trazo generalizado; se recomienda que los grupos examinados posean distintas capacidades dispersoras y distintas valencias ecológicas. Se construye o se requiere previamente un análisis filogenético de los taxones involucrados. Los patrones entre los grupos se comparan por medio de algún método de los que se han desarrollado. La diversidad de métodos refleja la diversidad de enfoques algorítmicos para resolver cladogramas problemáticos. Sin embargo, todos los métodos están enfocados a resolver tres tipos principales de error.

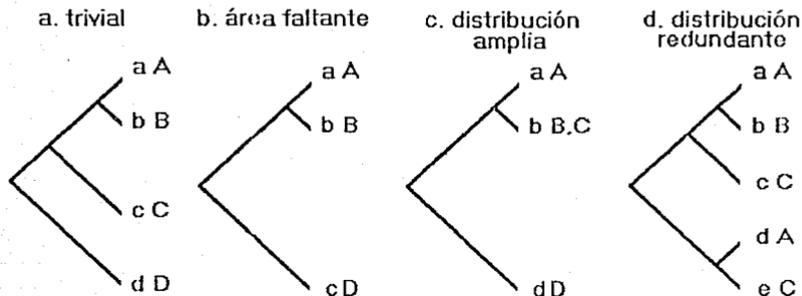


FIGURA 5.4. El problema de la construcción de cladogramas de áreas, para cuatro áreas (A, B, C y D) a partir de cuatro diferentes cladogramas de taxones. Si cada taxón es endémico de una área y cada área alberga un solo taxón de un grupo monofilético, entonces el problema es trivial (a). Omisión de áreas (b), taxones ampliamente distribuidos (c) y distribución redundante (d), pueden conducir al resultado de cladogramas de área que no son cladogramas estrictos, sino conflictivos o no resueltos, de acuerdo con las tres condiciones de la figura 5.2 (de Page, 1988).

### 5.5 TRES PROBLEMAS TÍPICOS ENTRE CLADOGRAMAS DE ÁREAS.

Para construir un cladograma de áreas necesitamos convertir un cladograma de taxones en un cladograma de áreas. Si la correspondencia entre filogenia y biogeografía fuese biunívoca, es decir, si cada taxón fuera endémico a una (y sólo una) de las diferentes áreas, y cada área albergara a un solo taxón de un grupo monofilético, entonces el asunto se vuelve trivial (figuras 5.3 y 5.4a). Simplemente reemplazamos cada taxón por el área que ocupa y directamente resulta el cladograma de áreas. Desafortunadamente la tarea se complica por omisión de áreas (extinciones y métodos de recolecta deficientes), taxa ampliamente distribuidos (estasis evolutiva, dispersión, errores de reconocimiento entre especies diferenciadas) o por distribución redundante (especiación por cambios génicos, especiación simpátrida) (Nelson, 1984). La omisión de áreas viola la condición de correspondencia indicada en las figuras 5.3.1b, porque no todas las áreas del conjunto S, están en el cladograma (figuras 5.3.1b y 5.4.b). La condición 2 (biunicidad, figura 5.3.2a) puede violarse: por la ocurrencia de taxa ampliamente distribuidos, porque no todas las terminales del cladograma están etiquetadas por una simple área (figuras 5.3.2b y 5.4c). La distribución redundante puede conducir a componentes incompatibles, que violan la condición 3 de compatibilidad (figuras 5.3.3a-b y 5.4d), sólo son compatibles los componentes A y B si muestran inclusión, replicación, o si su intersección se encuentra en el conjunto vacío. Cualquiera de estas condiciones puede implicar jerarquía, la intersección parcial no.

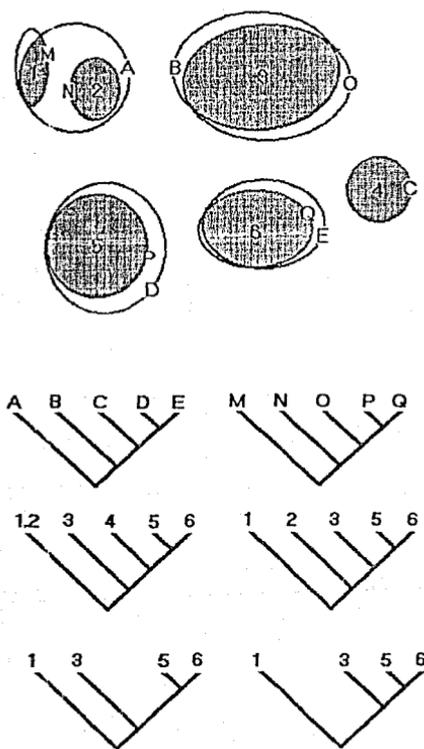
## 5.6 LOS MÉTODOS PIONEROS.

**El primer intento: el método de reducción de cladogramas de áreas de Rosen.** El primer método analítico fue el protocolo de reducción de cladogramas de áreas (Rosen, 1978). Rosen usó este método en dos grupos de peces y concluyó que ambos comparten cuatro eventos de vicariancia. Rosen sugirió el siguiente procedimiento (figura 5.5): (a) buscar las posibles áreas de endemismo, (b) efectuar un análisis filogenético de cada grupo que tenga representantes en las áreas descubiertas, (c) substituir el nombre del taxón para cada grupo por el nombre o código del área que habita; con esto se produce un cladograma de áreas, (d) comparar los cladogramas de áreas, (e) eliminar la información incongruente contenida en estos cladogramas, para arribar a una imagen mínima de los patrones de vicariancia común, compartidos por todos los grupos.

¿Sobre qué base teórica elimina Rosen las anomalías o incongruencias? Rosen postuló que si lo que tratamos de descubrir son los patrones de vicariación, y si la vicariancia implica historia conjunta entre biota y su espacio geológico, entonces podemos suponer que, en condiciones de congruencia total entre gea y biota, una relación de eventos de vicariación geológica (X) vs. eventos de vicariación biótica (Y), mostraría un patrón geométrico de pendiente positiva (figura 5.6). Esta recta representa el patrón de vicariancia conjunta, por lo tanto, cualquier punto que se aleje de ella significa la participación de un evento estocástico o que no están considerados bajo la suposición de herencia vertical de los caracteres. Un evento de vicariación geológica sin una respuesta de vicariación biológica (estásis evolutiva) o dispersión del taxón a partir de otra área, resultaría en un error negativo por la distribución amplia de un taxón (figura 5.6A). La extinción o muestreo insuficiente en una área del cladograma (omisión de áreas, ver figura 5.6B), resultaría en un error positivo. De esta manera, Rosen propuso un método para encontrar patrones absolutamente congruentes, pero no quiere decir que con ello soluciona la búsqueda de todos los patrones de vicariación; sólo encuentra aquellos que son irrefutables. Por ello Rosen (1978) destacó que su método era incompleto, ya que no da una explicación de las inconsistencias mostradas por los dos grupos de animales que estudió.

**Un refinamiento: el método de mapas primarios o antecesores.** Wiley (1980, 1981) sugirió un método adicional al de Rosen, que Humphries y Parenti (1989) denominaron reconstrucción de mapas de especies antecesoras, con el propósito de examinar si los elementos inconsistentes (figura 5.5) se debían a diferentes causas o modos de especiación, tales como dispersión, partición de grandes áreas o aislamiento periférico. En la figura 5.7 se muestra la lógica de su procedimiento, tomando como ejemplo el conjunto de taxa y áreas hipotéticos del ejemplo de la figura 5.5. Se parte de una área antecesora única 5.7a y a partir de ella se pueden suponer dos rutas para resolver la amplia distribución del taxón A, en las áreas 1 y 2 de la figura 5.5a, la ruta a-b-d-e-f (figura 5.7) implica que la presencia de A en 2 se debe a aislamiento periférico en tanto que la ruta a-c-d-e-f (figura 5.7) supone que la presencia de A en 2 se debe a dispersión desde 1. No obstante, como él mismo lo señaló (Wiley, 1988a) "... cannot rescue the method because it suffers from the general problem of overestimating the number of unique events that have occurred during the history of a set of areas". Wiley también concluyó que el método de Rosen no puede ser un método general en biogeografía de la vicariancia cladística, ya que "resuelve" los problemas de desajuste de los

taxa de amplia distribución y de áreas omitidas, simplemente ignorándolos. Sin embargo, el concepto de cladograma de áreas de Rosen persiste en los métodos propuestos posteriormente en esta corriente de pensamiento biogeográfico.



**FIGURA 5.5.** Un ejemplo del método de reducción de cladogramas de área. (a) Las áreas de distribución de dos grupos de taxones A-E y M-Q; las áreas de endemismo están numeradas. (b) Hipótesis de las interrelaciones dentro de cada grupo. (c) Cladogramas de área para cada grupo, en el que se substituyen los nombres de las especies por los nombres de las áreas. (d) Cladograma de áreas reducidas, producidas por eliminación de toda la información lógicamente inconsistente dentro del cladograma de áreas (c) (de Wiley, 1981).

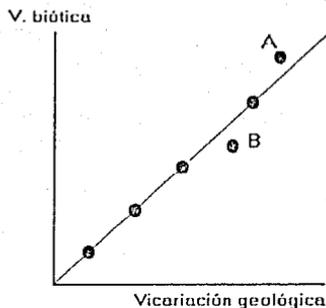


FIGURA 5.6. Representación hipotética de un patrón de vicariancia geológica vs vicariancia biótica, con sus desviaciones. Un error positivo (A), representa que hubiera más especies que las se derivarían por vicariancia, debido a otros procesos de formación de especies o a inmigración de especies desde otras áreas. Un error negativo (B) implica que hay menos especies que las que se esperarían por vicariancia, debido posiblemente a falta de respuesta de las especies al aislamiento geográfico (estásis evolutiva).

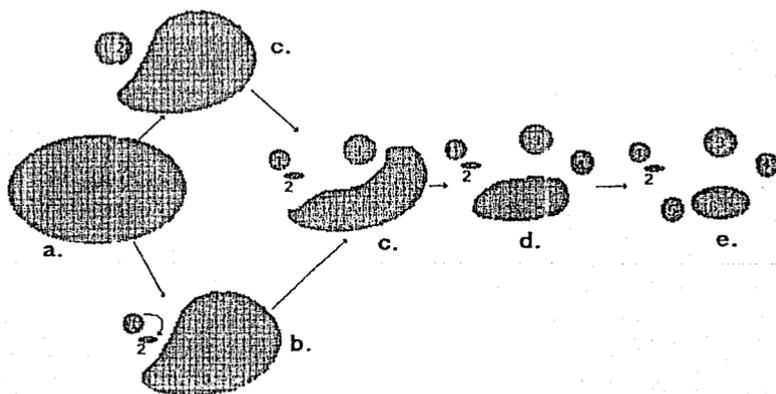


FIGURA 5.7 Dos rutas propuestas por el método de Wiley para explicar la distribución amplia del taxón A en las áreas 1 y 2 del caso hipotético de la figura 5.5. La ruta a-b-d-e-f implica que la presencia de A en 2 se explica por aislamiento periférico, en tanto que la ruta a-c-d-e-f implica que se debe a dispersión de 1 hacia 2 (basado de Wiley, 1987).

## 5.7 ANÁLISIS DE COMPONENTES.

Una pregunta que debe hacerse un biogeógrafo, que desee aplicar las técnicas de análisis de la biogeografía cladista, es si el reconocimiento de endemitas y de especies es correcto, esto es, admitir la posibilidad de omisiones debidas al desconocimiento por insuficiencia en la recolección, extinción local en las áreas de muestreo, determinación errónea de los taxa o, incluso, de jerarquía genealógica (Espinosa y Llorente, 1991). Nelson y Platnick (1981) los llamaron casos de error de muestreo que "... pueden conducir directamente hacia un conjunto de predicciones secundarias... (las cuales) deben resultar en el descubrimiento de especies desconocidas previamente, o especies no registradas previamente en ciertas áreas, o interrelaciones no sospechadas" (traducción libre). Sin embargo, ellos mismos señalaron que "el efecto de postulados de interrelaciones incorrectos no pueden ser estimados en ausencia de alguna idea acerca de qué interrelaciones son correctas... el problema puede ser analizado bajo la suposición de que todos los errores son debidos a especies faltantes (el primer aspecto del error de muestreo), más que a postulados de interrelación incorrectos... con respecto a las interrelaciones de taxa, ya que no hay virtualmente información disponible que pueda resolver relaciones de área." (traducción libre).

Las áreas antecesoras hipotéticas, o componentes, son frecuentemente distintos en cada hipótesis, lo que lleva a plantearse la pregunta de ¿cómo resolver estas ambigüedades si existe un conjunto no aleatorio de relaciones históricas de las áreas de endemismo? Una respuesta es probar con distintos taxa endémicos a las áreas por analizar, pero cualquier análisis de los taxones puede comprender subgrupos de amplia distribución o áreas olvidadas, con lo cual se dificulta el análisis.

Al igual que el método de Rosen, el análisis de componentes parte de cladogramas de áreas contruidos para cada taxón monofilético. Un componente equivale a cada internodo de cada uno de los cladogramas y se denota con un número (o cualquier otro código, por ejemplo A + B). Su ubicación representa una hipótesis de relación válida para todas las áreas por arriba de él. Aunque es popular el concepto de componente en el contexto biogeográfico, como área de distribución de una especie antecesora, cabe aclarar que, en la idea original de Nelson y Platnick (1981), el sentido de este término es mucho más amplio, y también es utilizado por ellos como una hipótesis de relación entre taxones, es decir, como una sinapomorfa. Para la biogeografía, un componente está definido como la unión extensional de los taxones, mientras que en taxonomía se refiere a la intersección de sus intensiones (ver cap. 4).

**Tres suposiciones metodológicas.** Nelson y Platnick (1981) abordaron la solución de cladogramas de área conflictivos, debidos a errores de muestreo, bajo dos supuestos metodológicos que denominaron suposiciones 1 y 2, las cuales se han convertido en técnicas analíticas para generar cladogramas de área, que representan soluciones a los problemas de taxones faltantes, taxones de distribución amplia y taxones de distribución redundantes, bajo el criterio de parsimonia. Las suposiciones 1 y 2 pueden postularse en términos estrictamente lógicos:

*Suposición 1:* Lo que es verdadero para una proposición problemática, es verdadero, para una segunda proposición igualmente problemática.

*Suposición 2:* Lo que es verdadero para una proposición conflictiva, no es necesariamente verdadero para una segunda proposición.

La interpretación biológica de estas suposiciones fue desarrollada por Humphries y Parenti (1989) y Wiley (1987, 1988a y b). Para ilustrar los dos supuestos tomaremos un ejemplo de Humphries y Parenti (1989) (figura 5.8). El cladograma 5.8a muestra la distribución de tres especies de árboles en cuatro áreas diferentes, Australia (AU), Nueva Guinea (NG), Sudamérica (SA) y África (AF). Evidentemente se trata de un problema de un taxón con distribución amplia; la especie Ar3,4 se encuentra tanto en Sudamérica como en África, por lo tanto el cladograma de áreas no está completamente resuelto (figura 5.8b).

Bajo la suposición 1, se considera que el componente 3 (AU + NG) es verdadero y que, por lo tanto, si AI' es grupo externo del componente 3, entonces SA también lo es. Siguiendo este supuesto tenemos tres soluciones posibles (figuras 5.8c, d y e).

Bajo la suposición 2, se tienen que considerar dos posibilidades:

(1) Si SA es grupo externo del componente 3 (figura 5.8f), AI' no necesariamente lo es, y entonces AF tiene cinco posibles interrelaciones con AU, NG o SA, respetando la topología del cladograma 5.8f; los cladogramas resultantes bajo esta posibilidad son los que se muestran en las figuras 5.8g-k.

(2). Si AF es grupo externo del componente 3 (figura 5.8l), AS' no necesariamente lo es, y entonces AS tiene también cinco posibles formas de interrelacionarse con AU, NG y AF, las cuales se muestran en las figuras 5.8m-q.

Cabe destacar dos aspectos de estos resultados, uno es que mientras la suposición 1 genera tres soluciones posibles, la suposición 2 produce siete soluciones posibles, ya que tres cladogramas se repiten en realidad (g y m, h y n, i y o). Por lo tanto la suposición 1 es más restrictiva en sus soluciones que la 2. El segundo aspecto se refiere a que la suposición 2 también incluye a las posibles soluciones de la suposición 1. Un tercer aspecto se relaciona a una tercera suposición que es planteada por Zandee y Roos (1987), a la que se denominó suposición 0. Resultó ser el supuesto más elemental, ya que considera a las distribuciones amplias como sinapomorfías (figuras 5.8c, g y m). Sin embargo, este supuesto ha sido criticado por ser altamente restrictivo para producir soluciones y puede considerarse, al igual que las relaciones de áreas producidas por la técnica de árboles de tendido mínimo (Page 1987), como fenéticos (Platnick y Nelson, 1988). Además implica que, casi siempre, la distribución amplia se debe a división de áreas sin especiación (estasias evolutiva), lo cual, es una aseveración sin base.

El número total de arreglos de interrelaciones que pueden producirse para cuatro taxa o áreas es de 15. El objetivo de las suposiciones 1 y 2 es elegir el subconjunto de arreglos que resultan más lógicos bajo el supuesto de parsimonia. Como se ve, el supuesto 2 es menos restrictivo y engloba, de acuerdo con Humphries y Parenti (1989), un mayor número de procesos que son posibles en el mundo real. En el supuesto 1 sólo subyace la posibilidad de que la

presencia de una especie en dos áreas, se debe a que el evento de vicariancia geológica no produjo diferenciación específica, sólo resultan ser más parsimoniosos 3 de los 15 cladogramas. En el supuesto 2 las posibilidades implícitas son, además de la anterior, que la presencia de una especie en más de un área se debe a dispersión de una a otra área o a extinciones locales en áreas intermedias. De acuerdo con este criterio se consideran 7 de 15 árboles como los más parsimoniosos. Aunque el mayor número de soluciones puede parecer una desventaja, la suposición 2 considera un mayor número de posibilidades de solución y a la larga esto puede constituir una ventaja para los procedimientos de consenso, como se verá más adelante. Debido a lo anterior se han preferido las soluciones por la suposición 2.

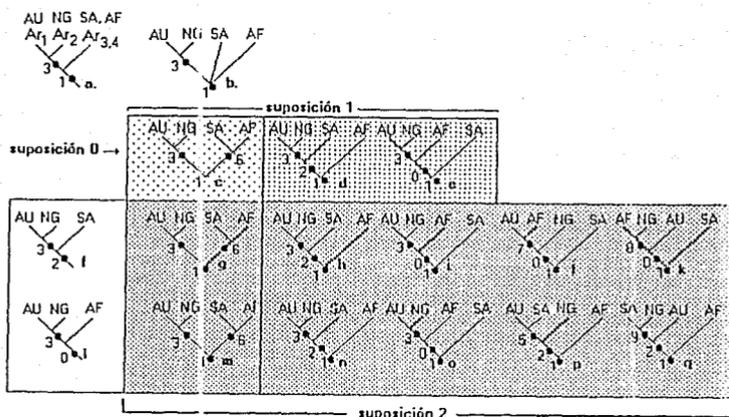


FIGURA 5.8 Ilustración de las tres suposiciones 0, 1 y 2 en un cladograma problemático propuesto por Humphries y Parenti (1989). Existen tres especies ( $Ar_1$ ,  $Ar_2$  y  $Ar_{3,4}$ ), que ocupan cuatro áreas biogeográficas, Australia (AU), Nueva Guinea (NG), Sudamérica (SA) y África (AF). La especie  $Ar_{3,4}$  muestra un problema de distribución amplia, en Sudamérica y África (a), por lo que el cladograma de áreas (b) no está resuelto. Los cladogramas c, d y e son las soluciones posibles bajo la suposición 1, tanto SA como AF son grupos externos de AU+NG. Bajo la suposición 2, los cladogramas g-k son las soluciones posibles si se considera que sólo es verdadero que SA es grupo externo de AU+NG (cladograma f), pero no necesariamente lo es AF; y los cladogramas m-k, son las soluciones posibles si se considera que AF es grupo externo de AU+NG (cladograma l), pero no necesariamente lo es SA. La suposición 0, sólo implica que SA y AF son grupos hermanos, es la solución más sencilla pero también la más restrictiva. La suposición 1 incluye la solución de la suposición 0 y la 2 incluye las soluciones de ambas, una solución para la 0, tres para la 1 y siete para la 2. Observe que g, h e i, son idénticos a m, n y o, respectivamente. Los componentes se enlistan en el cuadro 5.1.

| COMPONENTE | ÁREAS INTERRELACIONADAS |
|------------|-------------------------|
| 0          | AU+NG+AF                |
| 1          | AU+NG+SA+AF             |
| 2          | AU+NG+SA                |
| 3          | AU+NG                   |
| 4          | AU+SA+AF                |
| 5          | AU+SA                   |
| 6          | SA+AF                   |
| 7          | AU+AF                   |
| 8          | NG+AF                   |
| 9          | NG+SA                   |
| 10         | NG+SA+AF                |

CUADRO 5.1. Lista de componentes involucrados en las figuras 5.7 y 5.10. Las equivalencias para la figura 5.10 son: AU=A, NG=B, SA=C y AF=D.

## 5.8 MÉTODOS DE PARSIMONIA.

Los métodos elaborados por Brooks (1985) y Zandee y Roos (1987), se basan en la construcción de matrices binarias (0 y 1) en las que se vacían los datos de caracteres de los endemitas sobre las áreas (en el método de Brooks), o los datos de presencia-ausencia de las especies en las áreas (en el método propuesto por Wiley, 1988b). Estas matrices se pueden procesar mediante el criterio de Parsimonia de Wagner con los programas PAUP (Swofford, 1984) o HENNIG86 (Farris, 1988). Las soluciones múltiples son frecuentes, pero se pueden reducir por consenso.

La gran desventaja de estos métodos es que sesgan mucho las soluciones hacia las opciones derivadas por la suposición 0; en los métodos de parsimonia biogeográfica, las distribuciones estrictamente endémicas resultarían como autapomorfias (caracteres derivados exclusivos), en consecuencia no serían informativas en el análisis, son elementos no informativos o irrelevantes. Page (1990a) criticó estos procedimientos debido a que suponen que la parsimonia implica sencillez metodológica. Explícitamente se refiere a la crítica formulada por Wiley (1988b) al análisis de componentes en relación con lo complicado de su desarrollo. De acuerdo con Page (1990a), el criterio de simplicidad o parsimonia debe aplicarse durante el proceso de selección de hipótesis, no durante el proceso de construcción de ellas. En este sentido, la suposición 0 involucrada en los procedimientos de parsimonia es la más restrictiva de todas y nulifica la postulación de hipótesis que impliquen dispersión, o ausencia de especiación, después

de eventos de vicariancia geológica, las cuales son capaces de generarse bajo la suposición 2 del análisis de componentes.

## 5.9 COMPARACIÓN DE CLADOGRAMAS.

Los procedimientos de comparación de cladogramas descritos en el capítulo 4 pueden ser relevantes en el análisis de los resultados que arrojan tanto el análisis de componentes como los métodos de parsimonia. La idea central es que aunque los procedimientos de análisis arrojan resultados diferentes, es frecuente encontrar que muchas de estas soluciones se parecen en mayor o menor grado. Por lo cual es posible reconocer algunos elementos que se comparten en mayor o menor medida entre las diferentes soluciones. Supóngase, por ejemplo, que nos interesa saber en que medida se parecen las soluciones generadas por los supuestos 1 y 2, ya sea para comparar los árboles generados a partir del mismo taxón o de diferentes taxones. Si se mide la diferencia simétrica de componentes para los dos primeros cladogramas de la suposición 1 de la figura 5.8 (5.8c y d). SDC se calcula de la siguiente forma:

$$\begin{aligned}
 T_1 &= \{\{AU+NG+SA+AF\}, \{AU+NG\}, \{SA+AF\}\} \\
 T_2 &= \{\{AU+NG+SA+AF\}, \{AU+NG+SA\}, \{AU+NG\}\} \\
 T_1 \cap T_2 &= \{\{AU+NG+SA+AF\}, \{AU+NG\}\} \\
 |T_1| &= 3 \\
 |T_2| &= 3 \\
 |T_1 \cap T_2| &= 2 \\
 SD &= 3 + 3 - (2 \times 2) = 2
 \end{aligned}$$

Una posibilidad de uso de estas rutinas la ilustra Page (1989) a partir de los datos de Humphries *et al.* (1986), para evaluar el grado de coincidencia entre los cladogramas resultantes de las interrelaciones de un grupo de especies, del género *Nothofagus*, con un grupo de especies de *Cyttaria*, hongos parásitos específicos de estos árboles.

Entre los cladogramas de *Nothofagus* y *Cyttaria* se detectaron 16 ítems de error (incongruencias entre las relaciones inferidas para los parásitos con respecto a las relaciones inferidas para los huéspedes, o número de cambios requeridos por un cladograma para parecerse a otro), cuando cada parásito fue reemplazado en cada punta de los cladogramas de los árboles. Primero se construyeron los cladogramas posibles para los hongos parásitos, bajo las suposiciones 1 y 2. Luego se generaron árboles al azar bajo el modelo de equiprobabilidad. Posteriormente se evaluó en qué medida las coincidencias entre los cladogramas de parásitos y huéspedes reflejan un patrón de coespeciación. La opción "Generate/Equiprobable", del programa COMPONENT (Page, 1989), produjo 945 árboles, de los cuales sólo 15 mostraron un patrón coincidente entre parásitos y huéspedes,  $Hd=15/945=0.016$ . Por lo tanto, las coincidencias entre los cladogramas de *Nothofagus* y *Cyttaria* tienen una probabilidad de 0.016 de que se hayan producido por procesos estocásticos.

## 5.10 APLICACIÓN DE CONSENSOS EN ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICOS.

El uso de los procedimientos de consenso para obtener soluciones únicas actualmente es motivo de discusión entre los cladistas. Sin embargo, en la biogeografía se reconoce la utilidad de las reglas de consenso para descubrir las soluciones más frecuentes. La figura 5.9a muestra el consenso entre los dos primeros árboles de la suposición 1 de la figura 5.7 (c y d); la figura 5.9b muestra el árbol de consenso estricto para los tres cladogramas construidos bajo la misma suposición 1 de la figura 5.7 (c, d y f). La desventaja de los consensos estrictos es que, como sucede frecuentemente, a mayor número de árboles se va perdiendo resolución.

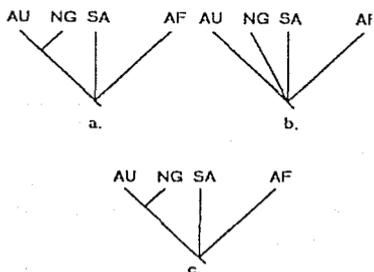


FIGURA 5.9 (a) Árbol de consenso estricto para los cladogramas c, d y e (suposición 1) de la figura 5.8, los tres cladogramas sólo comparten los componentes 1 y 3. (b) Consenso para todos los cladogramas de la suposición 2 de la figura 5.8 (g-k, p y q). (c) Consenso de mayoría para los mismos cladogramas de la suposición 2. Los componentes más frecuentes son 1 y 3, por lo tanto el cladograma de consenso es idéntico al de la figura (a). (redibujado de Humphries y Parenti, 1989).

La figura 5.9c muestra el árbol de consenso producido bajo la regla de mayoría en la suposición 1 de la figura 5.7 (c, d y f). Como se observa, la resolución por esta técnica es mayor que por la regla de consenso estricto para el mismo problema.

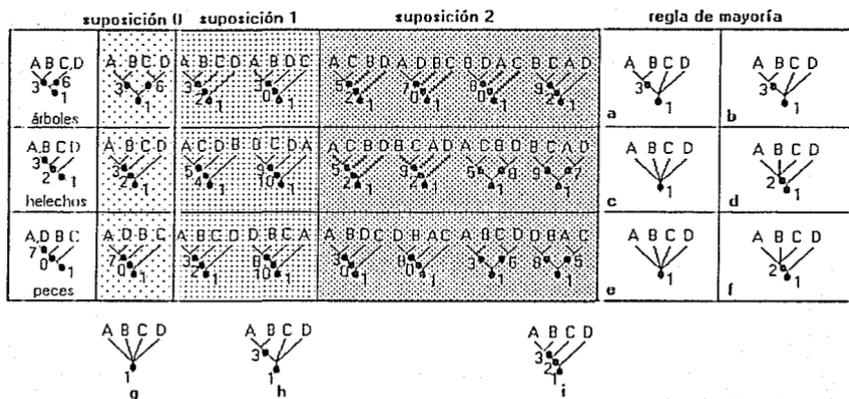
En la figura 5.10 se muestra un ejemplo usado por Humphries y Parenti (1989) para acceder a una solución simple, con base en las relaciones de tres especies de árboles, tres de helechos y tres de peces que se distribuyen en cuatro áreas diferentes, Australia (A), Nueva Guinea (B), Sudamérica (C) y África (D). Se ilustran también las ventajas de utilizar la suposición 2 sobre las suposiciones 1 y 0. Los consensos que resultan del consenso de los árboles construidos por la suposición 0 quedan menos resueltos que los que se derivan de la suposición 1. Los consensos de mayor resolución son producidos por consenso de los árboles generados por la suposición 2 (figura 5.10).

| CLIQUE | ÁRBOLES | HELECHOS | PECES |
|--------|---------|----------|-------|
| 1,2,3  | X       | X        | X     |
| 1,0,3  | X       |          | X     |
| 1,3,6  | X       |          | X     |
| 1,2,5  | X       | X        |       |
| 1,2,9  | X       | X        |       |
| 1,5,8  |         | X        | X     |
| 1,4,5  |         | X        |       |
| 1,0,7  | X       |          | X     |
| 1,0,8  | X       |          | X     |
| 1,10,9 |         | X        |       |
| 1,9,7  |         | X        |       |
| 1,10,8 |         |          | X     |
| 1,8,5  |         |          | X     |

CUADRO 5.2. De acuerdo con el criterio de Nelson (1979), para encontrar el árbol de consenso se localiza el clique más frecuente. En caso de empate se seleccionan aquellos componentes que son compartidos por los árboles empatados. En el ejemplo de la figura 5.10, sólo el componente (1,2,3) está representado tres veces.

### 5.11 LA ESTRATEGIA GENERAL

A partir de las técnicas múltiples que se han desarrollado hasta la fecha, se puede proponer una estrategia general para el análisis de interrelaciones de áreas (figura 5.11). Si se resumen en una sola las estrategias de Wiley (1987, 1988a y 1988b) y de Page (1989a y b), el análisis de interrelaciones de áreas comienza con la elección de dos o más taxa cuyas interrelaciones son conocidas, que constituyan un grupo monofilético y que contengan especies de distribución restringida. En la siguiente etapa se detectan las áreas de endemismo mediante el solapamiento de áreas de distribución de los diferentes taxones considerados. Posteriormente, se construyen los cladogramas de áreas primarios y se detecta el número y el tipo de problemas de incongruencia (el número de veces en que aparecen problemas de taxones faltantes, de distribución amplia y con distribuciones redundantes). El siguiente paso es construir las posibles soluciones mediante el criterio de parsimonia con las suposiciones 0, 1 y 2 (desde aquí todo el procedimiento puede auxiliarse óptimamente con el programa COMPONENT 1.5). Luego, se compara el número de árboles compartidos como soluciones de diferentes taxones y se estima la probabilidad de que la compartición de soluciones se deba al azar. Finalmente se reduce el número de soluciones mediante consenso de Nelson.



**FIGURA 5.10** Cladogramas resueltos para tres grupos (árboles, helechos y peces), que presentan problemas de taxones de distribución amplia en cuatro áreas diferentes, Australia (A), Nueva Guinea (B), Sudamérica (C) y África (D). El bloque de cladogramas S(0) son los que se generan bajo la suposición 0; el bloque S(0)+S(1), son las soluciones posibles bajo la suposición 1, para los tres grupos; el bloque S(0)+S(1)+S(2) es el conjunto completo de soluciones posibles bajo el supuesto 2. (a) es el cladograma de consenso de las tres soluciones producidas por la suposición 1 con base en la distribución de especies de árboles, (b) es el consenso para las siete soluciones producidas por la suposición 2, para el mismo grupo taxonómico. De igual manera, (c) es el consenso con base en la distribución de helechos, bajo la suposición 1 y (d) es el consenso bajo la suposición 2, (e) es el consenso para peces bajo la suposición 1, y (f) es el consenso bajo la suposición 2, (g) es el consenso para los árboles producidos por la suposición 0 (bloque S(0)) y (h) es el consenso que resulta, tanto de los tres consensos de la suposición 1, como de los tres consensos de la 2. Hasta aquí, todos los consensos fueron obtenidos por la regla de mayoría, los componentes se van eligiendo de abajo (los más generales) hacia arriba (los más simples). El consenso (i) es el que resulta por consenso de Nelson, tanto para la suposición 1, como para la 2. El clicke más frecuente es {1,2,3}, que aparece tres veces (cuadro 5.2). Los componentes involucrados se enlistan en el cuadro 5.1.

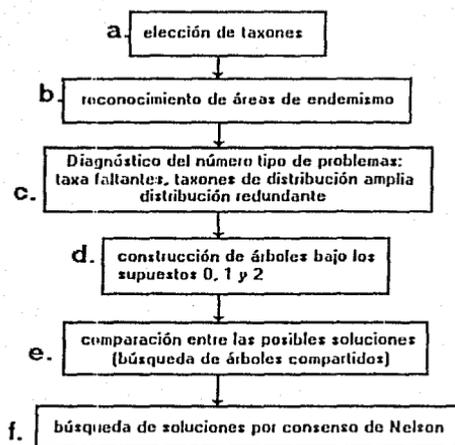


FIGURA 5. 11. La estrategia general para el análisis biogeográfico cladístico: (a) inicio, (b) final.

# CAPÍTULO 6

## EL MÉTODO DE LA PAN-BIOGEOGRAFÍA.

### 6.1 LOS FUNDAMENTOS

El método de la pan-biogeografía, al igual que el método de la biogeografía cladista, presupone que existe una estrecha correlación entre la historia de la biota y la de la tierra. En sus inicios la biogeografía cladista adoptó el concepto de trazo (*track*) propuesto por Croizat, pero luego lo omitieron en su método de análisis. En otros casos llegaron a hacer una diferente interpretación de él. La escuela pan-biogeográfica de hoy es continuadora de la escuela desarrollada por Croizat (1952, 1958, 1961, 1964).

La idea central de Croizat consiste en la suposición de dos tipos de procesos que caracterizan dos etapas en la historia de cualquier área biogeográfica, las cuales siempre se suceden periódicamente:

1) Primero, en la etapa de *movilidad*, en ausencia de barreras y bajo condiciones favorables, los organismos y biotas expanden su área de distribución, generación tras generación y a partir de sus medios usuales de supervivencia.

2) Después, en la etapa de *inmovilidad*, una vez que las áreas de distribución alcanzan los límites establecidos por barreras distribucionales infranqueables, dichas áreas pueden sufrir fragmentación por el surgimiento de barreras intermedias. Esto a través del tiempo da lugar a la formación de nuevas especies. Este proceso se conoce como vicariancia, el cual ya hemos citado anteriormente.

Croizat rechazó la idea de que la dispersión a distancias espectaculares tuviese un papel relevante en la conformación de patrones de distribución congruente. La vicariancia, en cambio, es un proceso a partir del cual nos podemos explicar porqué hay especies de diferentes capacidades de dispersión y de valencias ecológicas distintas confinadas en las mismas áreas biogeográficas.

Aunque la base teórica es la misma, la biogeografía de la vicariancia y la pan-biogeografía mantienen ciertas diferencias que no son exclusivamente de tipo metodológico, como pudiera parecer. Quizás el punto medular de estas diferencias es la concepción de los pan-biogeógrafos del espacio como un componente inseparable de la individualidad de la especie. Al respecto Croizat (1961) define a la especie como un agregado de formas que han compartido una historia común *dentro de un intervalo biogeográfico estándar*. Así, el espacio que ocupa una especie es un atributo que también le da identidad como tal. Dos individuos pertenecen a la

misma especie si han compartido la misma información genética y si ocurren al mismo tiempo en un mismo espacio (área biogeográfica).

La síntesis espacio-tiempo-forma tal y como fue propuesta por Croizat, no implica simplemente una amplia correlación entre la historia de la biota y la historia de la tierra. Lo que propone Croizat es que ambas historias son en realidad una sola. Este es el núcleo duro de la pan-biogeografía. Es por eso que los pan-biogeógrafos sugieren que así como la sistemática puede aportar evidencias para esclarecer los aspectos problemáticos de las interrelaciones de parentesco entre áreas que indaga la biogeografía, ésta a su vez puede aportar elementos de juicio para la sistemática en la búsqueda de las interrelaciones de parentesco entre formas. Sin embargo, para Craw (1988) esta consideración no significa que el análisis pan-biogeográfico sea necesario y suficiente como una base para la clasificación filogenética. Lo que sugiere la pan-biogeografía es que ambos ángulos de estudio pueden verse como recursos de análisis bajo el criterio de *iluminación recíproca*.

En la biogeografía cladista, primero se efectúa el análisis filogenético de los grupos y, una vez descubierta la genealogía de todos los taxones involucrados, se identifican las áreas de endemismo; se reconocen los problemas de incongruencia y luego se buscan soluciones; finalmente, se busca el modelo geológico que mejor concuerda con las interrelaciones inferidas por la biogeografía y la sistemática. Siempre se respeta esa unidireccionalidad en el análisis por parte de los cladistas; esto sugiere de forma implícita que en la inferencia de relaciones genealógicas los rasgos de forma tienen mayor peso que los de espacio y éstos tienen mayor importancia que las evidencias geológicas. Los pan-biogeógrafos, en cambio, sostienen que una clasificación de los organismos se puede calificar de monofilética sólo después de que haya sido evaluada su congruencia con relación al espacio. Si el concepto de monofilia es compatible o inclusive equivalente al de naturalidad, una clasificación es natural si es congruente en espacio, tiempo y forma. Entonces, dice Craw (1988), una clasificación no puede ser calificada de monofilética antes de analizar sus aspectos de distribución. Este punto de vista es el que subyace a la aparente diferencia "simplemente metodológica" entre la pan-biogeografía y la biogeografía cladista.

## 6.2 EL MÉTODO DE CROIZAT

El método de Croizat parte del concepto de trazo individual como unidad básica de estudio. Un trazo, de acuerdo con Croizat, es una línea que conecta a las diferentes localidades donde se encuentra una especie o taxón. Dentro de la biogeografía de la vicariancia Wiley (1981) definió que un trazo es una línea que *circumscribe* a todas las localidades en las que se ha registrado una especie o taxón particular. De acuerdo con la definición original de Croizat (1958), que es la que adoptaron sus continuadores en pan-biogeografía, esto es incorrecto. Un concepto es el área de distribución, o simplemente la distribución (el conjunto de las localidades donde ocurre la especie o taxón) y otro concepto es el de trazo, que es una línea que conecta todas las localidades disyuntas en las que una especie o taxón se presenta (Croizat, 1964).

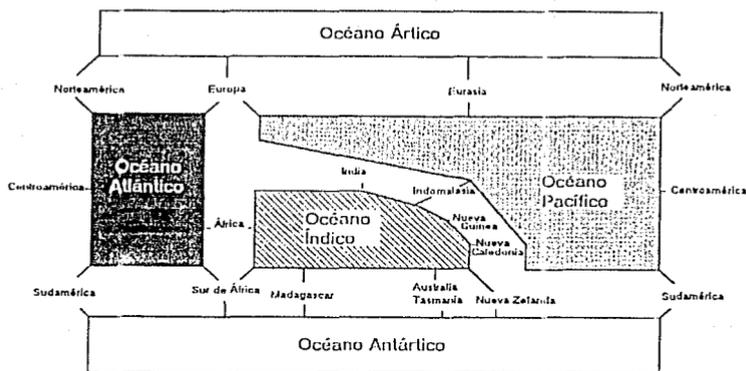


FIGURA 6.1 Representación esquemática de los trazos generalizados de Croizat de la figura 2.9, de acuerdo a Page (1989b).

Un *trazo individual* es topológicamente una red abierta o *árbol de tendido mínimo*, ver capítulo 4, el cual para  $n$  localidades contiene  $n-1$  conexiones. De acuerdo con Grehan (1991), el mejor equivalente de los tracks de Croizat es más bien el cladograma de áreas. En efecto, tanto los trazos propuestos por la pan-biogeografía, una vez que están orientados, como los cladogramas de la biogeografía cladista, constituyen patrones de interrelación biogeográfica; ambas son hipótesis de homología biogeográfica que implican relaciones en espacio, tiempo y forma. Una línea que encierra todas las localidades en que se encuentra un taxón no representa más que una superficie o área de distribución, conjuntos de estas áreas superpuestas y coincidentes pueden ser áreas de endemismo. Los conceptos de trazo y cladograma de áreas pueden ser equivalentes, en virtud de que ambos constituyen hipótesis de interrelación entre áreas o localidades. Sin embargo, hay también otros rasgos de un mapa pan-biogeográfico que implican interrelación geográfica, aunque de otra naturaleza, por ejemplo los nodos. De cualquier forma, la definición de trazo propuesta por Wiley (1981) es tan desacertada como innecesaria, incluso para la misma biogeografía cladista.

Croizat desarrolló una parte de su obra a escala global y por ello trabajó frecuentemente no con especies sino con taxones supraespecíficos, a veces géneros, otras veces familias. La disyunción de las localidades produjo trazos de gran relevancia para la construcción de los trazos más generalizados a nivel mundial (figura 6.1).

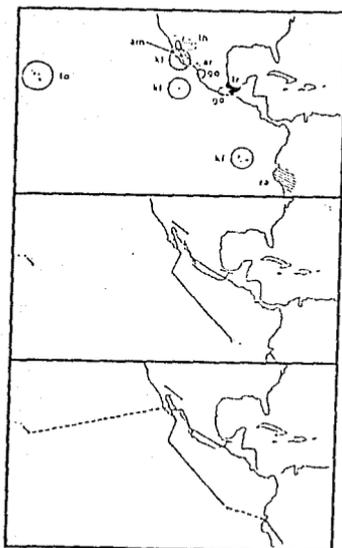


FIGURA 6.2. Dibujo de un trazo individual para el género *Gossypium* por el criterio de distancia mínima, tomado de Croizat (1964) y redibujado de Page (1987).

Para Page (1987) cualquier propuesta de formalización del método de Croizat debe intentar la incorporación de sus cuatro conceptos clave: trazo, centro de masa, nodo y línea base. De otra forma el método no sería pan-biogeográfico. Croizat tuvo diferentes aproximaciones a su método, pero dejó establecidos los lineamientos que fueron posteriormente desarrollados por la escuela neozelandesa. Esta versión ha adoptado al menos dos algoritmos, el árbol de distancia mínima, propuesto por Page (1987), y el método de compatibilidad de Craw (1989). Ambos son una respuesta a la crítica estadística formulada una y otra vez a la biogeografía histórica en general (McDowall, 1978; Simberloff, 1983) con relación a la falta de procedimientos de análisis que permitan discernir, rigurosamente, de entre varias hipótesis, aquellas que explican mejor los datos que las otras.

### 6.3 LOS CONCEPTOS BÁSICOS Y EL MÉTODO GENERAL DE LA PAN-BIOGEOGRAFÍA.

**El Trazo individual y su orientación.** El concepto básico del método pan-biogeográfico es el trazo, pero es también el más problemático de precisar. Un trazo individual es interpretado como un sector de la tierra o mar en donde se desarrolló un taxón. La definición primaria de que un trazo es el árbol que une a todas las localidades de la distribución de una especie nos conduce al problema básico de por dónde empezar a dibujar el árbol, en otras palabras, cuál sería la primer pareja de localidades a unir y por qué. La solución a este problema ha sido planteada con el recurso de la teoría de grafos. Una primera aproximación a este recurso fue planteado por Rapoport (1975). Más tarde Craw (1983), con base en la obra de Croizat, trató de reconocer los diferentes criterios que se pueden usar para dibujar un trazo. De los diferentes criterios que Craw reconoció, Grehan (1991) consideró que son tres los más usados: 1) la distancia geográfica mínima, conjuntamente con la postulación de líneas de base, 2) la interrelación filogenética y 3) la ubicación de centros de masa.

**Líneas de base y el criterio de distancia geográfica mínima.** Cuando se hace un trazo para conectar las distintas localidades donde se encuentra una especie, el criterio a seguir es relativamente sencillo; se puede aplicar en este caso el criterio de la distancia geográfica mínima. Esto sin embargo, tiene como condicionantes la continuidad del hábitat y ausencia de barreras (Rapoport, 1975). Se encuentran las dos localidades más cercanas que haya en la distribución de la especie y se conectan por medio de una línea. Luego, este par de localidades se conectan con la localidad más cercana a cualquiera de las dos. Después se une la localidad más cercana a cualquiera de las tres, y así sucesivamente (figura 6.2). Este procedimiento es sencillo, y puede ser hasta trivial. Un análisis biogeográfico basado sólo en la evidencia de la distribución amplia puede resultar en una simplificación excesiva (Platnick y Nelson, 1988).

La orientación de los trazos individuales es el punto clave del método pan-biogeográfico, de la misma forma que la postulación de hipótesis de polaridad evolutiva lo es para el cladismo. La orientación de los trazos representa la construcción de una hipótesis de la secuencia de las disyunciones implicadas en él. La orientación de un trazo dentro de un sector geográfico particular requiere de la designación de una *línea base*, la cual representa un rasgo diagnóstico primario de un trazo (individual o estándar) que se interpreta como el sitio de localización de una biota antecesora (Grehan, 1991). Para la designación de la línea base de un trazo se deben analizar detenidamente los rasgos geográfico-geológicos de mayor relevancia, que signifiquen división de áreas geológicas, climáticas o de continuidad de hábitat. A escala global, los rasgos geológicos más relevantes son las grandes cuencas oceánicas (figura 6.3). A escalas menores, los accidentes geológicos más evidentes son los brazos de mar, cadenas montañosas y grandes ríos. Cuando entre dos localidades de una distribución se interpone una barrera distribucional tan eficiente como los brazos de mar, para los organismos terrestres, uno ubica ahí los vértices a partir de los cuales se orientan los trazos (figura 6.4). Si se trata de localizar el vértice de orientación de un trazo de distribución estrictamente terrestre, la situación es más complicada. A veces se debe decidir si la disyunción debida, por ejemplo, a la interposición de una

cordillera, es más antigua que la disyunción debida a la interposición de un cañón, o de otro accidente geológico.

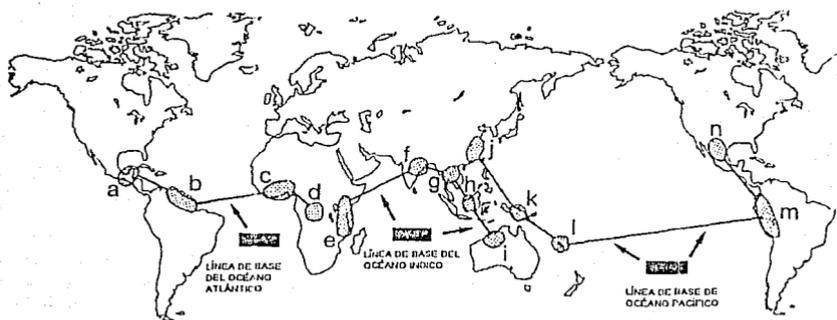
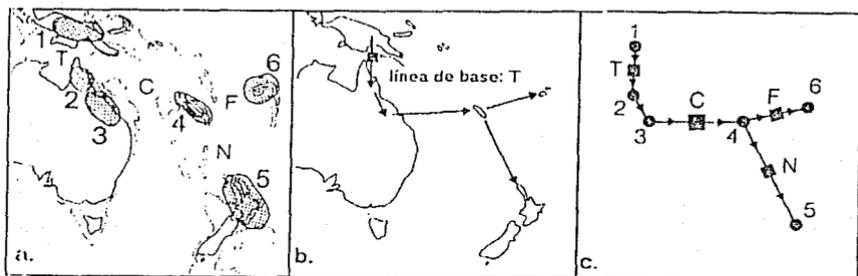


FIGURA 6.3. Principales cuencas oceánicas utilizadas como línea de base para el dibujo de trazos individuales.

**Criterio filogenético.** Cuando el objetivo es conectar, mediante un trazo, las distribuciones de especies distintas, que pertenecen al mismo género, cambia el criterio para dibujar trazos que las conecten. Un recurso común invocado por Croizat fue la relación filogenética. Sin embargo, la interpretación primaria de este criterio en el trabajo de Croizat, sólo se circunscribió al hecho de que los trazos debían conectar las áreas o localidades del mismo grupo taxonómico, la misma familia, género, sección o especie. Supóngase que se tienen que dibujar los trazos entre un conjunto de especies del género *Bursera*. Este género ha sido dividido en dos secciones, *Bursera* y *Bullockia*. Por lo tanto, el dibujo de los trazos debe conectar a las especies que pertenezcan a la misma sección. Toledo (1982) subdividió a la sección *Bursera* en tres grupos más y a la sección *Bullockia* en otros dos. Las subdivisiones de Toledo parecen consistentes con la distribución de un conjunto importante de caracteres y ayudarían evidentemente a una mayor precisión en el dibujo de los trazos. En ese caso el dibujo de los trazos tendería a unir a las localidades que contengan especies de los mismos grupos reconocidos por Toledo. Cada uno de estos grupos sería considerado entonces como un grupo monofilético. Pero aún después de esta consideración, queda el problema de unir las localidades o áreas de distribución de las diferentes especies que pertenecen al género.



T, estrecho Torres; C, Mar Coral; F, cuenca Fiji; N, cordillera Norfolk.  
modificado de Craw (1989)

**FIGURA 6.4** Orientación de un trazo individual por el criterio de designación de su línea de base y distancia geográfica mínima. a) áreas de distribución en Australia, Nueva Zelanda y otras islas, b) unión de las áreas por trazos, y c) orientación de los trazos.

Page (1987) sugirió la posibilidad de usar la información cladística para la orientación de los trazos individuales. Esta sugerencia luego fue adoptada por Craw (1988, 1989), Grehan (1991) y Henderson (1989). Sin embargo, Platnick y Nelson (1988) advirtieron que la aplicación de este criterio puede caer en un uso análogo al de Hennig (1968) con su regla de la progresión, la cual había sido duramente criticada por los mismos pan-biogeógrafos.

**Orientación con respecto a centros de masa.** Para dibujar los trazos un criterio seguido también por Croizat fue localizar los *centros de masa*, los cuales son definidos como los núcleos de mayor riqueza de especies dentro de la distribución de un taxón superior (figura 6.5). En general, los centros de masa representan áreas de diversidad numérica, genética o morfológica de un grupo (Page, 1987). Aquí también, Platnick y Nelson (1988) hicieron una crítica al concepto de centro de masa. Ellos encontraron que los centros de masa no sólo fueron referidos como centros de diversidad por Croizat, sino también como "centros de dispersión", "lugares de origen", "centros de emergencia", "centro antecesor de radiación" e incluso como "centros de origen". Así, si un trazo se orienta a partir de centros de masa hacia su periferia, la inferencia involucrada en esa hipótesis no tendría nada de diferente en relación con las que podría formular la biogeografía dispersionista.

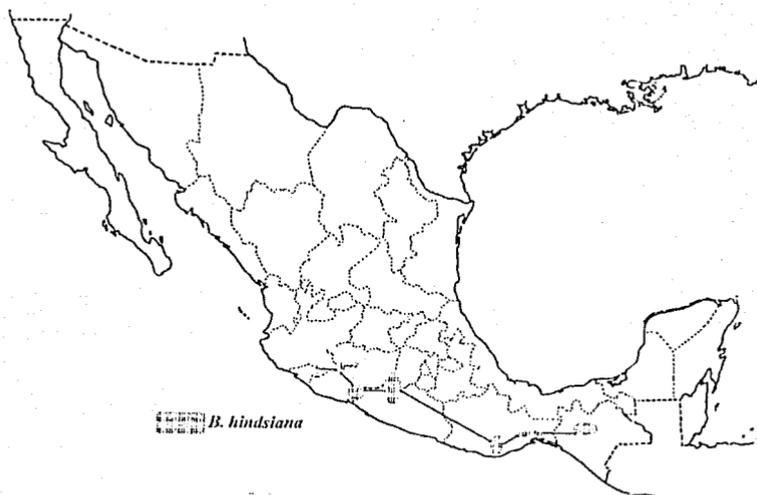


FIGURA 6.5 Orientación de un trazo mediante el criterio de ubicación del centro de masa. El mayor número de especies de registros para esta especie se localiza en el occidente de la Cuenca del Río Balsas.

**Trazos generalizados.** Los trazos estándar o trazos generalizados representan el patrón actual de un grupo de distribuciones antepasadas o biotas de los cuales los componentes individuales son fragmentos o relictos (Craw, 1988). Los trazos estándar resultan luego de un análisis comparativo de los trazos individuales, en el que se evalúa su congruencia en ocurrencia y dirección. Esto significa que los trazos individuales son componentes o elementos de un trazo estándar, no tanto por su coincidencia en distribución geográfica, sino porque comparten la misma orientación con respecto a una misma línea de base, lo cual implica que comparten una historia común (Craw, 1988).

**Nodos.** Los nodos son áreas biogeográficas donde dos o más trazos estándar se solapan o se comunican (figura 6.6). Croizat las interpretó como zonas de convergencia tectónica. El reconocimiento de nodos es quizás uno de los aportes más importantes de la pan-biogeografía. Croizat y sus seguidores han basado muchas de sus críticas a la biogeografía de la vicariancia sobre la incapacidad de ésta para distinguir este tipo de áreas geológicas compuestas y complejas, debido a su apego a la jerarquía implícita en los cladogramas. Para los pan-biogeógrafos el reconocimiento de nodos es un buen recurso para especular sobre la existencia de tales áreas; además, se requieren reconocer estos nodos como un elemento primario para establecer clasificaciones biogeográficas naturales.

|        |   |
|--------|---|
| Paso 1 | Construcción de trazos por el procedimiento del Árbol de Tendido Mínimo.  |
| Paso 2 | Orientación de los trazos individuales mediante:<br>a) Localización de líneas base bajo el criterio de distancia geográfica.<br>b) Información filogenética<br>c) Centros de Masa   |
| Paso 3 | Construcción de Matrices de Conectividad y cálculo del Trazo Estándar por el siguiente procedimiento:<br>a) Sumar los renglones de las matrices de conectividad de tal forma que los valores nodales para cada localidad o área puedan ser determinados.<br>b) Sumar los valores individuales de cada nodo y dividirlos entre el número de localidades o áreas.<br>c) Las áreas o localidades con valores mayores a su valor promedio son reconocidos como nodos. |
| Paso 4 | Evaluar estadísticamente la congruencia de los trazos por medio de la estimación de la congruencia de sus matrices de conectividad.   |
| Paso 5 | Mostrar los resultados sobre un mapa indicando los trazos estándar, las líneas base, nodos y centros de masa.   |

CUADRO 6.1. Resumen del método de Page (1987) para la construcción y evaluación cuantitativa de los trazos generalizados.

#### 6.4 LA CONSTRUCCIÓN DE HIPÓTESIS DE HOMOLOGÍA BIOGEOGRÁFICA.

El método de Page. El método de Page añade al concepto simple de árbol de tendido mínimo el atributo de dirección, con el cual un trazo se convierte en una hipótesis completa de interrelación genealógica de áreas. De acuerdo con Page (1987), la elección de los *árboles de tendido mínimo* sobre otras soluciones, se debe solamente a convención, de la misma forma que el método de regresión por mínimos cuadrados trata de minimizar los residuos o por la misma razón que el cladismo busca la reducción del número de homoplasias cuando construye los cladogramas.

El cuadro 6.1 muestra el método propuesto por Page (1987) conocido como el método de árboles de tendido mínimo. Este método retoma los procedimientos básicos de Croizat en cuanto a la construcción y orientación de los trazos individuales. Su contribución al método se centra en la proposición de un algoritmo para estimar congruencia entre trazos individuales. Para ello, Page (1987) codificó cada trazo individual en una matriz de conectividad. Una *matriz de conectividad* es una matriz cuadrada de tipo  $n \times n$ , donde  $n$  es el número de puntos (que corresponden en este caso a localidades), conectadas por un grafo (trazo). Si las matrices están conectadas se indica con "1", si no lo están se indica con "0". Una matriz de conectividad no orientada es simétrica (figura 6.7a, matriz 1). Una matriz orientada o dirigida es asimétrica para cada trazo individual. En ese caso la ubicación del "1" indica no sólo que ambas están conectadas sino también la dirección de esta conexión o enlace. Por convención el sentido de los enlaces va de los renglones a las columnas. En la matriz 2 de la figura 6.7b, la orientación indicada es un enlace del área 1 a la 2, de la 2 hacia la 3 y de la 3 hacia la 4.

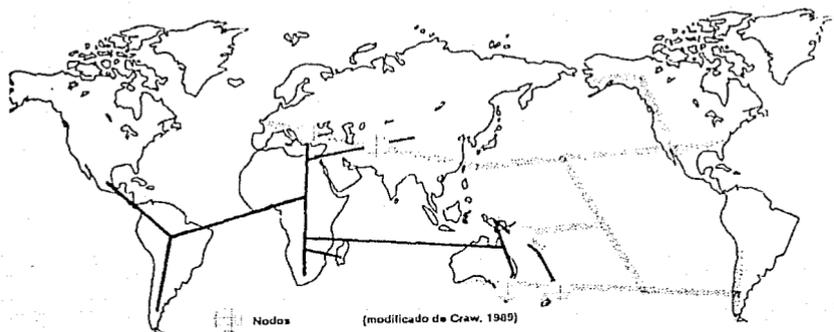
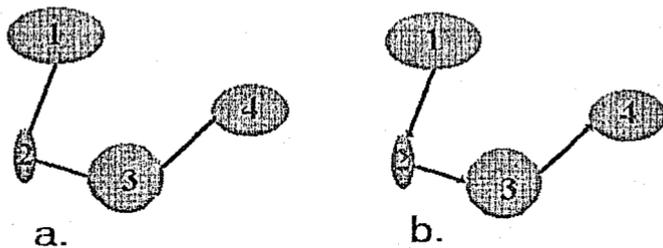


FIGURA 6.6 A partir de la evaluación de la congruencia de varios trazos individuales se producen los trazos estándar. Los nodos se localizan donde convergen dos o más trazos.



|   |   |     |    | hacia |   |   |     |    |
|---|---|-----|----|-------|---|---|-----|----|
| 1 | 2 | 3   | 4  | d     | 1 | 2 | 3   | 4  |
| 1 | - | 100 |    | e     | 1 | - | 100 |    |
| 2 | 1 | -   | 10 | s     | 2 | 0 | -   | 10 |
| 3 | 0 | 1   | -  | d     | 3 | 0 | 0   | -  |
| 4 | 0 | 0   | 1  | e     | 4 | 0 | 0   | -  |

FIGURA 6.7 A la izquierda, una matriz cuadrática simétrica (correspondiente a la figura a), a la derecha una matriz cuadrática orientada o dirigida (correspondiente a la figura b), adviértanse las flechas.



es el número que corresponde a cada punto (localidad o área) y  $j$  es el número que corresponde a cada enlace que conecta a los puntos  $i$ . Así, la celda  $a_{ij}$  que contenga un "1" indica que el enlace  $j$  conecta al punto  $i$  y además procede desde él. Si contiene un "-1", entonces indica que el enlace  $j$  conecta al punto  $i$  y además está dirigido hacia él. Si un enlace no incide en un punto, se asigna un "0" a esa celda. La figura 6.9 muestra las matrices de incidencia que resultan de la conjunción de las matrices de conectividad para tres áreas y tres trazos involucrados en las matrices 1, 2 y 3 de la figura 6.8.

La etapa final del método de Page es evaluar bajo una hipótesis, si la distribución de los trazos representados en las matrices de incidencia indica no-aleatoriedad, contra la hipótesis nula de que la ocurrencia se deba al azar.

**El método de Craw.** El método desarrollado por Craw (1989b) (cuadro 6.2) es un método de compatibilidad en el cual el grafo del trazo de un taxón es representado como un vértice que divide las áreas relacionadas por un trazo de aquellas que no lo están (figura 6.9). Luego estos trazos pueden ser codificados en matrices  $ixc$  de áreas por trazos (figura 6.9) que pueden ser analizados por congruencia de trazos o compatibilidad.

De la misma forma que en la sistemática, un par de trazos se consideran congruentes o compatibles si, y sólo si, uno es un subconjunto propio del otro o resultan ser iguales en una comparación o si son mutuamente excluyentes (ver capítulo 4). Un conjunto de trazos mutuamente compatibles conforman un clique que es usado para construir un árbol que conecta todas las áreas. Éste no es otra cosa que un trazo estándar. De la misma forma que se explicó el criterio de compatibilidad en el capítulo 4 para la sistemática, en la pan-biogeografía se busca por este medio el árbol de relación de áreas que maximice el número de hipótesis individuales sobre la historia de distribución de cada taxón analizado. En el caso de la sistemática se buscaba encontrar el árbol que mostrara el mayor número de hipótesis compatibles acerca de la historia evolutiva de cada carácter. Para ello se puede hacer uso de algún programa de cómputo que utilice procedimientos de compatibilidad, como el Phylip de Felsenstein (1986).

Una vez que se han reconocido uno o más trazos estandarizados, se hace una evaluación estadística de él. Craw (1989b) sugirió la generación de matrices  $ixc$  del mismo tamaño de aquellas en las que se encuentra codificado él o los trazos estándar, para después asociar una probabilidad a la ocurrencia del trazo debida al azar. Por este método la línea de base es designada una vez que se ha construido el trazo estándar. Finalmente, Craw (1989b) propuso la elaboración de mapas de los trazos que quedaron fuera del trazo estándar, debido a incompatibilidad o incongruencia, para después tratar de reconocer la naturaleza de las incongruencias. Esto es, explicar racionalmente la posibilidad de distorsiones debidas a movimiento, extinciones o deficiencias en la recolecta.

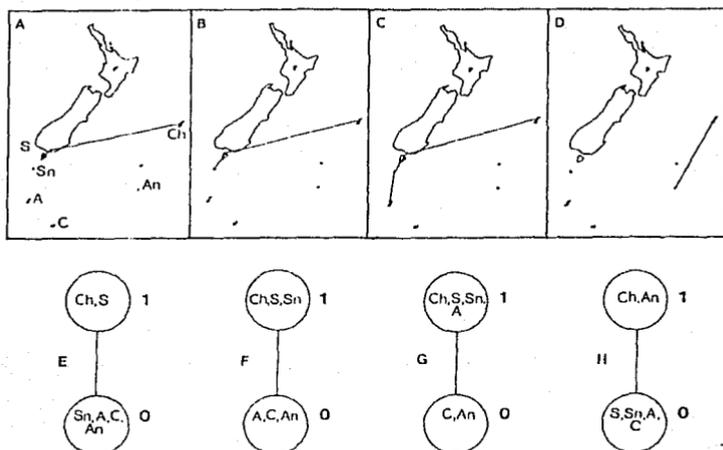


FIGURA 6.9 El método de Craw. Representación de cuatro trazos individuales (A, B, C, D), y su codificación (E, F, G, H). Abreviaciones: A, Islas Auckland, An, Islas Antpodas, C, Islas Campbell, Ch, Islas Chatham, S, Sur de Nueva Zelanda, Sn, Islas Snares (Tomado de Craw, 1989b).

|        |  |
|--------|--|
| Paso 1 | Construir una matriz $r \times c$ , donde $r$ (ronglones) representan localidades o áreas de distribución y $c$ (columnas) representan los trazos individuales.  |
| Paso 2 | Usar un programa de análisis por compatibilidad, por ejemplo PHYLIP (Felsenstein, 1986) para encontrar el clique más largo de trazos individuales compatibles.   |
| Paso 3 | Elaborar mapa que indique el trazo estándar dibujado con base en la información involucrada en el clique.  |
| Paso 4 | Usa un programa para generar una muestra de 1000 o más matrices aleatorias de tamaño $r \times c$ definidos. Por ejemplo BIPART (Wormald, 1984).   |
| Paso 5 | Identificar la línea base para el trazo estándar por medio de los criterios usuales.   |
| Paso 6 | Elaborar mapa de distribución de los trazos individuales que resultaron incompatibles con el trazo estándar. Comparar cada trazo individual incongruente con el trazo estándar y postular hipótesis acerca de su naturaleza: mobilismo, extinción o error de muestreo. |

CUADRO 6.2 Síntesis del método de Craw (1989b).

No Existe

Página

# CAPÍTULO 7

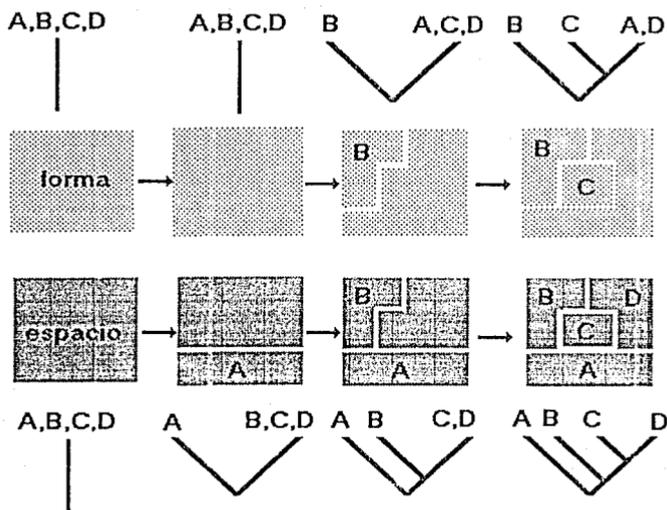
## LA SÍNTEISIS POSIBLE

### 7.1 LOS FUNDAMENTOS COMUNES EN LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

De forma recurrente, sobre todo en las tres últimas décadas, la biogeografía en general, con todas sus polémicas, ha despertado muchas preocupaciones al interior de cada una de sus escuelas. Por un lado Simberloff (1983) se preguntó si al final de los debates y ya en una etapa madura de la biogeografía, ésta se conduciría hacia una síntesis teórica y metodológica. Simberloff planteó, sobre todo, la posibilidad de que los enfoques ecológicos e históricos llegarían a un estado de complementación de sus fundamentos. Mientras Simberloff (1983) y Cracraft (1975) pareció optimista a este respecto, Rosen (1978) fue escéptico. Las razones de Rosen se fundamentaron en la incompatibilidad de la base teórica de ambos enfoques.

Con miras a una posible síntesis teórica, se puede sugerir un principio de compatibilidad epistemológica que sea susceptible de aplicarse al análisis comparativo de diferentes escuelas dentro de una ciencia. Dos escuelas son teóricamente compatibles si sus postulados son mutuamente inclusivos, equivalentes o si simplemente no se contraponen. En este tercer caso el proceso de síntesis teórica tendría como tarea el establecimiento de los lazos que permitan incluir un par de postulados en uno solo de mayor generalidad. En ese sentido los postulados teóricos de los enfoques ecológicos e históricos (para explicar el endemismo) son mutuamente incompatibles y, por ello, de acuerdo con Rosen (1978), la síntesis entre ambos es imposible.

Otra preocupación que permeó en el debate teórico de los últimos 10 años, fue la justificación de las nuevas teorías como mejores alternativas a los paradigmas vigentes, según la posible falseabilidad de las hipótesis que construyen, o bien según el estatus progresivo o regresivo de sus programas de investigación. Estos debates en principio se encaminaron a la crítica de las escuelas adversarias, pero cuando estas discusiones fueron realmente importantes fue cuando se utilizaron como marcos de referencia para la auto-crítica. Al interior de cada escuela se han dado polémicas realmente productivas. En la biogeografía de la vicariancia la discusión del papel que debe jugar el principio de parsimonia y las reglas que deben usarse para su aplicación más adecuada, ha producido al menos unas cinco aproximaciones al método. Desde las primeras propuestas metodológicas de Rosen en 1978, las observaciones de Wiley (1980), las dos propuestas de Nelson y Platnick (sobre todo la del análisis de componentes en 1981), las propuestas de parsimonia biogeográfica de Zandee y Roos (1987) y la de Brooks (1981), hasta las últimas versiones algorítmicas desarrolladas recientemente por Page (1987, 1988 y 1990a y b), el avance de esa escuela ha sido muy rápido y prolífico, y aún no acaba. En la pan-biogeografía, si bien su método no se ha separado fundamentalmente del que propuso Croizat, también se está experimentando una discusión acerca de cual de los métodos de análisis propuestos recientemente por Page y Craw, rescata los aspectos teóricos de dicha escuela.



**FIGURA 7.1** Según Page (1990b) la historia de las áreas y la historia de la especiación no es siempre la misma. El esquema representa una posible ruta evolutiva que ejemplifica lo anterior. Las relaciones genealógicas entre la diversidad de formas pueden ser diferentes a las que ocurren entre los espacios.

Una última preocupación de la biogeografía histórica en particular fue el de construir una alternativa a la biogeografía ecológica en cuanto a su aplicabilidad. La biogeografía ecológica de los 70's elaboró propuestas atractivas para el diseño de políticas de conservación de la biodiversidad; a finales de la misma década y de la siguiente, una gran cantidad de críticas hechas desde diferentes ángulos obligaron a una modificación sustancial de la "biogeografía de islas" (teoría del equilibrio insular) y los aspectos que había desarrollado para su aplicación quedaron pendientes. Abbott (1983) señaló, hace diez años, que el modelo especies-área de la biogeografía de islas fallaba cuando se aplicaba a conjuntos de áreas ecológicamente diferentes. Más aún, cuando se construyen modelos para islas reales, el modelo falla cuando las áreas pertenecen a distintos archipiélagos, esto es, si no todas tienen el mismo origen. Esto significa que el proceso de evaluación de áreas para determinar calidades y/o prioridades para la conservación debe considerar también el contexto de la historia y sus productos: endemismos entre otros aspectos. A este respecto dentro de la biogeografía de la vicariancia (Vane-Wright *et al.*, 1991; Williams *et al.*, 1991) recientemente se propusieron procedimientos de análisis para incluir los aspectos de interrelación filogenética en la evaluación de prioridades para la

conservación. En México, se están desarrollando estos tópicos encaminados hacia el mismo objetivo (Flores, 1991).

## 7.2 EL CONFLICTO ENTRE FORMA Y ESPACIO

La posibilidad de una síntesis teórica, dentro de la biogeografía histórica, parece mostrar un panorama diferente al que se mostró entre la biogeografía ecológica y la histórica. La biogeografía de la vicarianza y la panbiogeografía tienen aspectos teóricos fundamentales en común. El núcleo central de ambas teorías supone una estrecha relación entre la historia de la vida y la de la tierra. Ambas suponen en sus enunciados que la evolución opera integralmente en espacio, tiempo y forma. La calidad de esa integración es el tema principal de la discusión entre cladistas y pan-biogeógrafos. Si las historias de la tierra (historia evolutiva del espacio) y la biota (historia evolutiva de la forma) son o no una sola, es una discusión que aún no termina (figura 7.1). Pero aun cuando el debate teórico no finaliza, los métodos de las dos escuelas parecen tener cada vez más elementos en común y mayor complementariedad. Las versiones más recientes del método pan-biogeográfico aceptan ya la información cladística como elemento de análisis, pues las áreas geológicas no compuestas y diferenciadas en sus endemitas, tienen un arreglo ordenado en el tiempo por medio de la información genealógica. A su vez, la información arrojada por un análisis pan-biogeográfico, puede dar luz en la resolución de algunos aspectos problemáticos de la biogeografía de la vicarianza (áreas compuestas), como defecto de su apego estricto a un arreglo jerárquico para expresar las interrelaciones históricas. Esto nos revela un panorama que apunta hacia una síntesis teórica y metodológica de la biogeografía histórica (Morrone y Crisci, 1990).

No Existe

PAGINAS

## LITERATURA CITADA

- ABBOTT, I. 1983. The meaning of  $z$  in species-area regressions and the study of species turnover in island biogeography. *OIKOS*, 41: 385-390.
- ABE, M. Y. N. PAPAVERO 1992. *Teoria intuitiva dos conjuntos*. MAKRON Books do Brasil Ed. Ltda. (McGraw-Hill) São Paulo, 266pp.
- ANDREWARTHA, H. G. 1961. *Introduction to the Study of Animal Population*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- ARCHIE, J. 1989. Homoplasy excess ratios: New indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetic systematics and a critique of the consistency index. *Syst. Zool.*, 38: 253-269.
- ARCHIE, J. 1990. Homoplasy excess statistics and retention indices: A reply to Farris. *Syst. Zool.*, 39:169-174.
- BAL, I. R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- BERN, M. W. Y. R. L. GRAHAM. 1989. El problema de la red mínima. *Investigación y Ciencia (Scient. Am.)*, 150: 74-81.
- BOEKLEEN, W. J. Y. N. J. GUTTELLI. 1984. Island biogeography theory and conservation practice: species-area or species-area relationships? *Biol. Conserv.*, 29:63-80.
- BROOKS, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool.*, 30: 229-249.
- BROOKS, D. R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 660-680.
- BROWNE, J. 1983. *The Sekular Ark*. Yale University Press. New Haven and London.
- BRUNDIN, L. 1966. Transarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svensk. Vetensk. Handl.*, 4: 1-472.
- BRUNDIN, L. 1972. Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 69-79.
- BRUNDIN, L. 1988. Phylogenetic Biogeography. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.) *Analytical biogeography. an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London, pp. 343-369.
- BUEÑO, H. A. Y. J. LLORENTE 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto. En: J. Llorente (ed.) *Historia de la Biogeografía: Centros de origen y Vicarianza*. Ciencias, Servicios Editoriales, México, pp. 1-33.
- BUFFON, G. L. L. COMTE DE. 1761. *Histoire naturelle, générale et particulière*. Vol. 9. Imprimerie Royal, Paris.
- CAMIN, J. H. Y. R. SOKAL 1955. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311-326.
- CANDOLLE, A.-P. DE 1820. Geographic botanique. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles Vol. 18*: 359-422.
- CARMIILLI, M. 1981. Hypothesis testing and phylogeny reconstruction. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 19: 73-95.
- CHAFFILL, J. A. 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*, 5: 217-234.
- CONY, P. J., D. L. JONES Y J. W. H. MONGER 1980. Coniferous suspect terranes. *Nature*, 288: 328-333.
- CONNOR, E. F. Y. E. D. MCCOY 1979. The statistics and biology of species-area relationships. *Am. Natur.*, 98: 399-414.
- COX, B. C., I. N. HEALEY Y P. D. MOORE. 1976. *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. 2a edición, Blackwell Scientific Publications, London, 194 pp.
- CRACRAFT, J. 1975. Historical biogeography and earth history: perspectives for a future synthesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 62: 227-250.
- CRAW, R. C. 1983. Panbiogeography and vicariance biogeography: are they truly different? *Syst. Zool.*, 32:431-438.
- CRAW, R. C. 1984. Biogeography and biogeographical principles. *N. Z. Ent.*, 8: 49-52.
- CRAW, R. C. 1988. Panbiogeography: method and syntheses in biogeography. En: Myers y Giller (eds.) *Analytical biogeography. an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London, pp. 405-435.
- CRAW, R. C. 1989a. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.*, 37: 291-310.
- CRAW, R. C. 1989b. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *N. Z. J. Zool.*, 16: 485-494.
- CRAW, R. C. Y. M. HEADS 1988. Reading Croizat. On the edge of biology. *Biological Forum. Rivista di Biologia*, 81: 499-532.
- CRISCI, J. V. Y. J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? *J. Theor. Biol.*, 97: 35-41.
- CRISCI, J. V. Y. J. V. MORRONE. 1990. En busca del paraíso perdido: la biogeografía histórica. *Ciencia Hoy*, 1: 26-34.
- CROIZAT, L. 1952. *Manual of phytogeography*. Junk, The Hague.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Editada por el autor. Caracas, Venezuela.
- CROIZAT, L. 1961. *Principia botanica*. Editada por el autor. Caracas, Venezuela.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time and form: the biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- CROIZAT, L. 1981. Biogeography: past, present, and future. En: Nelson, G., Rosen, D. E., eds., *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia Univ. Press, New York, pp. 501-523.
- CROIZAT, L. 1982. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.
- CROIZAT, L., G. NELSON Y D. E. ROSEN. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- DARLINGTON, P. J. JR. 1957. *Zoogeography, the distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York, 675 pp.
- DARWIN, C. 1859. *El origen de las especies*. (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989)
- DAY, W. E. H. 1985. Optimal algorithms for comparing trees with labelled leaves. *J. Classification*, 2: 7-28.
- DIAMOND, J. M. 1972. Biogeographic Kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific Islands. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 3199-3203.
- DIAMOND, J. M. 1975. The Island Dilemma: Lessons of modern Biogeographic Studies for the Design of Natural Reserves. *Biol. Conserv.*, 7: 129-146.
- DIAMOND, J. M. Y. R. M. MAY. 1976. Island biogeography and the design of Natural Reserves. En: May, R. (ed.) *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford, pp. 228-252.
- ENHLER, J. A. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *Amer. Zool.*, 22: 441-452.

- ESPINOSA, D. Y J. LLORENTE 1991. Biogeografía de la vicarianza: historia e introducción a los fundamentos y métodos. En: Lorente, J. (Ed.) *Historia de la biogeografía Centros de origen y vicarianza* Facultad de Ciencias, Servicios Editoriales, pp. 35-96.
- ESTABROOK, G. F. 1978. Some concepts for the estimation of evolutionary relationships in systematic botany. *Syst. Bot.*, 3: 146-158.
- ESTABROOK, G. F., F. R. MCMORRIS Y C. A. MEACHAM. 1985. Comparison of undirected phylogenetic trees based on subtrees of four evolutionary units. *Syst. Zool.*, 34:193-200.
- FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.*, 19: 83-92.
- FARRIS, J. S. 1973. A probability model for inferring evolutionary trees. *Syst. Zool.*, 22: 250-256.
- FARRIS, J. S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Syst. Zool.*, 26: 77-88.
- FARRIS, J. S. 1988. *Hennig86*. Manual de referencia, Publicado por el autor. New York.
- FARRIS, J. S. 1989a. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417-419.
- FARRIS, J. S. 1989b. The retention index and homoplasy excess. *Syst. Zool.* 38: 406-407.
- FARRIS, J. S. 1991. Excess homoplasy ratios. *Cladistics*, 7: 81-91.
- FELSENSTEIN, J. 1973. Maximum likelihood and minimum steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Syst. Zool.*, 22: 240-241.
- FELSENSTEIN, J. 1978a. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.*, 27: 401-410.
- FELSENSTEIN, J. 1978b. The number of evolutionary trees. *Syst. Zool.* 27: 27-33.
- FELSENSTEIN, J. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biol. J. Linn. Soc.*, 16: 183-196.
- FELSENSTEIN, J. 1983. Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 313-333.
- FELSENSTEIN, J. 1986. Clique compatibility program, PHYLIP. University of Washington, Seattle.
- FEYERABEND, P. K. 1974 *Contra el método*. Ed. Ariel, Barcelona. 209 p.
- FLORES, V. O. 1991. *Análisis de la distribución de la herpetofauna de México*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias UNAM.
- GATES, G. E. 1966. Requiem for megadride Utopias. A contribution toward the understanding of the earthworm fauna of North America. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 79: 239-254.
- GIBBRIN, A. 1986. *La tierra en movimiento*. Biblioteca Científica Salvat, No. 50. Salvat Editores, S. A., Barcelona. 184 p.
- GOULD, S. J. 1980. Simpson, paleontology and the modern synthesis. En: Mayr, E. y Provina (eds.) *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press. Cambridge. pp. 153-172.
- GRANDE, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. *Paleobiology*, 11: 234-243.
- GREILAN, J. R. 1988. Panbiogeography: evolution in space and time. *Revista de Biología-Biology Forum*, 81: 469-498.
- GREILAN, J. R. 1991. Panbiogeography 1981-91: development of an earth/life synthesis. *Progress in Physical Geography*, 15:331-363.
- HALFFTER, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.* 4-5: 1-17.
- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol., Mex.* 13: 1-64.
- HALL, E. R. Y K. K. KELSON. 1959. *The mammals of North America*. The Ronald Press Co., New York. 2 vols., 1083 p.
- HALLAM, H. 1972. La deriva continental y el registro fósil. En: E. O. Wilson (ed.) 1978. *Ecología evolución y biología de poblaciones*. Selección de Científico American. Ed. Omega, Barcelona.
- HALLAM, H. 1989. *Great Geological Controversies*. 2a. Ed. Oxford Science Publications. Oxford. 244 pp.
- HAANSON, N. R. 1977. *Patrones de descubrimiento: observación y explicación*. Alianza Universidad. Madrid, España. 309 p.
- HEADS, M. J. 1985. On the nature of ancestors. *Syst. Zool.* 34: 205-215.
- HENDERSON, I. M. 1989. Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 495-510.
- HENDY, M. D., C. H. C. LITTLE Y D. PENNY. 1981. Comparing trees with pendant vertices labelled. *SIAM J. Appl. Math.*, 44: 1054-1065.
- HENDY, M. D. Y D. PENNY. 1982. Branch and Bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Math. Biosci.* 59: 277-290.
- HENGGEYELD, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 249 p.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 353 p.
- HOOKER, J. D. 1844-60. *The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the Years 1839-1841*. I. *Flora Antártica* (1844-47). London.
- HOOKER, J. D. 1882. *On the geographical distribution, presidential address*, Report of the 51st Meeting of the British Association for the Advancement of Science, London.
- HUMPHRIES, C. J. 1982. Vicariance biogeography in Mesoamerica. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69: 444-463.
- HUMPHRIES, C. J., J. M. COX Y E. S. NIELSEN. 1986. *Nothofagus* and its parasites: a cladistic approach to coevolution. En: A. R. Stone y D. L. Hawksworth (eds.) *Coevolution and systematics*. Clarendon Press, Oxford. pp. 55-76.
- HUMPHRIES, C. J., Y L. R. PARENTI. 1989. *Cladistic biogeography*. Oxford Monographs on Biogeography 2. 2a. Edición, Oxford University Press, Oxford.
- JONES, S. B. JR. 1986. *Plant systematics*. Mc Graw-Hill, Inc., New York. 526 pp.
- JONES, D. L., A. COX, P. CONEY Y M. BECK. 1982. The growth of western North America. *Sci. Am.*, 247: 50-64.
- KAMP, P. J. J. 1980. Pacific and New Zealand: proposed eastern elements in Gondwanaland's history. *Nature*, 288: 659-664.
- KLUGE, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.) *Cladistics. A perspective on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York. pp. 24-38.
- KLUGE, A. G. Y J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of *Amrurus*. *Syst. Zool.*, 18: 1-32.
- KOHLMAN, B. Y S. SÁNCHEZ. 1984. Estudio atrofográfico del género *Bursaria* Jacq. ex L. (Bursereaceae) en México: Una síntesis de métodos. En: E. Ezcurra, M. Equihua, B. Köhler y S. Sánchez, *Métodos Cuantitativos en la Biogeografía*. Instituto de Ecología, México. pp. 41-115.
- KREBS, C. J. 1978. *ECOLOGICAL: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row Pub. Inc. N. York.

- KUHN, T. S. 1971. *La estructura de las revoluciones científicas*. 2a. ed. Fondo de Cultura Económica, México.
- LACOSTE, A. Y R. SALANON. 1973. *Biogeografía*. Oikos-tau, S. A. Ediciones, Barcelona, España. 271 pp.
- LÁKATOS, I. 1978. *La metodología de los programas de investigación científica*. Alianza Editorial, México.
- LE QUESNE, W. J. 1974. The uniquely evolved character concept and its cladistic application. *Syst. Zool.*, 23: 513-517.
- LE QUESNE, W. J. 1977. The uniquely evolved character concept. *Syst. Zool.*, 26: 218-223.
- LLORENTE, J. 1989. Algunas ideas de la Teoría Sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias, Núm. esp.* 3: 26-39.
- LLORENTE, J. Y D. ESPINOSA. 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 4: 295-312.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row Pub. Inc. N. York
- MACARTHUR, R. H. Y E. O. WILSON. 1963. An equilibrium theory of inular biogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MARGUSH, T. Y F. R. McMORRIS. 1981. Consensus n-trees. *Bull. Math. Biol.*, 43: 239-244.
- MATTHEW, W. D. 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318.
- MATTHEW, W. D. 1939. *Climate and evolution*. New York Academy of Science, New York.
- MAVR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MAVR, E. 1982. *The growth of biological thought*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- MCDOWALL, R. M. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 88-104.
- MCVAUGH, R. Y J. RZEDŹAWSKI. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mocino. *Kew. Bull.*, 18: 317-382.
- MEACHAM, C. A. Y G. F. ESTABROOK. 1985. Compatibility methods in systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 431-446.
- MORRONE, J. J. Y J. V. CRISCI. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evol. Biol.*, 4: 119-140.
- MYERS, A. A. Y P. S. GILLER (eds.). 1988. *Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London.
- NELSON, G. 1973. Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 22: 312-320.
- NELSON, G. 1977. Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. L. Croizat. *Review. Syst. Zool.*, 26: 449-452.
- NELSON, G. 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of Biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11: 293-329.
- NELSON, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's Families des plantes (1763-1764). *Syst. Zool.*, 28: 1-21.
- NELSON, G. 1984. Cladistics and biogeography. En: T. Duncan y T. F. Stuessy, (eds.) *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York. pp. 273-293.
- NELSON, G. 1985. A decade of challenge: the future of biogeography. En: A. E. Levinton y M. C. Aldrich (eds.) *Plate tectonics and biogeography*. *J. Hist. Earth Sci. Soc.*, 4: 177-196.
- NELSON, G. Y N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NELSON, G. Y N. PLATNICK. 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series (J. J. Head, ed.) Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina. 16 p.
- NUR, A. Y Z. BEN-ABRAHAM. 1977. Lost Pacific continent. *Nature*, 280: 41-43.
- OMODEO, P. 1963. Distribution of the terricolous oligochaeteson from the two shores of the Atlantic. En: A. Löve and D. Löve (eds.) *North Atlantic biota and their history*. Memillan, New York. pp. 127-151.
- PAGE, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tra:ks: quantifying Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17.
- PAGE, R. D. M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.*, 37(3): 254-270.
- PAGE, R. D. M. 1989a. *COMPONENT (release 1.5) Reference Manual*. Publicado por el autor, New York.
- PAGE, R. D. M. 1989b. New Zealand and the new biogeography. *N. Z. J. Zool.*, 16: 471-483.
- PAGE, R. D. M. 1990a. Component analysis: a valiant failure? *Cladistics*, 6: 119-136.
- PAGE, R. D. M. 1990b. Tracks and trees in the Antipodes: a reply to Humphries and Seberg. *Syst. Zool.*, 39: 288-299.
- PAPAVERO, N. 1989. *Introdução histórica e epistemológica à biologia comparada com especial referência à biogeografia. II. A Idade Média; da queda do Império Romano do Ocidente*. Editora Universitária Santa Ursula, Rio de Janeiro. 219 p.
- PAPAVERO, N. 1991. *Introdução histórica à biologia comparada com especial referência à biogeografia. III. De Nicolau de Cusa a Francis Bacon (1493-1634)*. Editora Universitária Santa Ursula, Rio de Janeiro. 209 p.
- PAPAVERO, N. Y J. M. ABE. 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineares. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*, Núm. 5: 39-74. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- PAPAVERO, N. Y J. BALSÀ. 1986. *Introdução histórica e epistemológica à biologia comparada com especial referência à biogeografia. I. do gènesis ao fim do Império Romano do Ocidente*. Sociedade Brasileira de Zoologia, Belo Horizonte. 168 pp.
- PATTERSON, C. 1981. Methods of paleobiogeography. Págs. 446-489. En: G. Nelson y D. E. Rosen (eds.) *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. En: Joysey, K. A. y A. E. Friday (eds.) *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London y New York. pp. 21-74.
- PLATNICK, N. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.*, 28: 537-546.
- PLATNICK, N. 1992. Patterns of biodiversity. En: N. Eldredge (ed.) *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York. pp. 15-24.
- PLATNICK, N. Y E. S. GAFFNEY. 1977. Systematics: A popperian perspective. *Syst. Zool.*, 26: 360-365.
- PLATNICK, N. Y G. NELSON. 1988. Spanning-tree biogeography: Shortcut, detour, or Dead-end? *Syst. Zool.*, 37: 410-419.
- POPPER, K. R. 1962. *La lógica del descubrimiento científico*. Editorial Tecnos, Madrid.
- POPPER, K. R. 1974. *Conocimiento objetivo. Un enfoque evolucionista*. Ed. Tecnos, Madrid.
- RAPOPORT, E. H. 1975. *Acrogeografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México. 214 p.
- 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.

- ROSEN, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24: 431-464.
- ROSEN, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 159-188.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *La vegetación de México*. LIMUSA, México. 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. Y H. KRUSE. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon*, 28:103-116.
- SCLATER, P. L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linnæan Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- SIMBERLOFF, D. S. 1969. Experimental zoogeography of islands. A model for insular colonization. *Ecology*, 50: 296-314.
- SIMBERLOFF, D. S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 161-182.
- SIMBERLOFF, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science. En: A. M. Brush y G. A. Clark Jr. (eds.) *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 441-455.
- SIMBERLOFF, D. S. Y L. G. ABELE. 1976. Island biogeographic theory and conservation practice. *Science*, 191: 285-286.
- SIMBERLOFF, D. S. Y L. G. ABELE. 1982. Refuge design and island biogeography theory: effects of fragmentation. *Amer. Nat.*, 120: 41-50.
- SIMBERLOFF, D. S., K. L. HECK, E. D. MCCOY Y E. F. CONNOR. 1981. There have been no statistical test of cladistic biogeographical hypotheses. En G. Nelson y D. Rosen (Eds.) *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York. pp. 40-63.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G. G. 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- SNEATH, P. H. A. 1974. Phylogeny of microorganisms. *Symposia Soc. Gen. Microbiol.*, 24: 1-39.
- SOBER, E. 1975. *Simplicity*. Oxford: Clarendon Press.
- SOBER, E. 1983. Parsimony in systematics: Philosophical issues. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 335-357.
- SOBER, E. 1988a. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press.
- SOBER, E. 1988b. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 245-253.
- SOKAL, R. R. Y F. J. ROHLF. 1981. Taxonomic congruence in the Leptodomorpha re-examined. *Syst. Zool.*, 30: 309-325.
- SPORNE, K. R. 1956. The phylogenetic classification of the angiosperms. *Biol. Rev.*, 31: 1-29.
- STEVENS, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 333-358.
- SWOFFORD, D. L. 1984. *PATP. Phylogenetic analysis using parsimony. Versión 2.2*. Publicado por el autor, Champaign, Illinois.
- TERBORGH, J. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science*, 193: 1029-1030.
- THROCKMORTON, L. 1965. Similarity versus relationship in *Drosophila*. *Syst. Zool.*, 14: 221-236.
- TOLEDO, C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 182 pp.
- VANE-WRIGHT, R. I., HUMPHRIES, C. J. Y WILLIAMS, P. H. 1991. What to protect? -Systematics and agency of choice. *Biol. Cons.*, 55: 235-254.
- WALLACE, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Reimpr. 1962, Hafner Press, New York. 2 vols.
- WATROUS, L. E. Y Q. D. WHEELER. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30: 1-11.
- WILEY, E. O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Bot.*, 5: 194-220.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics*. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York.
- WILEY, E. O. 1987. Methods in vicariance biogeography. En: Hovenkamp, P. (ed.) *Systematics and evolution: a matter of diversity*. Utrecht University, Utrecht. pp. 283-306.
- WILEY, E. O. 1988a. Vicariance biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 513-542.
- WILEY, E. O. 1988b. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 290-290.
- WILLIAMS, P. H., C. J. HUMPHRIES Y R. I. VANE-WRIGHT. 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 665-679.
- WILSON, E. O. Y E. O. WILLIS. 1975. Applied biogeography. En: M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. pp. 522-534.
- ZANDEE, M. Y M. C. ROOS. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.