



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPERSIONISMO, PUENTES CONTINENTALES Y
CENTROS DE CREACIÓN: UN ANÁLISIS HISTÓRICO DE
LA CONFORMACIÓN DEL MODELO DISPERSIONISTA DE
LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA EN LA SEGUNDA MITAD
DEL SIGLO XIX, CON ESPECIAL REFERENCIA A LA OBRA
DE ALFRED RUSSEL WALLACE

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA

ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

DIRECTOR: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2004





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 esta 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.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de mayo de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Antonio Alfredo Bueno Hernández**, con número de cuenta 70010277 y número de expediente 74281, con la tesis titulada: **"Dispersionismo, puentes continentales y centros de creación: Un análisis histórico de la conformación del modelo dispersionista de la biogeografía histórica en la segunda mitad del siglo XIX, con especial referencia a la obra de Alfred Russel Wallace."**, bajo la dirección del (la) **Dr. Jorge Enrique Lorente Bousquets**.

Presidente:	Dr. Jorge Enrique Lorente Bousquets
Vocal:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal:	Dr. Carlos López Beltrán
Vocal:	Dr. Oscar Alberto Flores Villela
Secretario:	Dr. Sergio F. Martínez Muñoz
Suplente:	Dra. Edna María Suárez Díaz
Suplente:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de octubre de 2003

Dr. Juan J. Morrone Lupi
Coordinador del Programa

RECONOCIMIENTOS

Deseo manifestar mi agradecimiento a las siguientes instancias y personas que apoyaron la realización de esta investigación:

- A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), al Ing. Enrique Gil y a la Subcomisión del Superación Académica del Personal Académico de la FES Zaragoza por su apoyo para la obtención de la beca para estudios doctorales.
- A la Dra. Tila Ma. Pérez, directora del Posgrado en la Facultad de Ciencias, a la Maestra Maricela Arteaga, Jefa de la Carr. de Biología de la FES Zaragoza y a la dirección de la facultad, por el apoyo que hizo posible la investigación documental en bibliotecas de la ciudad de Londres.
- A los miembros del jurado, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Carlos López Beltrán y Dr. Oscar A. Flores Villela, por las observaciones y correcciones que hicieron al borrador.
- Al Dr. Jorge A. Meave del Castillo por su examen exhaustivo y erudito del trabajo. Sus observaciones fueron de gran utilidad para pulir la versión final.
- A los miembros del comité tutorial, Dr. Sergio Martínez y Dra. Edna Suárez, cuyas observaciones, comentarios y sugerencias a lo largo del doctorado, fueron fundamentales para dar forma a la investigación.
- Al Dr. Jorge Llorente Bousquets, por su visión, agudeza, apoyo y guía durante la realización de este proyecto.
- Al C. Dr. David Espinosa y a sus tesisas, Flor y Genaro, que me ayudaron a hacer el mapa del Archipiélago Malayo.
- Al apoyo recibido de los proyectos de CONACyT 36488 y de DGAPA IN 218502.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Antonio Alfredo

Bueno Hernández

FECHA: 26/ene./2004

FIRMA: 

Dedicatoria

A Salvador y María, tan querida

A Lichus, Oli, Anita, Yolis, Chava, Chayo y Martis

A Barbi, Rock y For

A Lupita y Guadalupe, S. R.

Índice

Reconocimientos	v	
Dedicatoria	vii	
Resumen	xi	
Introducción	1	
Biogeografía histórica y biogeografía ecológica		7
Antecedentes	11	
La constitución de la biogeografía histórica	11	
Primeras ideas sobre la distribución orgánica		11
El reconocimiento de patrones biogeográficos		12
La ley de Buffon		17
Las áreas de endemismo		19
Capítulo 1	25	
Concepciones biogeográficas en el siglo XIX		25
Explicación por leyes		25
Extensionismo <i>versus</i> permanentismo		28
La teoría de la selección natural y el dispersionismo		34
Capítulo 2	45	
La biogeografía de Charles Lyell	45	
La historia de la geología de Lyell		45
La metodología en la obra de Lyell: uniformitarismo y <i>vera causa</i> 49		
Los <i>Principles of Geology</i>		53
Biogeografía Lyelliana		55
Conclusiones		78
Capítulo 3	85	
La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace: Partel: El viaje a los ríos amazónicos	85	
La formación de Wallace		86
El viaje al Amazonas		89
<i>A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro</i>		91
Capítulo 4	107	
La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace: Parte II: El modelo extensionista	107	
La ley de Wallace		108
Las islas Arú		113
La zoología y la geografía del Archipiélago Malayo		117

Capítulo 5	138	
La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace:		
Parte III: La inflexión hacia el permanentismo	138	
Capítulo 6	159	
La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace	159	
Parte IV: La consolidación del modelo permanentista:		
<i>The Geographical Distribution of Animals</i>	159	
Principios y fenómenos generales de la distribución	163	
Los medios de dispersión y migración de los organismos	165	
Cambio geográfico y cambio orgánico	167	
Las regiones zoológicas	170	
Principios de clasificación biogeográfica	171	
Objeciones principales al sistema de regiones de Wallace	179	
Taxonomía y biogeografía	182	
Los centros de origen norteaños	184	
La distribución orgánica en las islas	205	
Colonialismo y dispersionismo	209	
Conclusiones	213	
Referencias	221	
Apéndice: Mapa de la línea de Wallace	229	

Resumen

Se hace una reconstrucción histórica del origen, desarrollo y validación del modelo dispersionista de la biogeografía histórica. Se analiza en particular la obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace y el giro radical de su posición inicial extensionista al modelo permanentista que suscribió en sus últimos trabajos. Se rebate la idea de que la biogeografía científica nace con los trabajos de Darwin y Wallace así como la tesis continuista según la cual la concepción biogeográfica que sostuvo Wallace en sus libros *The Geographical Distribution of Animals* y *Island Life* son la culminación de sus ideas previas. Se muestra como la tradición de explicación mediante leyes así como el modelo de evolución por selección natural condicionaron sus ideas sobre la distribución geográfica de los organismos y tuvieron una influencia determinante en la validación del modelo dispersionista. Formado dentro de una tradición que tenía como valores la búsqueda de causas verdaderas así como los principios del uniformitarismo y del empirismo, la estructuración del modelo dispersionista-permanentista se puede entender como una reacción contra la doctrina de la creación-diseño y como un rechazo explícito a: (1) las hipótesis extensionistas, carentes de evidencia geológica y de clara filiación catastrofista, (2) la vieja idea de que había una adecuación perfecta entre los organismos y sus circunstancias, (3) la concepción fijista de las especies, y (4) la doctrina de las creaciones milagrosas, múltiples e independientes. Dos hechos empíricos fueron determinantes para el cambio del modelo biogeográfico de Wallace: (1) las exploraciones del suelo oceánico, que refutaban las hipótesis de antiguas extensiones terrestres actualmente sumergidas, y (2) la evidencia de las dispersiones a gran distancia. La versión final del modelo biogeográfico de Wallace intenta explicar la distribución orgánica mediante selección natural y competencia, con ciclos de surgimiento y expansión de grupos dominantes en las regiones septentrionales que desplazaban a los grupos precedentes, con menor capacidad competitiva. Se concluye que Wallace no pudo resolver la tensión entre su afán por hacer una regionalización ontológica de la superficie terrestre y su compromiso con el modelo de migración y divergencia de los organismos sobre un espacio estático, en el que las regiones biogeográficas se convierten en meras configuraciones temporales de valor convencional.

Abstract

This is a historical reconstruction of the rise, development and validation of dispersal model of historical biogeography. The biogeographic work of Alfred Russel Wallace and his radical draft of his initial extensionist position to the permanentist hypothesis is analyzed. It is refuted the idea that scientific biogeography was born with Darwin and Wallace's works as well as the thesis of the continuous growth of his biogeographical ideas according to which *The Geographical Distribution of Animals* and *Island Life* are the culmination of his previous ideas. It is showed that the tradition of explanation by laws as well as the model of evolution by natural selection determined his conception about the geographical distribution of living world. Formed inside a tradition that took as values the search of *verae causae* as well as the principles of the uniformitarism and of the empiricism, the structure of the model dispersionista-permanentista can be understood as a reaction against the doctrine of the creation - design and as an explicit rejection to: (1) the extensionist hypothesis, lacking of geological evidence and in clear affiliation with catastrophist doctrine, (2) the old idea of that there was a perfect adequacy between the organisms and his circumstances (3) the species's inmutability concept, and (4) the creationist doctrine. Two empirical facts were determinant for the change of the biogeographical model of Wallace: (1) the explorations of the oceanic bottom which refuted the hypotheses of ancient terrestrial extensions, and (2) the evidence of dispersions at great distance. The final version of the biogeographical model of Wallace tries to explain the biogeographical distribution by means of natural selection and competitive capacity, with cycles of emergence and expansion of dominant fauna in septentrional regions and replacement of previous groups with minor competitive capacity. It can be concluded that Wallace could not solve the tension between his interest for doing an ontological division of terrestrial surface and his commitment with the model of migration-divergence on a static space, in which the biogeographical regions turn into mere temporary constructs of conventional value.

Introducción

La biogeografía es una disciplina en la que han ocurrido cambios importantes, tanto conceptuales como metodológicos, durante las últimas décadas. Ha trascendido el nivel meramente descriptivo y se ha constituido en una de las materias centrales de la *biología comparada* (Nelson, 1970), cuyo interés fundamental es la búsqueda y explicación de patrones dentro de la diversidad orgánica. Durante el siglo XIX se desarrolló vigorosamente en Inglaterra un paradigma sobre la distribución orgánica basado principalmente en dispersiones múltiples y azarosas. El inicio de este modelo dispersionista o *dispersionismo*, para abreviar, puede acotarse tentativamente desde que aparece *Principles of Geology* de Charles Lyell (Lyell, 1830-1833). A partir de esta obra, el dispersionismo fue desarrollando un modelo explicativo sobre la distribución orgánica cada vez más elaborado. Apenas en la segunda mitad del siglo XVIII se había percibido con claridad que los organismos de localidades diferentes, incluso con condiciones físicas similares, eran fundamentalmente distintos (Nelson y Platnick, 1981; Browne, 1983) y en la primera mitad del siglo XIX ya se había obtenido gran cantidad de información sobre la distribución espacial y temporal de diversos grupos de plantas y animales. Asimismo, el estudio de los estratos geológicos había dejado en claro que durante la historia de la vida habían ocurrido dos fenómenos importantes, como eran la sucesión y extinción de formas orgánicas. Sin embargo, los naturalistas ingleses prácticamente no habían hecho trabajo teórico sobre la distribución orgánica (Kinch, 1980). Fue en los inicios del siglo XIX cuando se hicieron explícitas dos preguntas centrales de la biogeografía: (1) conocer la distribución geográfica de plantas y animales y (2) explicar sus causas. Esta última indagación implicaba necesariamente considerar la dimensión histórica y por tanto, preguntarse acerca del origen de las especies (Kitcher, 2001).

A partir del marco conceptual que le brindaba su tesis transmutacionista, Darwin esbozó un modelo para explicar la distribución orgánica, partiendo de la premisa de que la superficie terrestre había permanecido esencialmente estable y la posición relativa que guardaban entre sí océanos y tierras emergidas no había variado sensiblemente a lo largo del tiempo geológico. Wallace adoptó y desarrolló ese modelo seis años después de la presentación conjunta de sus trabajos, dotándolo de un mayor sustento tanto empírico como teórico a lo largo de las dos décadas siguientes. El modelo biogeográfico elaborado por Wallace marcó el rumbo de la investigación biogeográfica y se constituyó en el enfoque dominante desde la segunda mitad del siglo XIX. El protocolo de investigación que desarrolló el dispersionismo puede sintetizarse en dos puntos: 1) localizar los centros de origen de los diversos grupos de plantas y animales, y 2) rastrear las rutas de dispersión que habían seguido hasta alcanzar su distribución actual. La concepción dispersionista persistió durante aproximadamente un siglo, promovida por los biogeógrafos del neodarwinismo, quienes propalaron la idea de que la biogeografía obtuvo su estatus científico sólo a partir de los trabajos germinales de Darwin y Wallace. Mayr (1982), por ejemplo, sostuvo que el estudio de la distribución orgánica trascendió su estadio exclusivamente descriptivo y se convirtió en investigación causal a partir de los capítulos sobre distribución orgánica de *El Origen de las Especies*. Darlington (1957) había afirmado antes la misma tesis, presentando a Darwin como el primero en haber descubierto que la distribución animal no podía explicarse simplemente en términos de clima y de las condiciones físicas locales. George (1964) sostuvo que con la publicación de *The Geographical Distribution of Animals* de Wallace (1876), nació la ciencia moderna de la zoogeografía.

La biogeografía moderna, según esta versión *whig* (Butterfield, 1931) de la historia de la disciplina, nació con los trabajos de Darwin y de Wallace, quienes interpretaron la distribución orgánica desde una perspectiva evolucionista. Después de ellos, los biogeógrafos ya podían dedicarse básicamente a recopilar datos de distribución de los diversos grupos de plantas y animales, quedándose en el rezago otros, que sin entender las ideas de Darwin, malgastaron su tiempo moviendo

continentes o suponiendo grandes puentes terrestres para explicar los patrones biogeográficos, sin considerar la evidencia ni la probabilidad. Darlington concluyó que el rumbo pertinente que debía seguir la biogeografía era tomar el modelo de Darwin y Wallace como punto de partida y agregar una dosis conveniente de geología, clima y área para encontrar los principales centros de evolución de las biotas modernas (Matthew, 1915).

Otro aspecto que también influyó en la creencia extendida de que la biogeografía nació a partir de Darwin, fue que desde que apareció su teoría de la evolución, se hizo énfasis en el estudio del proceso evolutivo, mientras que decayó el interés sobre los patrones que ha producido dentro de la diversidad orgánica (Janvier, 1984). La sistemática y la biogeografía, que son por antonomasia las disciplinas que estudian los patrones a grandes escalas de organismos, poblaciones y especies dentro de la diversidad orgánica, quedaron relegadas a un segundo término, y si bien siguieron acumulando una cantidad importante de datos, tuvieron muy poco desarrollo teórico (Zunino y Zullini, 1995). El paradigma *centro de origen-dispersión* se convirtió en el modelo dominante para explicar el poblamiento de las diferentes áreas del mundo y permaneció esencialmente igual desde Darwin y Wallace hasta los biogeógrafos neodarwinistas principales, como Matthew (1915), Simpson (1940) y Darlington (1957).

Sin embargo, los estudios recientes sobre la historia de la biogeografía, promovidos a partir del surgimiento de los enfoques panbiogeográfico (Croizat, 1958) y de la biogeografía cladística (Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; 1984) han rebatido esta idea. La evidencia historiográfica muestra que esta disciplina comenzó a desarrollar su propio cuerpo teórico mucho antes de que surgiera la teoría darwinista de la evolución (Browne, 1983), y que los conceptos y principios del dispersionismo surgieron a partir del interjuego y la competencia con otras ideas rivales sobre la distribución orgánica. En el desarrollo del *corpus* teórico de la biogeografía de la segunda mitad del siglo XIX, los conceptos de centros de creación,

centros de origen, áreas de endemismo, dispersión y puentes continentales jugaron un papel central en las discusiones sobre la distribución orgánica.

Dentro de la vasta literatura sobre la historia de la teoría darwiniana, reiteradamente se ha reconocido la importancia que tuvo la biogeografía en la génesis de la teoría de la selección natural (Ghiselin, 1969; Limoges, 1970; De Beer, 1971; Gruber y Barret; 1974, Mayr, 1976) y se ha recomendado explícitamente esclarecer con mayor detalle cuál fue la relación que se dio entre el desarrollo de las ideas transmutacionistas y los datos biogeográficos. Desde el inicio de sus ideas evolucionistas, Darwin siempre consideró a la distribución geográfica como la evidencia empírica más fuerte a favor de la transmutación de las especies. Incluso antes de hacer pública su teoría, al explicar extensamente su idea de la selección natural a Charles Lyell, expuso como evidencia principal los patrones de distribución geográfica, los cuales podían explicarse adecuadamente si se partía de la hipótesis de la descendencia común (Browne, 1995).

Otra idea que se ha sostenido con frecuencia en la literatura neodarwinista afirma que la teoría de la selección natural fue deducida a partir de los hechos de la distribución orgánica. Sin embargo, una serie de estudios historiográficos (Bedall, 1968, 1988a, 1988b; Kinch, 1980; Richardson, 1981) han concluido que, contrariamente a esa idea empirista, el principio de la selección natural no se dedujo directamente a partir de los hechos biogeográficos, sino que más bien éstos podían explicarse bajo la premisa transmutacionista, incluso antes de que se desarrollara una explicación convincente sobre el mecanismo del cambio orgánico. Por el contrario, los patrones biogeográficos resultaban caprichosos bajo la doctrina creacionista y la tradición de la Teología Natural, que era particularmente influyente en la Gran Bretaña. Así, con el surgimiento de las ideas transmutacionistas y bajo la premisa de que la disposición de tierras y océanos había permanecido básicamente igual a lo largo de los períodos geológicos, surgió una disyuntiva: la distribución actual de los organismos podía explicarse mediante creaciones independientes de especies inmutables o mediante la dispersión desde centros donde se habían originado las especies ancestrales que se iban modificando a lo largo del tiempo.

El análisis del proceso por el cual surgió y se constituyó el modelo dispersionista, desplazando a otras explicaciones alternativas sobre la distribución orgánica y validándose como el modelo dominante de explicación en la biogeografía histórica durante un siglo, ha sido señalado como un episodio que en sí mismo reviste gran interés para la investigación histórica (Nelson, 1978; Brundin, 1988). Además, es un tema que subyace a lo largo de la constitución de la biogeografía como disciplina autónoma de la biología y de sus propósitos e intereses actuales (Nelson y Platnick, 1984). El modelo dispersionista terminó finalmente por desplazar a las ideas de otros biogeógrafos, como Edward Forbes y Philip Lutley Sclater, quienes habían elaborado explicaciones diferentes sobre los patrones de la distribución orgánica, particularmente sobre las distribuciones discontinuas y sobre las regiones biogeográficas caracterizadas por su biota endémica. Es por ello que resulta pertinente ensayar respuestas a una serie de preguntas de interés histórico: ¿por qué otras explicaciones alternativas que apelaban a antiguas extensiones terrestres fueron relegadas?; ¿cómo pudo el dispersionismo remontar la opinión de destacados estudiosos de la distribución orgánica como Augustin de Candolle, Charles Lyell y Joseph Dalton Hooker, quienes habían coincidido en la importante conclusión de que ni las capacidades dispersorias de los taxones ni los posibles episodios de dispersión explicaban satisfactoriamente la afinidad entre áreas marcadamente discontinuas? (Brundin, 1988).

Si bien se ha desarrollado una intensa y vasta investigación historiográfica en torno al trabajo de Darwin, en su mayor parte se ha enfocado a su teoría evolutiva. A pesar de que se ha reconocido el papel fundamental que jugó la distribución orgánica en la elaboración de la teoría de la selección natural, son relativamente pocos los trabajos históricos que se han hecho específicamente sobre la biogeografía del darwinismo. Poco se han esclarecido las razones por las cuales la propuesta de regionalización que hizo Sclater (1858) sobre la superficie terrestre, pasó de ser el logro más brillante de la investigación biogeográfica a un mero artefacto de cierta utilidad pedagógica (Nelson, 1978). No es claro por qué no se siguió investigando

sobre el rumbo delineado por Sclater de encontrar las divisiones ontológicas (es decir, genealógicas) de la superficie terrestre durante todo el período darwiniano-wallaceano; por qué si Agustín de Candolle había presentado ya desde la primera mitad del siglo XIX un sistema de regiones de endemismo, concebidas como entidades con identidad propia tanto histórica como biológica, terminaron explicándose, bajo la óptica dispersionista, como meros agregados azarosos de taxones, cada uno con su historia particular e independiente de dispersión; cuánta fuerza tuvieron los “hechos biogeográficos” en la decisión de elegir un modelo en vez de otro, o qué tanto influyó el conocimiento fáctico biogeográfico para que Darwin y Wallace optaran por un modelo dispersionista y rechazaran los modelos extensionista y creacionista.

La intención de este trabajo es precisamente el tratar de buscar respuestas a estas preguntas, en tanto que las reconstrucciones históricas proporcionan contexto para juzgar diferentes explicaciones. Conviene establecer además que el enfoque de este trabajo invierte el orden que a menudo se ha seguido en los trabajos sobre la historia de la biogeografía darwinista. Si bien ya se ha tratado extensamente el asunto de cómo la biogeografía influyó de forma decisiva en la elaboración de la teoría evolutiva, aquí se trata de mostrar cómo el modelo evolucionista condicionó las ideas biogeográficas y la aceptación de un modelo dispersionista, que en su versión más refinada se debe a Wallace.

El otro propósito central de esta investigación es analizar la evolución de las concepciones biogeográficas de Alfred R. Wallace. Existen al menos dos particularidades en la obra de este naturalista que lo hacen especialmente interesante. En primer término, Wallace fue uno de los biogeógrafos más importantes del siglo XIX. Su extensa obra sobre la materia refleja tanto su vasta experiencia de campo como sus grandes dotes para teorizar. Pero además, lo más importante es que a lo largo de sus trabajos biogeográficos pueden apreciarse dos posiciones contrastantes y en constante tensión. La simpatía por hipótesis extensionistas que muestra en sus primeros escritos contrasta notoriamente con el apego estricto a una posición

permanentista de sus obras maduras. Aunque ello resulta evidente cuando se comparan sus primeros trabajos biogeográficos con los últimos, se ha presentado a la obra biogeográfica de Wallace como si hubiese seguido un desarrollo continuo y sin contradicciones, bajo una interpretación presentista que concibe a sus últimas ideas biogeográficas como mejores y más acertadas, mientras que las ideas extensionistas de sus inicios se juzgan como erradas. Así, por ejemplo, una de las personas más acreditadas en el estudio de Wallace ha afirmado:

With Wallace, the end of the first period of his literary work was completed by the publication of his two large volumes on 'The Geographical Distribution of Animals', towards which all his previous thought and writings had tended, and from which, again, came other valuable works leading up to the publication of 'Darwinism' (1889). (George, 1964, Part III: 1-2).

Este trabajo parte de otra idea, o quizá habría que decir, de otro prejuicio. El investigar por qué ocurrieron esos cambios en las ideas biogeográficas de Wallace, cuáles fueron los criterios de buena ciencia de ese tiempo y cómo influyeron en esos cambios, es precisamente lo que tiene interés desde el punto de vista histórico, además de que lo convierten en un autor *ad hoc* para entender cómo se articuló el modelo dispersionista.

Biogeografía histórica y biogeografía ecológica

La biogeografía estudia la distribución de los seres orgánicos en el espacio geográfico y tiene como propósitos fundamentales encontrar patrones generales de la distribución de los taxones, tanto actuales como extintos, e indagar sobre las causas que los han producido (Simberloff, 1983). Se pueden distinguir dos grandes campos en esta disciplina: (1) la *biogeografía ecológica*, que se enfoca al estudio de la distribución actual de los organismos e investiga la influencia que ejercen sobre dicha

distribución factores ambientales tanto físicos como bióticos, generalmente a una escala local, aunque la macroecología y el estudio de la distribución de los biomas a nivel mundial implican escalas geográficas amplias (Brown y Gibson, 1983); y (2) la *biogeografía histórica*, que se aboca al estudio de las causas que han operado en el pasado afectando la distribución orgánica, abarcando escalas amplias tanto espaciales como temporales e incluyendo dentro de su análisis grupos superiores. La biogeografía histórica se apoya principalmente en la sistemática, las ciencias de la Tierra y la paleontología e intenta explicar los patrones biogeográficos actuales con base en los cambios que han ocurrido en la geografía, el clima y la filogenia. Resulta así que la biogeografía incluye conjuntos de conceptos, métodos y estrategias diferentes, según la escala espacial y temporal de los procesos y patrones que investigue. Es claro que hay diferencias sustanciales entre estudiar los patrones y las causas de la distribución de los organismos en un período corto de tiempo y en un área en particular, o bien estudiarlos en términos de linajes y estirpes a escala continental o mundial, abarcando períodos geológicos, pues las preguntas que surgen y los métodos a aplicar son distintos. En el primer caso, el interés se centra sobre el efecto de factores ecológicos en poblaciones, comunidades y ecosistemas, sin que tenga relevancia considerar aspectos de genealogía, mientras que en el segundo adquiere sentido investigar las interrelaciones históricas entre las áreas con base en los taxones endémicos que las caracterizan, lo cual implica que las relaciones genealógicas adquieran una importancia fundamental.

Se han reconocido una serie de procesos de diversa índole que afectan la distribución de los organismos tanto en el espacio como en el tiempo. Según su naturaleza, pueden dividirse en geográficos (eustáticos, tectónicos, climáticos y oceanográficos), evolutivos (adaptación, especiación, genealogía, divergencia y extinción) y ecológicos (inmigración, emigración e interacciones bióticas). Estos procesos pueden interactuar de manera compleja e influir sobre la formación de patrones biogeográficos a distintas escalas de tiempo y espacio. Es por ello que los análisis integrales de la distribución orgánica requieren incluir tanto a los mecanismos ecológicos como a los procesos históricos, con el fin de entender más

cabalmente las causas de la distribución espacial y temporal de los seres orgánicos y los patrones que se generan. Sin embargo, permanece aún sin tenderse el puente que ligue a la biogeografía ecológica con la histórica, y que permita deslindar la importancia relativa de las causas ecológicas e históricas sobre la distribución de la vida sobre la Tierra (Myers y Giller, 1988; Vuilleumier, 1999). El reto sería hacer más tenues estas fronteras disciplinarias con el propósito de alcanzar una teoría integral de la biogeografía. La tensión entre las dos formas de abordar el estudio de la distribución orgánica parece surgir de dos formas de ver la vida: como sistema termodinámico o como entidad histórico-evolutiva con ligas fundamentalmente genealógicas. El propósito sería enfrentar esta dicotomía y ver cómo resolver esa tensión.

En síntesis, la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica representan dos tradiciones de investigación que han tenido desarrollos independientes. La presente investigación centra su interés en la biogeografía histórica, particularmente en el desarrollo del modelo dispersionista. La biogeografía histórica ha mantenido como interés permanente el reconocer, delimitar y establecer las relaciones entre las diferentes áreas bióticas. Desde la primera generalización que hizo Buffon sobre la distribución orgánica en el siglo XVIII hasta los debates actuales entre los enfoques dispersionista, vicariancista y panbiogeográfico (Myers y Giller, 1988; Llorente y Espinosa, 1991; Crisci y Morrone, 1992; Espinosa y Llorente, 1993), se han empleado básicamente dos criterios para establecer relaciones entre áreas: (1) *fenético*, que estima la similitud entre áreas con base en los elementos bióticos compartidos (ausencias-presencias) y (2) *genealógico*, que atiende a la historia de fragmentación de las áreas y sus biotas.

A partir de la segunda mitad del siglo XX, han surgido dos enfoques nuevos dentro de la biogeografía histórica: la *panbiogeografía* y la *biogeografía cladística* (Croizat, 1958; Nelson y Platnick, 1981, 1984). A raíz de la crítica que han hecho estos enfoques a las historias narrativas elaboradas por el paradigma dispersionista, la biogeografía histórica se ha reconstituido como una disciplina autónoma, definiendo sus

propios problemas, métodos y explicaciones sobre los patrones de distribución orgánica, muchos de los cuales ya eran conocidos desde el siglo XIX. En este proceso de validación disciplinaria ha influido de manera importante la aceptación de un mecanismo para la deriva de los continentes, aunque también es claro que en el surgimiento de estos enfoques nuevos se retoman viejas ideas y líneas de investigación, que si bien ya se habían planteado desde hace más de un siglo, fueron sistemáticamente desestimadas por la biogeografía dispersionista del neodarwinismo.

Antecedentes

La Constitución de la Biogeografía Histórica

Primeras ideas sobre la distribución orgánica¹

La idea de la dispersión como agente causal de la distribución orgánica es tan antigua como el *Génesis* bíblico. En el relato de Noé se refiere que: “El año seiscientos de la vida de Noé, el mes segundo, a los diecisiete días del mes, aquel día fueron rotas todas las fuentes del grande abismo, y las cataratas de los cielos fueron abiertas y hubo lluvia sobre la Tierra cuarenta días y cuarenta noches.” (*Génesis*, 7:11).

El relato mosaico continúa narrando que después de que el diluvio cesó y las aguas se retrajeron, el arca quedó varada sobre la cima del monte Ararat, desde donde se dispersaron las diversas criaturas sobre toda la superficie terrestre. El relato del diluvio se convirtió en la explicación canónica del poblamiento del mundo en la visión occidental a través de la tradición cristiana. En el siglo V, San Agustín, obispo de Hipona, al componer la primera gran *summa* cristiana, convalidó la explicación dispersionista. A partir de la leyenda del diluvio ideó la metáfora de que cada una de las especies que había salvado Noé representaba a una de las distintas naciones, que por más ínfimas que fueran, sobrevivirían al diluvio del mal gracias al arca salvadora, representada por la Iglesia Católica (San Agustín, 1992: 367). La idea de una justicia igualitaria con un Dios que daba a todos los hombres oportunidad de salvación, requería que se hubieran salvado todas las especies que había metido Noé en el arca. Fue así que a partir de una metáfora teológica quedó asentada una concepción biogeográfica, y con la fuerza de la autoridad de San Agustín, se aceptó que a partir de Ararat se dispersaron todas y cada una de las especies que habitan la Tierra (Papavero *et al.*, 1995). Un corolario de esta tesis es que sólo hubo una creación, de

¹ Varias de las ideas vertidas en este capítulo aparecen en: Llorente, J.; N. Papavero y A. Bueno. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revta. Acad. Colomb. Cienc.* XXIV(91): 255-278; reeditado en: *Una introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (J. Llorente y J. J. Morrone, eds.). 2001.

modo que los casos problemáticos de animales semejantes que habitaban lugares aislados y remotos la resolvió San Agustín recurriendo al transporte, ya fuera hecho por los hombres o, si hacía falta, por los mismos ángeles (Papavero *et al.*, en prensa).

El reconocimiento de patrones biogeográficos

Al consolidarse la institución de la Iglesia Católica, se impuso una concepción cristiana de la vida en el mundo occidental que permeó todas las actividades humanas (Templado, 1974). Bajo esa visión se afirmó que todas las especies que han poblado la faz de la Tierra se originaron por un solo acto de creación divina en el Edén bíblico, para después ser salvadas por Noé y expandirse hacia todos los confines de la Tierra desde el monte Ararat. De esta manera, el Edén y el Monte Ararat se convirtieron respectivamente en los centros de origen y dispersión paradigmáticos. Como parte de la política de contrarreforma ante el cisma luterano y su doctrina del libre albedrío, la alta jerarquía de la Iglesia Católica se reunió de 1545 a 1563 en el Concilio de Trento, decretando la interpretación literal de la Biblia. Se reafirmó entonces la creencia en un acto de creación único en el tiempo y localizado en el espacio, con lo que la especulación libre sobre los hechos del mundo, incluida la distribución geográfica de plantas y animales, quedó socialmente reprimida.

Los viajes de exploración y el descubrimiento de nuevas tierras que hicieron los europeos desde fines del siglo XV los pusieron en contacto con especies vegetales y animales hasta entonces desconocidas. La referencia obligada para entender estos nuevos hechos era la leyenda de Noé. La dispersión de la biota terrestre a partir de un solo punto geográfico no dejaba de tener cierto apoyo empírico. Desde el siglo XVI se conocían casos de plantas traídas de lejanas tierras que prosperaban exitosamente en Europa. También se conocían casos de animales como el conejo, que siendo habitantes de Europa, habían proliferado en tierras extranjeras; sin embargo, se presentaban casos problemáticos para la explicación dispersionista. Uno era el de las especies de fieras iguales o muy semejantes que habitaban el Viejo y Nuevo Mundo, separados por océanos infranqueables. La explicación de que habían sido

transportados por hombres no era precisamente satisfactoria, pues resultaba difícil imaginar hombres transportando animales feroces durante largas travesías, mientras que la explicación agustiniana que apelaba a la transportación divina o 'angelocoria' no dejaba de causar escepticismo (Bueno y Llorente, 2001).

Un escolástico flamenco, Justus Lipsius (1547-1606), conocido en los círculos teológicos por haber adaptado los principios de la escuela estoica al cristianismo, intentó salvar el punto mediante el artificio de puentes oceánicos imaginarios (Browne, 1983), precediendo por tres siglos a algunos biogeógrafos victorianos ingleses que tuvieron la misma proclividad por emplear el recurso *ad hoc* de los puentes para explicar distribuciones disyuntas. La exploración del Nuevo Mundo asombraba a los estudiosos e inevitablemente surgían preguntas sobre la distribución de los animales que no parecía concordar con el modelo de un solo centro de creación. El oidor Tomás López Medel manifestaba así sus dudas a fines del siglo XVI:

Es admirable la naturaleza en la variedad con que para mayor contento del hombre reparte en diversas provincias y regiones las cosas producidas. En Indias hay especies que en ningún otro lado se hallan; y ante todas cosas parecen ser de aquellas partes y pertenecerle... (en Trabulse, 1985).

Los nuevos hechos de distribución orgánica no parecían adaptarse al relato del *Génesis*. Cada vez era más manifiesto que en diferentes partes del globo habitaban especies distintas. El jesuita español Joseph de Acosta (1540-1600) en su *Historia Natural y Moral de las Indias* (Acosta, 1940) manifestó dudas bien razonadas sobre el origen de los animales que vivían en América:

Halláronse, pues, animales de la misma especie que en Europa, sin haber sido llevados de españoles. Hay leones, tigres, osos, jabalíes, zorras y otras fieras y animales silvestres de los cuales hicimos en el

primer libro argumento fuerte, que no siendo verosímil que por mar pasasen en Indias, pues pasar a nado el océano es imposible, y embarcarlos consigo hombres es locura, síguese que por alguna parte donde el un orbe se continúa y avecina al otro, hayan penetrado, y poco a poco poblado aquel nuevo mundo. Pues conforme a la Divina Escritura, todos estos animales se salvaron en el arca de Noé y de allí se han propagado en el mundo (Acosta, ed. por O'Gorman, 1940).

Hasta aquí, la explicación que daba Acosta se apegaba tanto a la ortodoxia como a la parsimonia, pues suponía más probable una dispersión continua que otra mediante grandes saltos. Sin embargo, las especies que eran exclusivas del Nuevo Mundo resultaban aún más problemáticas:

Mayor dificultad hace averiguar qué principio tuvieron aquellos animales que se hallan en Indias y no se hallan en el mundo de acá. Por que si allá los produjo el Creador, no hay para que recurrir al arca de Noé ni aún hubiera para qué salvar entonces todas las especies de aves y animales si habían de criarse después de nuevo; ni tampoco parece que con la creación de los seis días dejara Dios al mundo acabado y perfecto, si restaban nuevas especies de animales por formar, mayormente animales perfectos, y de no menor excelencia que esos otros conocidos (Acosta, ed. por O'Gorman, 1940).

A pesar de sus dudas, Acosta ya no fue más lejos y se mantuvo dentro de la ortodoxia dispersionista del *Génesis*:

Todos los animales salieron del arca, pero por instinto natural y providencia del cielo, diversos géneros se fueron a diversas regiones, y en algunas de ellas se hallaron tan bien que no quisieron salir de ellas, o si salieron no se conservaron, o por tiempo vinieron a fenecer, como sucede en muchas cosas. Y si bien se mira ésto, no es caso propio de

Indias, sino de muchas otras regiones y provincias de Asia, Europa y África, de las cuales se lee haber en ellas castas de animales que no se hallan en otras, y si se hallan, se sabe haber sido llevadas allí (Acosta, ed. por O’Gorman, 1940).

Acosta había manifestado ya en el siglo XVI, de manera clara y explícita, un patrón de distribución fundamental: que en diferentes partes del orbe se encuentran especies propias y exclusivas. La causa a la que atribuye este notable patrón es del tipo que hoy llamaríamos ecológica, es decir, son las condiciones físicas de cada área las que finalmente determinan el tipo de animales que las habitan. Además es una explicación acorde con la idea de un orden natural divino, en el que cada obra de Dios ocupaba el lugar que le correspondía. A partir del siglo XVI y como resultado de los hallazgos de los viajes transoceánicos, cada vez se volvió más clara la existencia de diferencias regionales en la distribución de plantas y animales. Ello implicó percatarse de un hecho que ha sido trascendental para el desarrollo de la biogeografía: la distribución espacial de la biota no ocurre de manera azarosa. Con el reconocimiento de este principio general, la idea de la dispersión original a partir del Ararat se iba haciendo cada vez más problemática. Dos fueron los puntos específicos de controversia: (1) aclarar si las semejanzas entre diferentes especies de la localidad se debían a una misma historia o bien a que se desarrollaban bajo las mismas condiciones ambientales, y (2) resolver si las distribuciones disyuntas se explicaban por creaciones múltiples, por separación secundaria de áreas previamente continuas, o bien por dispersión desde lugares remotos (Mayr, 1982).

Todavía en la segunda mitad del siglo XVIII, la leyenda del diluvio persistió en el esquema que elaboró Linneo para explicar la distribución de la flora (Llorente *et al.*, 2000). De acuerdo con su formación religiosa, el naturalista sueco, lo mismo que otros naturalistas coetáneos, vio a la naturaleza como un segundo libro de la Revelación, solo inferior en importancia a la propia *Biblia*. Bajo esta visión, la naturaleza se concebía metafóricamente como una obra escrita por Dios, que si se sabía interpretar adecuadamente, revelaría los designios de la Providencia (Eiseley,

1978). La versión linneana del Edén consistía en una altísima montaña situada en latitudes tropicales que abarcaba toda la tierra emergida, rodeada por un inmenso océano. En esa montaña-isla se originaron todas las criaturas vivientes, incluida la especie humana:

En las primeras edades del mundo, los continentes permanecían sumergidos bajo el mar, una sola isla en medio de ese inmenso océano. Allí, todos los animales vivían con holgura y todas las plantas crecían abundantemente (en Nelson y Platnick, 1981, traducido del inglés)²

A medida que las aguas se retrajeron, los distintos organismos fueron bajando hasta ocupar la franja altitudinal en la que encontraban las condiciones adecuadas a su existencia. La creación, podría decirse, siguió un gradiente de distribución altitudinal y después su correspondencia latitudinal.

La versión linneana del paraíso presenta algunas diferencias con el relato del *Génesis*. En primer lugar, no hay referencia directa al arca de Noé. Linneo aborrecía la idea de un Dios omnipotente que ensayaba creaciones defectuosas para después destruirlas. En segundo, es más parsimoniosa, ya que se hace coincidir espacialmente el centro de origen con el centro de dispersión (Llorente *et al.*, 2000). Aparentemente, Linneo concibió a la dispersión como una tarea prevista y necesaria en el plan de la creación para ordenar a los seres vivos sobre la faz de la Tierra.

Johann Gmelin, discípulo de Linneo, viajó a las regiones árticas y contribuyó a enriquecer la colección florística de Upsala. Sin complicarse demasiado, intentó conciliar lo que decían las Escrituras con los hechos biogeográficos que se iban descubriendo. Propuso así la existencia no de uno, sino de varios centros de creación repartidos a lo largo del mundo (Browne, 1983). Sobre esta idea básica se

² Lyell (1830-1833) citó parte de la frase original en latín, tomada de la obra de Linneo, *Oratio de telluris habitabilis incremento*, de 1744: *In quá comodè habitaverint animalia omnia, et vegetabilia laetè germinaverint.*

desarrollaron una serie de variaciones, que iban desde discutir si las creaciones habían sido simultáneas o en diferentes tiempos (sincronía o alocronía), si habían iniciado con una sola pareja original o bien si desde el principio se habían creado poblaciones completas de cada especie.

La ley de Buffon

No obstante, frente a la preeminencia de la explicación de la distribución orgánica por las condiciones que hoy llamamos ecológicas, presente desde Acosta hasta Linneo, se fue desarrollando otra explicación que apelaba a causas históricas.

En Francia, el conde de Buffon mantenía diferencias marcadas con Linneo, de quien criticaba su sistema de clasificación por considerarlo superficial, de modo que propuso una clasificación 'práctica' de los animales con base en su distribución y su lugar de origen. Si bien al principio había compartido la opinión generalizada en su tiempo que cada fauna era el producto de la región que habitaba, afirmando que: "La tierra forma a las plantas; la tierra y las plantas forman a los animales." (en Nelson, 1978), abandonó después esa explicación. Fue Buffon quien halló evidencia en contra del modelo linneano. Cuando comparó a los mamíferos del Viejo y del Nuevo Mundo, llegó a una conclusión que ya había atisbado dos siglos antes Acosta: "Ninguna especie de la zona tórrida de un continente se encuentra en el otro." (en Nelson y Platnick, 1981). A diferencia de Acosta, Buffon reconoció que a pesar de que las condiciones físicas fueran muy similares, en el Viejo y Nuevo Mundo habitaban especies diferentes de mamíferos. A partir de entonces, empezó a reconocerse que este hecho empírico se cumplía también para otros grupos y otras áreas. Ya en la primera mitad del siglo XIX se había extendido desde los mamíferos hasta las aves, reptiles, insectos y plantas, y podía aplicarse no sólo a las especies del Viejo y del Nuevo Mundo, sino a las de cualquier región de la Tierra separada por alguna barrera (Papavero *et al.*, en prensa). El que Buffon haya explicitado que en áreas distintas existen especies diferentes marca el inicio de la biogeografía histórica,

ya que desde entonces se hace evidente la insuficiencia de un determinismo ecológico que apela solamente a las condiciones físicas del entorno. El mismo Buffon apeló a un proceso histórico evolutivo de degeneración de los animales para explicar las diferencias faunísticas entre el Viejo y el Nuevo Mundo.

Alexander von Humboldt (1769 – 1859) y Aimé Bonpland (1773 – 1858) hicieron la cuantificación de factores físicos para explicar la distribución de las plantas, a lo largo de un gradiente altitudinal. Humboldt destacó entre los naturalistas del inicio del siglo XIX. Proveniente de una familia noble y acomodada, conoció a Georg Forster en Gottinga, con quien trabajó amistad. Forster había acompañado a su padre Johann Reinhold Forster siendo todavía un niño, durante la segunda expedición que realizó el capitán Cook, y contagió a Humboldt su pasión por explorar regiones remotas. Cuando ya era famoso, Humboldt obtuvo el permiso de Carlos IV para viajar a las colonias españolas del Nuevo Mundo, acompañado de Bonpland. Elaboró un sistema unitario del universo, bajo la premisa de que sus componentes están vinculados por complejas interrelaciones. La naturaleza se entiende como la unidad resultante de la diversidad de sus fenómenos y de la armonía existente entre los seres de la creación: “Un solo e indestructible nudo encadena la naturaleza entera” (Humboldt, 1874). Concibió un Cosmos regulado por leyes intrincadas e invariables, de las cuales apenas se tenían atisbos. La fitogeografía, si bien es importante, no es más que una parte de ese gran sistema de orden. Humboldt se interesó por descubrir los tipos básicos de vegetación. En su trabajo más célebre, *Essai sur la géographie des plantes* (Humboldt, 1805), introdujo el concepto de ‘fisonomía’ para referirse a los distintos arreglos de la vegetación, en los que es más importante su apariencia general que la identidad de sus especies. Encontró relaciones hasta antes insospechadas entre diferentes tipos vegetacionales, de modo que aquellos presentes en un cierto cinturón altitudinal se correspondían estructuralmente con los tipos de vegetación presentes en una determinada latitud. Humboldt fue el primero en emplear la expresión ‘ley de Buffon’.

La *geografía botánica* tenía como propósito asignar a cada tribu vegetal sus límites y su clima. Humboldt descubrió además que había una estrecha asociación entre los tipos de vegetación y las condiciones físicas particulares prevaletentes, lo cual se reflejaba en regularidades fitogeográficas. Humboldt y Bonpland establecieron así una 'ley de la distribución de las formas', la cual indicaba la proporción o porcentaje de especies registradas de una familia dada de plantas para una latitud determinada y con un correspondiente clima típico. Con estos descubrimientos, adquirió prioridad el estudio de los patrones de la vegetación antes que su origen:

En el dominio de los hechos, de la experiencia, de la observación, y en el estudio descriptivo del estado actual de nuestro planeta, no tienen lugar las investigaciones de las causas primeras, ni las inabundables cuestiones de origen (Humboldt, 1874).

Los factores físicos se consideraron como la causa principal del arreglo de las asociaciones vegetales. Los conjuntos de especies formaban grupos con identidad propia, dada por los estrechos vínculos entre la topografía, el suelo, el clima y la altitud de un área geográfica y los organismos que alberga. Hasta para la propia especie humana se idearon explicaciones sobre las cualidades artísticas y morales de los habitantes de una región particular con base en las condiciones físicas de su entorno.

Las áreas de endemismo

Augustin Pyramus De Candolle (1778 – 1841) dio gran avance a la biogeografía respecto a sus predecesores. Su obra siguió el rumbo que habían marcado previamente en la Europa continental Humboldt y Bonpland. En el *Dictionnaire des Sciences Naturelles* (1820b) publicó un artículo corto (*Géographie Botanique*), mismo que también apareció en forma de opúsculo (*Essai Élémentaire de*

Géographie Botanique, 1820). De Candolle atribuyó a Linneo el haber distinguido la procedencia de las plantas, es decir su patria, que es donde las plantas crecen o habitan (*habitaciones*), de otro aspecto muy diferente que tiene que ver con la naturaleza particular de aquellas localidades en las cuales acostumbran desarrollarse (*estaciones*). Con esta base conceptual dividió a la geografía botánica en tres campos principales de estudio: (1) la influencia que los elementos externos ejercen sobre los vegetales y las modificaciones que resultan para cada especie, ya sea por la necesidad que ellas tienen de cada substancia o bien por los medios a través de los cuales pueden escapar a su acción; (2) las consecuencias que tienen estos datos generales para el estudio de las estaciones; y (3) el examen de las habitaciones de las plantas y las consecuencias que de ello resultan en relación al conjunto de la ciencia. Insistió en que el término ‘estación’ se refería esencialmente al clima, al terreno de un lugar dado, mientras que el de ‘habitación’ se relacionaba con las circunstancias geográficas y geológicas, destacando que la confusión de estas dos clases de ideas era una de las causas que más habían atrasado esta ciencia, impidiéndole adquirir exactitud.

Al igual que Humboldt, De Candolle propuso una clasificación ‘sociológica’ de las plantas. Señaló que los vegetales, por norma general, tienden a estar circunscritos a un área determinada de la superficie terrestre y destacó que la determinación de las leyes responsables de esa circunscripción vegetal constituía el estudio de las habitaciones. Explicó como causa de este patrón la existencia de barreras naturales que impiden la diseminación de una especie por toda la Tierra, aun cuando reconoció varios medios de transporte, como el agua, el viento, la atmósfera y el mismo hombre, que facilitaban la dispersión.

Con base en el estudio de la distribución de las plantas, De Candolle generalizó el hecho sobre el cual ya había llamado la atención Buffon: en áreas diferentes, aun con condiciones físicas muy similares, habitaban especies distintas. Ello contradecía la creencia generalizada que los organismos eran el producto de un país:

Los primeros viajeros siempre creían reencontrar en los países distantes las plantas de su patria y se complacían en darles los mismos nombres. Pero cuando las muestras eran llevadas hacia Europa, la ilusión se disipaba para la mayoría; cuando el examen de las muestras secas dejaba dudas aún, el cultivo de ellas en los jardines contribuía a eliminar las dudas, y hoy en día queda (salvo las plantas transportadas por la influencia del hombre) una cantidad muy pequeña de especies fanerógamas comunes a distintos continentes (en Llorente *et al.*, 2000: 258).

De Candolle señaló que la idea que las floras y faunas de cada región eran el producto de las circunstancias no concordaba con el hecho que en diferentes partes de la Tierra se encontraban especies animales y vegetales distintas, aun cuando las áreas tuvieran el mismo clima, la misma elevación, la misma posición latitudinal, en suma, aun cuando compartieran las mismas condiciones físicas. Si la distribución de las plantas no se explicaba satisfactoriamente tan solo por las condiciones físicas, debería haber otras causas primarias desconocidas. La existencia de *habitaciones* implicaba causas de origen, es decir, históricas. De Candolle afirmó que tales explicaciones debían buscarse en causas geológicas que ya no operaban en la actualidad, sin ahondar más en el asunto. Al reconocer explícitamente que los factores físicos no agotaban por sí solos la explicación de la distribución orgánica y además que existían causas primarias desconocidas, de Candolle deslindó claramente el efecto que tenían las condiciones físicas sobre la distribución de los organismos de otras causas de naturaleza histórica. Las *habitaciones*, es decir, las diferentes regiones florísticas en que puede dividirse la superficie terrestre, caracterizadas por una composición biótica particular y específica, tendrían que explicarse más bien por causas históricas. Esta importante distinción conceptual entre las causas físicas y las causas históricas que afectaban la distribución de los organismos fue desde entonces reconocida y aceptada por otros estudiosos de la distribución orgánica, entre ellos Lyell, Darwin y Wallace.

En resumen, a partir del hecho empírico descubierto por Buffon, De Candolle elaboró el concepto de regiones de endemismo para referirse a áreas con una composición propia y particular de especies. Con ello, el estudio de la distribución orgánica rebasó la mera descripción de hechos empíricos y avanzó en generalización y abstracción (Nelson, 1978). Los conceptos de flora, fauna y áreas de endemismo que introdujo De Candolle implicaba conjuntos integrados de especies y no meros agregados azarosos (Browne, 1983). El concepto de área de endemismo o región biótica supuso entonces una historia compartida entre la Tierra y su biota. Desde que De Candolle estableció la distinción entre estaciones y habitaciones, la biogeografía histórica se convirtió en el estudio del patrón más general de la distribución orgánica, es decir, la existencia de regiones biogeográficas. Al hacerse evidente que no se cumplía la expectativa de encontrar las mismas especies en todas las áreas que tuvieran las mismas condiciones físicas, el sistema de regiones de endemismo refutó al modelo ecológico de Linneo. A partir de Augustin de Candolle, el tema central de la indagación biogeográfica fue tratar de explicar por qué existen regiones de endemismo y cuáles son las relaciones entre ellas.

De Candolle reconoció 20 regiones botánicas en todo el globo terrestre, definidas por el carácter endémico de su flora, que no se explicaban en términos de sus estaciones, es decir, de sus condiciones físicas. Posteriormente, él mismo y su hijo Alphonse incrementaron el número de regiones al agregar algunas islas y archipiélagos con sus formas endémicas características y singulares. Definió a las regiones botánicas como:

...espacios cualesquiera que, exceptuadas las especies introducidas, ofrecen un cierto número de especies que les son particulares y que se podrían llamar verdaderamente *aborígenes*. Las plantas de una región allí se distribuyen, según su naturaleza, en las localidades que les conviene y tienden, con mayor o menor energía, a sobrepasar sus límites y diseminarse en todo el mundo; pero ellas son impedidas en la mayoría por mares o por desiertos, o por cambios de temperatura, o

sólo porque encuentran espacios ya ocupados por las plantas de otra región. Por lo tanto hay regiones perfectamente circunscritas y determinadas; hay otras que sólo se pueden apreciar por un cierto conjunto o una cierta masa de vegetales comunes (en Llorente *et al.*, 2000: 257).

La interpretación que han dado Papavero *et al.* (1997) a esta última frase es que así como en la taxonomía había ciertas especies que se caracterizaban por poseer uno o más caracteres 'esenciales' mientras que otras sólo podían distinguirse por poseer un conjunto único de caracteres, ninguno de ellos esencial, así también las 'regiones botánicas' podían reconocerse 'esencialmente', por la posesión de una o más especies aborígenes o 'legítimamente', por contener un conjunto único de especies, ninguna de las cuales es 'aborigen'.

De Candolle concibió a su clasificación con un valor heurístico, ya que permitía diferenciar especies aparentemente similares con base en su procedencia geográfica:

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

...Entre los fenómenos generales que presenta la habitación de las plantas hay una que me parece aún más inexplicable que todos los otros: es que existen ciertos géneros, ciertas familias, en las que todas las especies crecen en una sola región (llamémosles, por analogía con

el lenguaje médico, géneros endémicos) y otros cuyas especies están distribuidas en el mundo entero (llamémosles, por motivo análogo, géneros esporádicos) (en Papavero *et al.*, 1997).

Al dimensionar temporalmente el estudio de las habitaciones, de Candolle sustanció la biogeografía histórica, sin tener siquiera una teoría evolutiva. Sus conceptos de estaciones y habitaciones establecieron dos causalidades distintas de los hechos biogeográficos: una ecológica-física y otra histórica-geográfica. Nelson y Platnick (1981) han juzgado que mientras que Buffon fue inconsistente, de Candolle derivó de la 'ley de Buffon' la existencia de regiones botánicas, definidas por especies aborígenes o endémicas. Podría agregarse que mientras Buffon se limitó a señalar un hecho empírico, De Candolle elaboró todo un sistema perceptual-conceptual.

Sin embargo, De Candolle no quiso seguir adentrándose más en lo que consideraba la indagación incierta sobre las causas primarias de la distribución de los seres organizados. Al igual que Humboldt, creía que la indagación de las causas primeras sobrepasaba la capacidad del intelecto humano. Las diferentes áreas de endemismo en que se podía dividir la superficie terrestre representaban a fin de cuentas diferentes áreas de creación.

Capítulo 1

Concepciones biogeográficas en el siglo XIX³

Explicación por leyes

Hacia mediados del siglo XIX, el modelo linneano de la isla-montaña resultaba claramente inconsistente con la investigación biogeográfica. Lyell lo refutó aduciendo como razones: 1) que nunca había existido un océano universal, según se desprendía de que en los estratos más antiguos conocidos había restos de plantas terrestres, y 2) que desde la primera aparición de una porción de tierra firme, habían ocurrido muchas sustituciones completas de plantas y animales. Mientras que la concepción común en tiempos de Linneo era la fijeza de las especies, ya para la época de Lyell el estudio del registro fósil había revelado claramente que las especies individuales se extinguían y se reemplazaban por otras a lo largo del tiempo. Apareció así como rasgo distintivo en los estudios de distribución la dimensión temporal, con lo que surgieron nuevas preguntas.

Uno de los temas más debatidos en la filosofía natural era qué tanto intervenía Dios sobre los fenómenos naturales (Kinch, 1980). Por un lado, algunos naturalistas influyentes, como Philip Lutley Sclater y Louis Agassiz, mantenían que las distribuciones disyuntas se explicaban mediante actos independientes de creación. La misma especie había sido creada en áreas separadas. Ya antes, Eberhardt Zimmermann (1777) había hecho la primera regionalización detallada del reino zoológico, ridiculizando la idea linneana de la dispersión de toda la biota terrestre a partir de un solo punto y de una sola pareja de cada especie. Había señalado que era

³ Algunas de las ideas preliminares a este capítulo se publicaron en Bueno, A. y J. Llorente. 2001. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia* 22(2): 161-184. (ver apéndice). Otras ideas que se manejan en este capítulo también están en prensa en el libro: Papavero, N.; D. Teixeira; J. Llorente y A. Bueno. *Historia de la biogeografía en el período preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica. No obstante, la mayor parte de los planteamientos son originales para esta tesis.

más aceptable suponer que Dios hubiese creado a cada especie animal en el área en la que vivía actualmente, con muchos individuos *ab initio* y con todas las especies en perfecto equilibrio mutuo (Browne, 1983). La creación múltiple y simultánea de las biotas, cada cual en su debido lugar, era mucho más parsimoniosa como teoría (no requería contestar, por ejemplo, cómo había podido sobrevivir en el centro de origen primigenio la primer pareja de leones, a menos que se comiera a las primeras parejas de borregos, cabras y otros herbívoros, que se hubieran extinguido desde entonces) y establecía la ‘armonía de la naturaleza’ desde los inicios. Después de De Candolle se hicieron varias propuestas de regiones o centros de creación para los animales, como las de Schmarda (1853), Dana (1853) y Sclater (1858), entre las más importantes. De acuerdo con la doctrina del diseño, Sclater argumentaba que no había ninguna necesidad de que las especies emigraran, pues habían sido creadas con el diseño adecuado para estar perfectamente adaptadas a las áreas que ocupaban en la actualidad. Por otro lado, naturalistas como James Cowles Prichard y Charles Lyell, buscaban explicar los fenómenos naturales mediante leyes físicas y se oponían radicalmente a incluir intervenciones divinas dentro de las explicaciones de la filosofía natural.

La ciencia del siglo XIX se inscribió dentro de una larga tradición que se inició desde el Renacimiento. Por ello es que resulta pertinente analizar aunque sea de forma breve el patrón de explicación dominante durante el surgimiento de los modelos biogeográficos del siglo XIX. Se pueden distinguir patrones de explicación diferentes a lo largo de la historia. Cada uno representa un horizonte conceptual sobre el que se articula la relación entre el mundo y las capacidades cognitivas de los hombres que intentan explicarlo (Martínez, 1997).

El concepto de ley natural empezó a desarrollarse durante el Renacimiento. Logró afianzarse en el siglo XVII gracias a los trabajos de Galileo y Descartes, y finalmente se consolidó con la mecánica newtoniana, por lo que estuvo vinculado estrechamente al concepto mecánico del mundo, contrapuesto radicalmente a la antigua noción que comparaba al mundo con un organismo. Según la moderna concepción

mecanicista, el mundo ya no se conduce por voluntad propia, sino por leyes externas a él que imponen las condiciones desde fuera⁴. La noción que había leyes naturales que gobernaban la distribución orgánica fue crucial en el desarrollo y la validación del modelo dipersionista, como se verá más adelante.

Según Kitcher (2001), había cuatro hechos biogeográficos que requerían explicarse por los naturalistas de la primera mitad del siglo XIX: (1) La *vecindad*: hay especies similares que ocupan áreas vecinas; (2) la existencia de *barreras*: básicamente el mismo caso anterior, sólo que entre las especies similares de áreas vecinas, existe una barrera que no pueden sobrepasar los organismos mediante sus propias capacidades dispersorias; (3) las poblaciones *disyuntas*: son poblaciones de una misma especie que están ampliamente separadas en el espacio; (4) los organismos *introducidos* que desplazan a los nativos. El creacionismo podía explicar de manera lógica los tres primeros. Bajo la premisa de que hay una adecuación entre las características propias de cada especie y el lugar que habitan, se puede suponer que las especies que ocupan áreas vecinas son similares porque las condiciones físicas de las áreas también son similares. Por tanto, pueden suponerse creaciones de especies similares en áreas contiguas, ya sea que estén o no separadas por barreras. De igual modo, las distribuciones disyuntas pueden explicarse por actos independientes de creación, ya sea porque la misma especie ha sido creada en las áreas que les son adecuadas dejando grandes hiatos espaciales en donde las condiciones no les son propicias, o bien porque habiendo sido creadas en un solo centro, sus miembros se han dispersado hasta encontrar otras áreas distantes que les son propicias. Sin embargo, la idea de la adecuación perfecta entre las características de los organismos y el área que habitan quedaba claramente refutada por los casos de

⁴ Es pertinente señalar la importante distinción conceptual que hay entre entender una ley natural como: (1) algo que se impone sobre la naturaleza y (2) como inmanente en la estructura misma de la realidad (Oakley, 1961). El concepto de leyes impuestas implica una metafísica en la que no hay conexiones directas entre los individuos, sino que éstos son autónomos. Debido a que las relaciones que guardan entre sí son impuestas desde fuera, no pueden descubrirse esas leyes a partir del estudio de las características de los individuos. En cambio, el concepto de ley inmanente implica que las cosas son interdependientes en tal forma que, conociendo la naturaleza de las cosas, se pueden conocer sus relaciones. Ello implica aceptar que existe un orden en el mundo, con patrones y regularidades. Los caracteres de las cosas resultan de sus interconexiones y las interconexiones de las cosas son resultado de sus caracteres.

especies introducidas que desplazaban a las especies nativas. Para quienes se inclinaban por la explicación de la dispersión de los organismos, la pregunta obvia era ¿cómo se dispersaban?

Extensionismo versus permanentismo

Fue bajo este contexto de ideas que a mediados del siglo XIX, Edward Forbes (1815 – 1854) publicó un artículo que llamó la atención de los naturalistas británicos (Forbes, 1846). Con base en similitudes florísticas, hipotetizó la existencia de conexiones anteriores entre las islas británicas y el continente europeo:

The hypothesis, then, which I offer to account for this remarkable flora is this – that at an ancient period, an epoch anterior to that of any of the floras we have already considered, there was a geological union or close approximation of the west of Ireland with the north of Spain; that the flora of the intermediate land was a continuation of the flora of the Peninsula; that the northernmost bound of that flora was probably in the line of the western region of Ireland; that the destruction of the intermediate land had taken place before the Glacial period; and that, during the last-named period, climatal changes destroyed the mass of this southern flora remaining in Ireland, the survivors being such species as were most hardy, saxifrages, heaths, such plants as *Arabis ciliata* and *Pinguicula grandiflora*, which are now the only relics of the most ancient of our island floras (Forbes, 1846: 348).

Europa se extendía hacia el norte, incluyendo a las Islas Británicas:

Immediately after the elevation of the bed of the great glacial sea, a great part of the area new occupied by the Celtic province of the European Seas must have been in the condition of dry land, forming

extensive plains. The state of the existing fauna of the German Ocean, as compared with the fauna of that portion of our area during the Crag epoch and the commencement of the Glacial epoch, proves that the change was such as to destroy the ancient population of that sea, - doubtless through the conversion, probably gradual, of its bed into land. How far northwards this land extended it is now impossible to say, but we find the fragments of it bordering the seaside, even to the farthest parts of the mainland of Scotland. It linked Britain with Germany, Iceland, and Denmark; and a corresponding plain united Ireland with England. When considering the distribution of our flora, we derived our Germanic plants and animals from the mainland of Europe, across this ancient land (Forbes, 1846: 393).

Los puentes prehistóricos junto con los cambios climáticos producidos por las glaciaciones podían explicar cualquier distribución discontinua:

The specific identity, to any extent, of the flora and fauna of one area with those of another, depends on both areas forming, or having formed, part of the same specific centre, or on their having derived their animal and vegetable population by transmission, though migration, over continuous or closely contiguous land, aided, in the case of alpine floras, by transportation on floating masses of ice (Forbes, 1846: 350; itálicas en el original).

Influido por su religión anglicana, Forbes creía que sus estudios sobre las especies vivas y fósiles le permitirían descubrir el plan divino de la creación (Egerton, 1972). Bajo ese tenor propuso un ‘principio de polaridad’, según el cual había una continuidad temporal de formas entre las especies, aunque esta continuidad era el supuesto resultado de un plan de creación, no de evolución. Postuló dos periodos principales de creación, a los que nombró ‘Paleozoico’ y ‘Neozoico’ y afirmó que había un paralelo funcional entre las especies de estas dos épocas. Las especies del Paleozoico habían sido reemplazadas por las del Neozoico, aunque

mantenían el mismo papel dentro de la economía de la naturaleza. Forbes ya había atacado anteriormente el concepto de evolución en dos reseñas anónimas, una sobre *Vestiges of Creation* de Robert Chambers y otra sobre el *Discourse* de Adam Sedwick. En un trabajo póstumo sobre la historia de los mares europeos mantuvo su postura antievolucionista e hizo una defensa denodada de los centros de creación.

También a mediados del siglo XIX, el eminente botánico Joseph Dalton Hooker resaltó la semejanza taxonómica notable entre las floras de América del Sur, África del Sur, Nueva Zelanda y Australia. Había una mayor afinidad entre las floras de las áreas meridionales que entre cualquiera de ellas con las floras norteñas. Sugirió así la misma explicación que Forbes, es decir, la existencia de antiguos puentes terrestres que daban continuidad a las tierras emergidas. Postuló la existencia de un hipotético continente circumpolar y rechazó la hipótesis alternativa de Darwin, quien explicaba las semejanzas florísticas mediante el transporte de semillas por las corrientes marinas, el viento y las aves. Sin embargo, posteriormente cambió sus puntos de vista y se fue convirtiendo gradualmente a las ideas de Darwin, con quien mantuvo una estrecha amistad. En su ensayo introductorio a la flora de Nueva Zelanda, sostenía la permanencia de las especies como requisito para la práctica taxonómica, posición que reafirmaría un año después en su trabajo sobre la flora Índica (Desmond, 1972). Aunque aceptaba que las especies habían sido creadas con un cierto grado de variabilidad, las seguía considerando como creaciones definidas y fijas. Sin embargo, en una reseña que escribió en 1856 sobre la *Géographie Botanique Raisonnée* de Augustin De Candolle, Hooker ya manifestaba sus dudas sobre la creencia que mantenía De Candolle acerca de que la mayoría de las especies fueron creadas tal y como ahora existen y aceptaba que la teoría de la transmutación permitía una mejor explicación sobre el ordenamiento geográfico de las especies, los géneros y los órdenes naturales. No obstante, razonó que la teoría de la transmutación no podría esclarecer el problema del origen de las especies, pues sólo afirmaba un desarrollo progresivo, sobre el cual el estudio de las plantas no daba ninguna evidencia a favor y sí muchas en contra.

Otros naturalistas ingleses como Philip L. Sclater (1829-1896) y Thomas Vernon Wollaston (1822-1878), al igual que De Candolle y Forbes, también apoyaron las hipótesis sobre la existencia de antiguos puentes terrestres. Esta posición, conocida como *extensionismo* (Fichman, 1977) fue adoptada por Wallace en sus primeros trabajos, aunque después se convirtió en el principal defensor de la doctrina opuesta, el *permanentismo*, cuya premisa básica era que la distribución actual de tierras y mares en esencia ha sido la misma a lo largo de las distintas épocas geológicas, salvo algunas modificaciones menores.

Philip Lutley Sclater fue uno de los ornitólogos más ilustres de la Inglaterra decimonónica. Llegó a describir 1067 especies nuevas de aves (245 en colaboración con Osbert Salvin, en la *Biología Centrali Americana*), 135 nuevos géneros y dos familias nuevas para América. Al estudiar la distribución de las aves del mundo resolvió establecer los ‘centros de creación’ o las ‘divisiones ontológicas primarias de la superficie del globo’, que publicó en 1858. De ese trabajo resultó una división de la superficie terrestre en seis grandes regiones biogeográficas (Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana) que se correspondían estrechamente con los continentes. Su sistema tuvo tal éxito que se sigue utilizando hasta hoy básicamente igual a como lo propuso Sclater en su forma original.

La clasificación de Sclater constituyó el antecedente directo del sistema que elaboraría Wallace. En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y el reconocimiento de regiones; había que ir más allá. Se puede aceptar, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxones que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra⁵.

⁵ Lo que Sclater propuso era ni más ni menos el método comparativo en la biogeografía, que se consolidaría sólo cien años después, a partir del trabajo de Willi Hennig en sus *Elementos para una Sistemática Filogenética* (1968).

Así, el recurrir a vastas extensiones prehistóricas de tierra emergida como explicación de las distribuciones disyuntas era común entre los naturalistas ingleses de mediados del siglo XIX (Fichman, 1977).

Poco después de la publicación de *El Origen de las Especies* en 1859, Hooker se convirtió en un epígono decidido del darwinismo. En el ensayo introductorio a la *Flora Tasmaniae* (Hooker, 1860) aceptó entonces, aunque con ciertas reservas, la teoría de la evolución mediante selección natural.

In the Introductory Essay to the New Zealand Flora, I advanced certain general propositions as to the origin of species, which I refrained from endorsing as articles of my own creed: amongst others was the still prevalent doctrine that these are, in the ordinary acceptation of the term, created as such, and are immutable. In the present Essay I shall advance the opposite hypothesis, that species are derivative and mutable; and this chiefly because, whatever opinions a naturalist may have adopted with regard to the origin and variation of species, every candid mind must admit that the facts and arguments upon which he has grounded his convictions require revision since the recent publication by the Linnean Society of the ingenious and original reasonings and theories of Mr. Darwin and Mr. Wallace (Hooker, 1860: ii).

Finalmente, Hooker terminó por cambiar su explicación sobre la distribución geográfica de las floras australes apegándose a la teoría de la descendencia con modificación y a la dispersión como la causa de los patrones biogeográficos. De este modo cambió de una postura inicial fijista y extensionista, a otra evolucionista y permanentista. Hooker afirmaba que su conversión teórica había ocurrido debido exclusivamente a su propia investigación sobre la distribución vegetal. Resultaría difícil esclarecer el peso relativo que jugaron los juicios de Darwin y los datos de investigación del propio Hooker en su cambio. Sin embargo, es innegable que conocía bien la opinión

que tenía su amigo sobre las hipótesis extensionistas. En una carta que le envió Darwin en 1845, se encuentra:

I laughed at your attack at my stinginess in changes of level towards Forbes, being so liberal towards myself; but I must maintain, that I have never let down or upheaved our mother earth's surface, for the sake of explaining any one phenomenon, & I trust I have very seldom done so without some distinct evidence. So I must still think it a bold step, (perhaps a very true one) to sink into depths of *ocean*, within the period of **existing species**, so large a tract of surface. But there is no amount or extent of change of level, which I am not fully prepared to admit, but I must say I sh^d. like better evidence, than the identity of a few plants, which *possibly* (I do not say probably) might have been otherwise transported. ... (Darwin, 10 sep. 1845, en Burkhardt, 1998: 89).

Once años después, Darwin le reiteraba su opinión, a propósito del supuesto continente Atlántico propuesto por Forbes y apoyado por Wollaston:

I have been very interested by Wollaston's book, though I differ *greatly* from many of his doctrines....Theology is at the bottom of some of this. I told him he was like Calvin burning a heretick.- It is a very valuable & and clever book in my opinion.- He has evidently read very little out of his own line: I urged him to read the New Zealand Essay. His geology also is rather eocene, as I told him...

Talking of eocene geology, I got so wrath about the Atlantic continent, more especially from a note from Woodward (who has published a **capital** book on shells) who does not seem to doubt that every *island* in Pacific & Atlantic are the remains of continents, submerged within period of existing species; that I fairly exploded & wrote to Lyell to protest & summed up all the continents created of late years by Forbes, (the head *sinner!*) *yourself*, Wollaston, & Woodward & a pretty nice little extension of land they make

altogether! I am fairly *rabid* on the question and therefore, if not wrong already, am pretty sure to become so...

Adios. C. Darwin. (Darwin, 17-18 jun. 1856, en Burkhardt, 1998: 156).

A Darwin le quedaba muy claro que las hipótesis puentistas eran un recurso meramente acomodaticio, sin sustento empírico serio.

En una conferencia que dio años después, titulada *On Insular Floras*, Hooker aceptó que la propuesta alternativa de Darwin de la migración transoceánica ofrecía una mejor explicación racional. En su monografía clásica *Outlines of the distribution of Arctic Plants*, publicada en 1862, intentó demostrar incluso que la vegetación de Escandinavia había migrado a través de Asia y América (Desmond, 1972).

La teoría de la selección natural y el dispersionismo

La relación entre el desarrollo de la teoría darwiniana y los hechos de la distribución orgánica fue tan directa, que como ha hecho notar Mayr (1982), es ésta justamente la idea con la que Darwin abre el primer párrafo de *El Origen de las Especies*, en el cual explica que durante su viaje en el *Beagle*, pensó que la distribución de los organismos que habitaban Sudamérica podía dar alguna luz sobre el enigmático tema del origen de las especies, 'ese misterio de misterios'. En una carta que le envió a Wallace, expresó la misma idea:

Geographical Distrib. & Geological relations of extinct to recent inhabitants of S. America first led me to subject. Especially case of Galapagos Isl^{ds}. (Darwin, 6 abril 1859, en Burkhardt, 1998: 203).

Darwin dedicó dos capítulos de su obra, el XI y XII, a discutir los hechos de la distribución orgánica, lo cual denota la importancia que le concedió a la biogeografía

como apoyo a su teoría de la descendencia con modificación. En particular le impresionaron dos casos: (1) la afinidad de la fauna de la región templada de Sudamérica con la de la región tropical, y (2) la afinidad de las faunas insulares, como la de las Galápagos y Malvinas, con la del continente sudamericano vecino.

Lyell, lo mismo que muchos naturalistas ingleses, incluidos Darwin y Wallace, no tenían duda alguna acerca de que la distribución geográfica de los organismos no podía explicarse satisfactoriamente atendiendo sólo a las condiciones ambientales. Había recibido esta idea de la línea iniciada por Buffon y desarrollada por Augustin De Candolle. Lyell, quien por cierto había conocido personalmente a De Candolle durante un viaje a Suiza, había reconocido como logro conceptual sin precedente la distinción que había hecho el naturalista suizo entre estaciones y habitaciones, y lo había adoptado sin reservas en sus *Principles of Geology*. Las plantas y animales no estaban distribuidos caprichosamente sobre la superficie terrestre ni tampoco mostraban relación simple y directa alguna con las condiciones físicas (Richardson, 1981), sino que estaban organizados en grandes áreas o regiones biogeográficas, caracterizadas precisamente por poseer formas peculiares y exclusivas. Darwin pensaba que este patrón regionalizado podía explicarse por los cambios, extinciones y reemplazamientos de especies que habían ocurrido a lo largo del tiempo.

Desde la perspectiva fijista de Lyell, bastaba la adaptación para explicar la distribución geográfica de los organismos. Las especies habían surgido en las áreas donde las condiciones les eran adecuadas. Sin embargo, esta idea contradecía la noción general –adoptada incluso por él mismo – de que la distribución espacial de los organismos no se explicaba por las condiciones físicas. Darwin, que ya desde 1836 pensaba en la transmutación de las especies, ideó otro modelo que confrontaba al de Lyell: la distribución orgánica se explicaba mejor apelando a los procesos de migración y cambio orgánico (Hodge, 1990). Las especies se modificaban a lo largo del tiempo mediante selección natural y la superficie terrestre había permanecido

esencialmente estable a lo largo del tiempo geológico, sin cambios mayores en la posición que guardaban mares y continentes.

Así, en la Inglaterra de mediados del siglo XIX, la discusión en torno a la distribución de los seres organizados giraba alrededor de ciertos temas centrales (Mayr, 1982): ¿la similitud entre faunas locales que habitaban áreas distintas se explicaba por condiciones externas similares o bien por una historia común?; ¿las distribuciones disyuntas se explicaban por creaciones múltiples, por fragmentación de un área anteriormente continua o bien por dispersión a grandes distancias?

Uno de los temas prioritarios en los estudios que Darwin llevó a cabo de 1837 a 1844 fue precisamente el de la variación y la distribución de diferentes grupos a escala geográfica amplia. Hay evidencia histórica de que desde el inicio de sus estudios transmutacionistas, Darwin pensaba que los hechos acumulados en la geografía botánica y zoológica podían explicarse mediante un modelo que incluía los conceptos de la descendencia con modificación y centros únicos de origen con subsecuentes migraciones y colonizaciones de los individuos. Ya conocía también, a través de los trabajos de Leopold von Buch y de George Don, la hipótesis de que las especies podían surgir a partir de variedades permanentes (Richardson, 1981).

El interés permanente de Darwin sobre la distribución geográfica puede dividirse laxamente en tres estadios representados por sus *notebooks* y notas no encuadradas de fines de la década de 1830, sus ensayos inéditos sobre especies de la década de 1840 y los manuscritos y libros de la década de 1850, incluido *On the Origin of Species*. Durante la década post *Beagle*, Darwin se volvió extremadamente bien versado en las ideas que se manejaban en ese entonces sobre distribución geográfica por vía de la lectura voraz que hizo de publicaciones sobre historia natural, que incluían revistas, libros, reportes de viajes y exploraciones, así como a través de su voluminosa correspondencia y sus relaciones personales con naturalistas líderes (Camerini, 1993).

Uno de los debates en ese entonces era si las especies habían sido creadas en los lugares donde se encontraban actualmente o bien si habían emigrado desde otras áreas. La admisión de que la biota de las regiones biogeográficas era autóctona se asociaba comúnmente con la doctrina de la fijeza de las especies, las creaciones especiales y el diseño divino. Louis Agassiz es un ejemplo de la versión creacionista dura, según la cual Dios intervenía directamente para imponer el orden natural:

...there is only one way to account for the distribution of animals as we find them, namely, to suppose that they are *autochthonoi*, that is to say, that they originated like plants, on the soil where they are found. In order to explain the particular distribution of many animals, we are even lead to admit that they must have been created at several points of the same zone, as we must infer from the distribution of aquatic animals, specially that of fishes (Agassiz, 1848, en Richardson, 1981: 13).

No dudaba en plantear el desarrollo futuro del estudio de la naturaleza en los siguientes términos:

Natural history must, in good time, become the analysis of the thoughts of the Creator of the universe as manifested in the animal and vegetable kingdom (Agassiz, en Mayr, 1976).

Educado dentro de la sólida tradición geológica que se había desarrollado en Inglaterra, de la cual era líder en ese entonces Lyell, Darwin rechazó rotundamente estas creencias. En sus *Principles of Geology*, Lyell había negado reiteradamente la posibilidad de creaciones múltiples como explicación de las distribuciones disyuntas, es decir, de aquellas especies estrechamente relacionadas que habitaban áreas muy separadas:

The first travellers were persuaded that they should find, in distant regions, the plants of their own country, and they took a pleasure in

giving them the same names. It was some time before this illusion was dissipated; but so fully sensible did botanist at last become of the extreme smallness of the number of phænogamous plants common to different continents, that the ancient Floras felt into disrepute. All grew diffident of the pretended identifications, and we now find that every naturalist is inclined to examine each supposed exception with scrupulous severity. If they admit the fact, they begin to speculate on the mode whereby the seeds may have been transported from one country into the other, or inquire on which of two continents the plant was indigenous, assuming that a species, like an individual, cannot have two birth-places (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 71).

Adscritos al modelo de explicación mediante leyes, tanto Lyell como Darwin rechazaron frontalmente las intervenciones milagrosas y la doctrina de las creaciones múltiples.

Los dos capítulos dedicados al análisis de la distribución geográfica que aparecen en *On the Origin...* sostienen como tesis principal que ésta resulta congruente con la teoría de la descendencia con modificación, mientras que se vuelve totalmente caprichosa si se acepta la explicación creacionista. El que la biota de las Islas Británicas tuviera tantas especies comunes con la biota de Europa, mientras que entre los mamíferos europeos no hubiera una sola especie en común con Sudamérica o con Australia, eran hechos que podían explicarse de manera consistente por los mismos principios de variación y selección. En cambio, si se explicaban como actos especiales de creación, simplemente resultaban absurdos. Como se verá más adelante, Wallace también vería en la investigación biogeográfica la posibilidad de descifrar el problema del origen de las especies. De esta manera, entre los naturalistas ingleses de mediados del siglo XIX, el interés por estudiar la variación y la distribución geográfica de plantas y animales residía en el estrecho vínculo que tenía con un tema entonces crucial: el origen de las especies y su sucesión en tiempo y espacio.

Resulta así que en 1859, año de la publicación de *On the origin of species*, había dos explicaciones sobre la distribución orgánica, una teísta que recurría a creaciones independientes para cada caso de distribución disyunta, asociada frecuentemente con ideas extensionistas, y otra deísta, según la cual, la creación e introducción de especies estaba gobernada por leyes y procesos naturales, como la selección natural y la migración (Mayr, 1982)⁶.

Los continentes hipotéticos actualmente sumergidos fueron populares hasta que los sondeos oceánicos realizados en la década de los setentas del siglo XIX revelaron la gran profundidad de la cuenca del Atlántico así como de otros océanos, y por tanto la imposibilidad de que los pisos marinos se hubieran elevado hasta formar grandes masas continentales en el pasado (Bowler, 1998)⁷.

Darwin apoyaba la hipótesis permanentista, y explicaba las distribuciones disyuntas mediante transporte accidental vía corrientes marítimas, eólicas e incluso por masas de hielo a la deriva. Coincidió además con la hipótesis monogénica de Lyell, quien explicaba los casos de distribuciones discontinuas mediante dispersiones a gran distancia y rechazaba la extravagante tesis de las creaciones independientes. Tenía una razón adicional para aborrecer las creaciones independientes, ya que su teoría transformista implicaba que la formación de una especie era un acontecimiento histórico, y por tanto, único, singular e irrepetible (Bowler, 1998).

Se entiende así que a Darwin le decepcionara primero el que Hooker sugiriera conexiones antiguas entre las tierras australes y después que Wallace sugiriera la existencia de conexiones en un pasado reciente entre las islas del Archipiélago

⁶ Es importante resaltar la marcada diferencia que había entre la idea de creacionismo sostenida por naturalistas como Agassiz, la cual implicaba creaciones milagrosas, del deísmo de Lyell, quien concebía la creación de especies como un proceso que ocurría mediante leyes naturales (Ver el Capítulo 2 sobre la biogeografía de Lyell).

⁷ No obstante, todavía en los años treinta de pleno siglo XX, era opinión bien acreditada que la mayor parte de la flora y fauna de las Indias Occidentales se explicaba por una dispersión a través de puentes (Schuchert, 1932, 1935).

Malayo para explicar las relaciones taxonómicas y biogeográficas de grupos de animales diferentes. Ya desde 1845 Darwin revelaba su cautela respecto a hipótesis que suponían cambios en la disposición de tierras y océanos, ya no se diga cambios horizontales, sino siquiera verticales. Ningún caso de distribución orgánica justificaba postular elevaciones o hundimientos a gran escala. Vale la pena percatarse que en principio Darwin también tenía sus reservas respecto a la dispersión por saltos, aunque en caso de tener que elegir entre ambas, se inclinaba por la segunda. En una carta enviada a Hooker le comentó:

I have been thinking over your casual remarks at the Club, versus “accidental” dispersal, in contradistinction to dispersal over land *more or less* continuous; & your remarks do not quite come up to my wishes; for I want to hear whether plants offer any *positive* testimony in favour of continuous land.- Your remarks were that the dispersal & more especially *non*-dispersal could not be account for by “accidental” means; which of course I must agree to & can say only that we are quite ignorant of means of *trans-oceanic* transport. But then all these arguments seem to me to tell equally against “continuous more or less” land; & you must say that some were created since separation on mainlands, & some extinct since on island.- Between these excuses on both sides, there seems not much to choose, but I prefer my answer to yours.-

The same remark, seems to me applicable to your observation on the commonest species not having been transported; for it seems bold hypothesis to suppose that the commonest have been generally last created on the mainland or soonest extinguished on the island.- But this doctrine of the commonest being least widely disseminated on outlying isl^{ds}. – I know it holds in New Zealand & feebly owing to distance in Tristan d’Acunha., But generally I sh^d have taken from De Candolle a different impression: - I am referring only to *identical* species in these remarks. –

What I sh^d. call positive evidence would be if proportions of Families had been exactly same on island with mainland. – If all plants were common to some mainland & island (as in your Raoul Is^d.) more especially if some other main-land was nearer. – If soundings concurred with any great predominance of species from any country – or any other such argument of which I know nothing (Darwin, 15 marzo 1857, en Burkhardt, 1998: 168-169).

Es así que Darwin se quedó con la hipótesis de la dispersión por mera eliminación de las otras hipótesis, la creacionista y la extensionista. Más que apoyar directamente a la hipótesis de la dispersión, Darwin simplemente se apejó al viejo principio metodológico de la simplicidad, opinando que es más fácil explicar las distribuciones disyuntas por transporte que por hundimientos o elevaciones de grandes áreas de la superficie terrestre. Además recurrió al criterio de la evidencia independiente para argumentar que no encontraba indicio alguno de estos supuestos grandes puentes que no sea el de las distribuciones disyuntas de unas cuantas plantas.

Si ya de por sí las hipótesis extensionistas tenían un inaceptable dejo creacionista, se vinculaban además con el catastrofismo. Ello era ya demasiado. En una carta que le envió a Lyell en junio de 1856, Darwin le pedía poner en orden a los geólogos extensionistas, incluido el propio Hooker:

I am going to do the most imprudent thing in the world. But my blood gets hot with passion & runs cold alternately at the geological strides which many of your disciples are taking.

Here, poor Forbes made a continent to N. America & another (or the same) to the Gulf weed. - Hooker makes one from New Zealand to S. America & round the world to Kerguelen Land. Here is Wollaston speaking of Madeira & P. Santo "as the sure and certain witnesses" of a former continent. Here is Woodward writes to me if you grant a continent over 200 or 300 miles of ocean-depths (as if that was

nothing) why not extend a continent to every island in the Pacific & Atlantic oceans!

And all this within the existence of recent species! If you do not stop this, if there be a lower region for the punishment of geologists, I believe, my great master, you will go there. Why your disciples in a slow and creeping manner beat all the old catastrophists who ever lived.- You will live to be the great chief of the catastrophists!

There, I have done myself a great deal of good & have exploded my passion.

So my master forgive me & believe me. Ever yours. C. Darwin. Don't answer this, I did it to ease myself (Darwin, 16 junio 1856, en Burkhardt, 1996: 155-156).

Otra crítica de Darwin en contra de tales cambios geológicos espectaculares es que cuando se recurría a ellos para explicar distribuciones de grupos de animales relativamente modernos, quedaba implícito que tendrían que haber ocurrido después de que ya habían aparecido estos grupos. En una carta que le envió a Hooker señaló la serie de supuestos gratuitos de las hipótesis extensionistas:

Wollaston speaks of Madeira & the other archipelago as being 'sure & certain witnesses of Forbes old continent,' & of course the Entomological world implicitly follows this view. But to my eyes it w^d be difficult to imagine facts more opposed to such a view. It is really disgusting & humiliating to see directly opposite conclusions drawn from the same facts.- I have had some correspondence with W. on this & other subjects, & I find he coolly assumes (1) that formerly insects possessed greater migratory powers than now (2) that the old land was *specialy* rich in centres of creation (3) that the uniting land was destroyed before the special creations had time to diffuse, & (4) that the land was broken down before certain families & genera had time to reach from Europe or Africa the points of land in question.- Are not these a jolly lot of assumptions? & yet I shall see for the next dozen or

score of years Wollaston quoted as proving the former existence of
poor Forbes' Atlantis. (Darwin, 7 marzo 1855. en Burkhardt: 135)

El que Wallace hubiera resumido tan admirablemente y de manera independiente las ideas darwinianas sobre el cambio orgánico por un lado, mientras que por otro mostrara una clara tendencia extensionista, provocó la molestia de Darwin, quien consideraba francamente catastrofistas las hipótesis que postulaban el hundimiento de grandes extensiones continentales. Sin embargo, a partir de un artículo que se publicó años después (Wallace, 1864), se aprecia un cambio notorio en sus ideas sobre las causas de la distribución orgánica actual. Sorpresivamente, Wallace se retractó de sus ideas extensionistas y se mostró escéptico para aceptar hipótesis sobre conexiones terrestres. Afirmó que el inferir tales conexiones actualmente hundidas sólo era válido en aquellos casos especiales donde había una abrumadora evidencia tanto geológica como biogeográfica que lo justificara (Fichman, 1977). Para intentar entender la razón de ese cambio abrupto, primero se revisará el modelo biogeográfico de Charles Lyell, el cual representa el inicio del modelo dispersionista, para analizar después el trabajo biogeográfico de Wallace.

Capítulo 2

La biogeografía de Charles Lyell⁸

La historia de la geología de Lyell

La obra de Lyell representa el inicio de la tradición dispersionista en la biogeografía histórica. Se ha considerado al segundo volumen de los *Principles of Geology* como el primer tratado sobre biogeografía que dejó sentada las bases de esta disciplina en Inglaterra a mediados del siglo XIX (Nelson y Platnick, 1981). Se manifiesta a lo largo de la obra el afán constante de buscar leyes naturales que expliquen el funcionamiento de la Tierra, que den cuenta de los procesos regulares que la moldean, y al mismo tiempo hay una preocupación por deslindarse de las explicaciones teleológicas aristotélicas, a las que Lyell considera extracientíficas. Las leyes que busca son de tipo *mecanicista*, pues su propósito es descubrir aquellos mecanismos por los cuales se explican los cambios que ocurren en la naturaleza, y también busca leyes de naturaleza *determinista*, en el sentido que tengan la propiedad de poder predecir con precisión estados futuros de la Tierra a partir de que se conozcan las condiciones de un estado previo.

Fue entre la segunda mitad del siglo XVIII y la primera del XIX cuando se instituyeron por vez primera sociedades científicas dedicadas al estudio y desarrollo de disciplinas particulares, como la astronomía y la geología. La intención de estas sociedades ya no era dedicarse al estudio de la filosofía natural *in extenso*. El conocimiento de la naturaleza se fragmenta desde entonces en disciplinas, y las historias de la ciencia que se hacen durante ese período se adaptan a esa tendencia. Surgen así las que se conocen como *historias disciplinarias*, que son narraciones

⁸ Una versión sobre este capítulo fue publicada bajo el título "La biogeografía de Charles Lyell (A. Bueno y J. Llorente). En: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, J. J. Morrone y J. Llorente, eds. 2003: 19-28.

discretas y unificadas de materias particulares. Estas historias disciplinarias, cuya pretensión era buscar el origen genuino de la materia, sirvieron también para darle identidad propia a las diferentes áreas de estudio (Christie, 1990; Laudan, 1993). Vale destacar que estas historias se hacían con varios propósitos. Primero, que se reconocieran y legitimaran áreas de conocimiento con identidad propia; segundo, elaborar historias particulares y coherentes de las distintas disciplinas científicas, resaltando tanto a sus personajes ilustres como a los hallazgos e innovaciones más importantes, con un claro propósito de servir para la enseñanza de la disciplina a los nuevos estudiantes.

La tesis positivista de que los métodos de la ciencia eran inequívocos y universales fue un componente importante de la ideología del siglo XIX. En las historias disciplinarias el interés se centraba exclusivamente sobre la ciencia contemporánea, olvidándose de las oscuras etapas de irracionalidad por las que había transitado la humanidad en el pasado. Aparece, respaldada por Auguste Comte (1798-1857), la historia sintética de la ciencia, la cual destaca el carácter unitario de esta notable realización humana y su interrelación con otros aspectos culturales y sociales. Bajo este enfoque, se consideraba que era apenas hasta la actualidad que el saber en las diferentes ramas de la filosofía natural había alcanzado su carácter definitivo, y que hasta entonces era posible descubrir las conexiones diversas entre las distintas disciplinas. Fue hasta entonces que adquirió sentido el estudio de su unidad en cada disciplina. Se afirmaba que las ideas sufrían un proceso de evolución más que de revolución, por lo que el avance del conocimiento era gradual y continuo. La ciencia se concibió como un conocimiento positivo sistematizado, progresivo y acumulativo, en el que las condiciones socioeconómicas resultaban irrelevantes para su desarrollo y crecimiento. enfoque conocido como *internalismo*, es decir, la ciencia entendida como un sistema aislado y autónomo que avanza según van apareciendo los grandes genios, como un bien absoluto, como una institución intrínsecamente democrática e internacional. Tal concepción, esencialmente antihistórica, tiene su raíz en la epistemología cartesiana, según la cual el conocimiento es puramente reflexivo y racional. Con ello el conocimiento queda como una especie de abstracción universal no condicionada a las

diferentes épocas e idiosincrasias de los hombres (Kragh, 1989). De acuerdo al cartesianismo resulta impensable que la razón, atributo supremo de la raza humana, sea contingente.

Un ejemplo típico de historia disciplinaria es la que elaboró Lyell en sus *Principles of Geology* (1830-1833). Desde un principio, el autor plantea resolver el problema histórico de cuándo surge la auténtica geología científica de entre las sombras de su pasado irracional, destacando los personajes fundadores y los descubrimientos fundamentales. Mediante una especie de criba histórica, va decantando los personajes señeros de la disciplina, al mismo tiempo que descarta los elementos de irracionalidad. La influyente obra de Lyell puede entenderse como una brillante síntesis cuyo propósito es ir al origen genuino de la disciplina y establecer sus fundamentos conceptuales y metodológicos. La intención principal es dotar de identidad propia a este campo de conocimiento, de especificar su objeto de estudio y de establecer sus principios, métodos, técnicas y teorías.

Lyell concibe a la historia con una función pedagógica: sólo remontándose al pasado se puede entender el presente. Pero además, el estudio histórico permite apreciar en todo su valor el esfuerzo que costó arribar al conocimiento actual, al cual identifica con el refinado sistema que él mismo construye a lo largo de tres volúmenes. Lyell declara que le interesa abordar no sólo los logros, sino también los retrasos en el conocimiento del funcionamiento de la Tierra y después de la revisión histórica que hace, presenta a su sistema como el resultado depurado de separar los errores de los aciertos⁹.

⁹ Llama la atención que un siglo después, Darlington, uno de los zoogeógrafos más destacados del neodarwinismo y heredero de la tradición dispersionista, todavía presentaba un corta y esquemática historia *whig* de la zoogeografía (Darlington, 1957), según la cual la zoogeografía moderna nace con Darwin y Wallace. Si bien su historia no es tan documentada ni extensa como la historia de la geología que había hecho Lyell un siglo atrás (y ni que decir de la calidad literaria, infinitamente superior en Lyell), el procedimiento sesgado que utiliza de tomar en cuenta sólo a autores dispersionistas que apoyan su modelo, reproduce y sigue el estilo anacrónico de las historias disciplinarias del siglo XIX. Por ejemplo, critica a aquellos autores que movieron continentes más allá de la razón o la necesidad (v. gr. Gadow, 1913). En cambio incluye a Matthew dentro de los biogeógrafos competentes, por haberse apegado a los hechos, a pesar de que llegó a conclusiones

Lyell se educó dentro de la sólida tradición de geólogos ingleses. Abogado de profesión, desarrolló brillantemente el arte de la persuasión verbal¹⁰. Su obra permitió valorar a la geología como a una disciplina de ilustre pasado. Es innegable que su versión de la historia de la geología ha tenido una influencia grande, quizá demasiado. Gould (1992) sostiene que la argumentación de Lyell resulta convincente en gran parte debido a la fuerza de su retórica y no tan sólo por su consistencia lógica. En buena medida su éxito se debió a su talento para desarrollar analogías y metáforas. Su tesis uniformitarista la ilustra frecuentemente con figuras retóricas más que con ejemplos reales. Así por ejemplo, se sirve de la historia para elaborar una narración contrastante, simplificada y maniquea: en un extremo está la geología racional, con el principio del uniformitarismo como guía, y en el otro, la geología antigua, un cúmulo de especulaciones vanas, que parte de una discordancia entre las causas actuales y las pasadas.

La historia *folk* de la geología nos presenta a Lyell como al héroe de esta disciplina, aquél que la elevó a la categoría de ciencia racional y empírica, liberándola de la pura especulación y de los pesados lastres de la teología. Sin embargo, estudios historiográficos recientes revelan una historia profunda bastante más compleja y

erróneas. Señala que fue precisamente Matthew en *Climate and Evolution* (1915, reimpresso 1939) quien contrarrestó a los zoogeógrafos irresponsables que no se apegaban a los hechos. La actitud de Darlington es la del juez que sabe distinguir lo acertado de lo falso. Al igual que Wallace, declara como uno de sus principios metodológicos el basarse en hechos, no en opiniones.

¹⁰ Un ejemplo que ilustra la capacidad narrativa de Lyell es la dramática historia que cuenta sobre un naufrago de nombre Kadu, salvado providencialmente: "Kotzebue, when investigating the coral isles of Radack, at the eastern extremity of the Caroline isles, became acquainted with a person of the name of Kadu, who was a native of Ulea, an isle fifteen hundred miles distant, from which he had been drifted with a party. Kadu and three of his countrymen, one day, left Ulea in a sailing boat, when a violent storm arose, and drove them out of their course; they drifted about the open sea for eight months, according to their reckoning by the moon, making a knot on a cord at every new moon. Being expert fishermen they subsisted entirely on the produce of the sea; and when the rain fell, laid in as much fresh-water as they had vessels to contain it. 'Kadu', says Kotzebue, 'who was the best diver, frequently went down to the bottom of the sea, where it is well known that the water is not so salt, with a cocoa nut shell, with only a small opening'. When these unfortunate men reached the isles of Radack, every hope and almost every feeling had died within them; their sail had long been destroyed, their canoe had long been the sport of winds and waves, and they were picked up by the inhabitants of Aur, in a state of insensibility; but by the hospitable care of those islanders

matizada que este esquema simplista (Hooykas, 1963; Rudwick, 1972; Ospovat, 1976; Gould, 1977; Porter, 1976). La versión sesgada según la cual el debate entre Cuvier y Lyell fue una batalla entre el dogma religioso vs. los estudios de campo, entre la irracionalidad contra el empirismo, no es sino una burda desfiguración histórica. La confrontación fue más bien entre dos enfoques empíricos rivales, con concepciones de tiempo radicalmente diferentes. Por un lado, los catastrofistas suponían una historia direccional, con climas cada vez más fríos, seres organizados cada vez más complejos y episodios violentos ocasionales. Estas tesis, vale decir, las derivaron de un riguroso apego a las evidencias fácticas reveladas en el registro fósil. A su vez, Lyell proponía un mundo en cambio perpetuo, aunque esencialmente inmutable en su estado general, con cambios graduales que sin embargo no conducirán a la larga a otro estado distinto del actual, que es por tanto igual al que siempre ha existido.

La metodología en la obra de Lyell: uniformitarismo y *vera causa*

Los *Principles of Geology* se rigen de principio a fin por el *uniformitarismo*. El término (*uniformitarianism* en el original) fue introducido por William Whewell en 1832, al hacer la reseña del segundo volumen de los *Principios de Geología*. Posteriormente el mismo Whewell se refirió con amplitud a este término en sus trabajos sobre filosofía e historia de las ciencias inductivas (Whewell, 1847; 1857), oponiéndolo al enfoque catastrofista. El uniformitarismo sostiene esencialmente que, dado que los procesos que operaron sobre la Tierra en el pasado son inobservables, sólo por sus efectos puede reconstruirse la historia del planeta. La única forma de llegar a comprender esos procesos pasados es comparando sus resultados con las características del paisaje terrestre que resultan de procesos que podemos observar actualmente. El uniformitarismo supone que todos y cada uno de los sucesos del pasado se explican estrictamente por las mismas causas que vemos operar en el

they soon recovered, and were restored by perfect health. " (II: 119-120).

presente. Ello tiene al menos cuatro implicaciones que han sido explicitadas por Gould (1992): (1) no existieron causas en el pasado que hayan dejado de operar actualmente, (2) no se espera que en el futuro empiecen a actuar causas novedosas, inéditas, (3) la intensidad con que han actuado las causas ha sido siempre la misma, es decir, tanto en el pasado como en el presente, la intensidad de las causas no ha aumentado ni disminuido, y (4) el mundo ha existido por un tiempo mucho más dilatado del que estimaban las cronologías basadas en los relatos bíblicos.

Pero el uniformitarismo tiene significados distintos y a veces confusos, que incluyen tanto principios metodológicos como supuestos ontológicos. En general, el uniformitarismo metodológico fue ampliamente aceptado por los catastrofistas, quienes rechazaban sólo la hipótesis que proponía sobre el funcionamiento de la Tierra. Rudwick (1972) ha diferenciado cuatro sentidos del uniformitarismo en la obra de Lyell:

1. *Uniformidad de leyes.* Las leyes de la naturaleza son constantes en tiempo y espacio. Por eso se justifica hacer inferencias inductivas hacia un pasado que es inobservable.
2. *Uniformidad de procesos.* Los fenómenos del pasado pueden explicarse por los procesos que observamos actualmente. Es lo que se conoce como *actualismo*. El actualismo puede considerarse como una expresión particular del principio metodológico de simplicidad, es decir, presupone que no es necesario recurrir a explicaciones extraordinarias cuando las causas conocidas con suficientes.
3. *Gradualismo.* El ritmo del cambio es lento, constante y gradual. Los grandes cambios se explican por acumulación de cambios pequeños. Los cambios abruptos producidos por erupciones, inundaciones o terremotos son excepcionales y su efecto siempre es local. Nunca han sido más frecuentes que ahora y nunca ha habido cataclismos que afecten toda la Tierra.
4. *Uniformidad de estado o antiprogresionismo.* Los cambios que ocurren en

la Tierra no llevan una dirección determinada. El cambio es permanente, pero no implica ninguna progresión. Ello se aplica también a los seres orgánicos.

Los dos primeros significados son preceptos metodológicos. Aluden respectivamente a los principios de inducción y simplicidad, que han sido usados por los científicos de manera generalizada. El gradualismo y el antiprogresionismo, en cambio, son hipótesis acerca de cómo funciona la Tierra, y como tales, están sujetas a prueba empírica. Cabe apuntar que Lyell extendió su uniformitarismo ontológico del mundo inorgánico al mundo animado, según se discutirá posteriormente.

Desde el punto de vista metodológico, la obra de Lyell se inserta dentro de la tradición newtoniana de la búsqueda de *causas verdaderas* y del rechazo de *hipótesis*. El mismo título de *Principles* es una clara referencia a los *Principia Mathematica* de Newton. Si bien Newton no se dedicó a desarrollar una metodología de la filosofía natural, sí diseñó unas prescripciones metodológicas a las que denominó “reglas para filosofar”, cuya pretensión era obtener conocimiento genuino; tales reglas son una especie de máximas o consejos al estilo de la filosofía escolástica. La primera de ellas afirma que, en la explicación de las cosas naturales, no se deben admitir más causas que las verdaderas y suficientes. Esto es lo que se conoce como el principio de la *vera causa*, un procedimiento inductivo contrario al método por hipótesis que defendían otros contemporáneos de Newton, quien las evita como explicación de fenómenos naturales. Newton propone explicar las propiedades de las cosas mediante razón y experimentos, procediendo como en las matemáticas, a partir de una serie de axiomas y definiciones preestablecidos. La objeción contra las hipótesis en general, bajo la actitud newtoniana, no se debe a que carezcan de poder explicativo; sólo que no se trata de inventar explicaciones plausibles, que pueden ser muchas, sino de buscar la *vera causa*, es decir, *la* explicación. Debido a que la obra de Newton se consideró como el ideal metodológico de la ciencia, sus ideas sobre lo que debía ser una buena ciencia atrajeron poderosamente la atención. Thomas Reid, John Herschel y William Whewell analizaron con detalle los principios metodológicos de los *Principia*.

Charles Lyell empleó estos principios para desarrollar su enfoque uniformitarista en geología. La estrategia metodológica que siguió Lyell fue apelar solamente a fenómenos tales como terremotos, acciones volcánicas, sedimentación y acción del mar, entre otras, como las únicas causas aceptables dentro de su sistema no-hipotético (Guillaumin-Juárez, 1997). Las causas verdaderas se conciben como contrarias a las explicaciones hipotéticas, que en el sentido newtoniano se consideran como meras especulaciones.

De manera consciente y deliberada, Lyell se preocupó por construir su sistema con base en los mejores cánones de los razonamientos científicos y tradiciones metodológicas de su tiempo. Conocía bien las ideas de John Herschel, quien había desarrollado la metodología de la *vera causa*, una tradición iniciada a partir de la obra de Newton (Guillaumin-Juárez, 1997) y creía que la metodología de la *vera causa* era la mejor manera de evitar tanto conjeturas infundadas implícitas en el método de la hipótesis como de incurrir en mutilaciones teóricas por la adhesión demasiado estricta a una metodología inductiva. La ciencia progresaba por la juiciosa unión de ideas apropiadas con hechos científicos. Las ideas que no se apoyaban en hechos quedaban como mera filosofía escolástica, mientras que los puros hechos sin ideas quedaban desprovistos de significado (Laudan, 1982). Así, Lyell cuida de justificar su sistema mediante una metodología legitimada en su época. Su pretensión es establecer a la geología como una disciplina científica, explicando el pasado geológico mediante causas verdaderas. Los *Principles of Geology* fueron elogiados por Herschel, quien los consideró como un brillante ejemplo de cómo podía aplicarse con sentido la metodología de las causas verdaderas. El propio Herschel terminó por publicar su libro, *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy* (Herschel, 1987), el mismo año en que aparecía el primer volumen de Lyell. El trabajo de Herschel consiste en una exposición sistemática sobre la metodología newtoniana de las causas verdaderas.

Lyell, lo mismo que Newton, rechaza las hipótesis. La premisa de la cual parte es que en el pasado han ocurrido cambios climáticos, que tienen como causa los

cambios en la distribución relativa de tierra emergida y océanos. El cambio climático es fundamental en el sistema Lyelliano. Considera al clima como la influencia que media entre los reinos orgánico e inorgánico. Es por tanto un factor clave en una explicación sobre la Tierra que abarca también a los seres organizados (Laudan, 1982). El recurrir a otras explicaciones, comunes en su tiempo, como la de que los rasgos actuales de la superficie terrestre se han esculpido a partir de la retracción de las aguas de un océano primitivo o a catástrofes y conflagraciones, no es válido por una sencilla razón, según lo establece puntualmente Lyell: no existen evidencias que las apoyen. En cambio, sí existen evidencias empíricas a favor de que ocurrieron cambios graduales en el nivel del mar.

Los *Principles of Geology*

Los *Principles of Geology* constan de tres volúmenes, publicados entre 1830 y 1833. La obra alcanzó 11 ediciones, la última de las cuales apareció en 1872. El primer volumen inicia con la historia de la geología. Se narra a lo largo de los primeros cinco capítulos el tránsito de esta disciplina desde un estado primitivo irracional hasta que alcanzó el *status* de ciencia basada en conocimiento empírico. Esta tesis se reitera al comienzo del tercer volumen, en donde se vuelve a contrastar a los especuladores irresponsables con los pacientes empiristas, a aquéllos que prefirieron el camino fácil de teorizar sin freno sobre el pasado, con los que se tomaron la molestia de estudiar inteligentemente los acontecimientos del presente. Según Lyell, el peligro de aceptar que en el pasado actuaron causas extraordinarias es que permite aceptar prácticamente cualquier hipótesis, por descabellada que sea. Ello fue la causa de que la geología no hubiera logrado trascender su estado de irracionalidad.

Continúa el primer volumen con una exposición de las evidencias a favor de que el hemisferio norte tuvo en el pasado un clima más cálido, y se explica también la causa de los cambios climáticos. Éstos tienen por causa los cambios en la disposición de tierras y mares, ocasionados a su vez por hundimientos y levantamientos de la

corteza en diferentes áreas. Se aporta como prueba del anterior clima cálido del hemisferio septentrional la abundancia de depósitos carboníferos. El enfriamiento que ocurrió después del Carbonífero en este hemisferio, se debió a una emersión de tierras. Resulta así que no ha ocurrido un enfriamiento continuo, unidireccional e irreversible de la Tierra, como afirman los catastrofistas, sino que los cambios climáticos han sido cíclicos.

En el fondo de esta concepción cíclica de cambios en el tiempo, está la tesis de un estado uniforme del planeta. Los continentes se elevan para ser erosionados en ciclos que se repiten una y otra vez. El mundo es esencialmente uniforme, tanto en su estado general como en la intensidad de sus procesos. Al enfriamiento que se presenta actualmente seguirá otra vez un largo ciclo de calentamiento. El primer volumen termina con una relación de las causas que operan construyendo el paisaje terrestre, como erupciones y terremotos, así como de las que lo destruyen, como corrientes fluviales y mareas.

En el segundo volumen se trata ampliamente el efecto de las pausadas e imperturbables leyes físicas sobre los seres organizados. El tema central de todo el volumen es analizar cómo los cambios sin cesar que experimenta la Tierra han afectado la distribución geográfica de plantas y animales y cómo la perfecta adaptación que existe entre las especies y su entorno determinan tanto su extinción como su origen. Dado que el modelo biogeográfico que expone aquí Lyell es el asunto que interesa analizar en este trabajo, se comentará con mayor amplitud en el siguiente apartado.

El tercer volumen es una historia regresiva de la Tierra que va del presente al pasado. Se insiste repetidamente en que las supuestas extinciones en masa, tan queridas a los catastrofistas, se explican simplemente por períodos de no deposición de sedimentos, y que la mayor deformación de las rocas antiguas se debe a que han estado sometidas durante más tiempo a procesos constantes de alteración y metamorfismo, y no a que las fuerzas deformadoras hayan sido más activas en el

pasado. Se intenta también mostrar la utilidad práctica del sistema lyelliano, es decir, cómo la concepción cíclica del tiempo permite develar la historia de la Tierra. Ello se ilustra mediante un original método para datar las rocas del Cenozoico, que consiste en estimar las proporciones relativas de especies actuales de moluscos, entre el total de especies tanto extintas como vivientes que aparecen como fósiles en los estratos.

Gould (1992) señala que las sucesivas ediciones de los *Principles of geology* no hicieron más que mermar su coherencia original. Hubo tantos cambios a la primera edición que la obra terminó por acabar con el deslucido formato de un libro de texto. La razón principal de las modificaciones fue que Lyell se vio forzado a abandonar su tenaz compromiso con el uniformitarismo de estado ante la contundente evidencia a favor del cambio orgánico progresivo.

Biogeografía Lyelliana

En el capítulo V del volumen II, Lyell inicia su discusión sobre la distribución geográfica de los seres organizados, asunto al que le concede la mayor importancia. Comienza por plantear una pregunta fundamental: ¿cuáles son las leyes que regulan la distribución geográfica de las especies? En el mismo tenor actualista que usó para descubrir las leyes que regulan el mundo físico, razona que sólo mediante el conocimiento preciso de la distribución espacial que presentan las especies actualmente, así como mediante el estudio de los efectos que tienen sobre dicha distribución los cambios en la geografía física y el fenómeno de la migración, se podrá conocer un aspecto crucial de la naturaleza: si las especies son entidades permanentes o bien de duración limitada. Dado que el mundo inanimado está sujeto a incesantes vicisitudes, resulta pertinente preguntarse cómo afectan éstas al mundo animado.

Toda la discusión que desarrollará Lyell acerca de la distribución orgánica parte de reconocer un hecho empírico al que considera crucial, cuyo descubrimiento

acredita al naturalista francés Buffon: “*That different regions of the globe are inhabited by entirely distinct animals and plants*” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 66). En realidad, como se vio anteriormente, Buffon se había percatado sólo de que entre los mamíferos del Viejo y Nuevo Mundo no había identidad específica, concluyendo que ninguna especie de este grupo de la zona tórrida de un continente, se encontraba en el otro (Nelson, 1978). La generalización de este descubrimiento a otros grupos y a otras regiones se debió a otros autores, como Humboldt y Agustin De Candolle, que descubrieron el mismo patrón en plantas, y Latreille en insectos. De Candolle fue más allá de los meros hechos distribucionales, y en su *Geografía Botánica*, estableció el concepto de *regiones botánicas* (Browne, 1983). Lyell simplemente reitera el carácter universal de este principio biogeográfico, que permite dividir la superficie terrestre en *naciones* de plantas y animales, cada una de ellas con una identidad específica propia, dada por el conjunto particular de especies que contiene. Le llama poderosamente la atención el que la superficie del globo pueda parcelarse en regiones claramente distintas, y siendo un hecho tan notable, le sorprende que no se conociera entre las culturas antiguas, como la griega, la romana y la árabe. Razona que la ignorancia de este hecho en esas culturas sólo puede explicarse por el reducido número de especies que conocieron, no mayor de cuatro centenas. En cambio, en tiempos de Lyell se habían reconocido más de 3,000 especies distribuidas en islas y más de 7,000 en el resto del mundo.

Antes de que Buffon enunciara explícitamente su principio de distribución orgánica, era común suponer que en distintas regiones situadas en la misma latitud, deberían encontrarse las mismas producciones orgánicas, por causa de la similitud climática. En cambio, a Lyell, que ha estudiado a De Candolle, le queda perfectamente claro que la regla general de la distribución orgánica es la existencia de áreas con biotas propias y particulares. Cada especie se distribuye en una región particular. Hay, sin embargo, un número reducido de especies que no se sujetan a este principio. Son las que están distribuidas ampliamente. Estas excepciones pueden explicarse por el fenómeno de la dispersión. La existencia de regiones con identidad biótica propia y las contadas excepciones debidas a la dispersión, serán ideas

centrales a las que volverá recurrentemente Lyell, y el tratar de explicar estos hechos, su propósito central de indagación:

...that each separate region of the globe, both of the land and water, is occupied by distinct groups of species, and that most of exceptions to this general rule may be referred to disseminating causes now in operation, is eminently calculated to excite curiosity, and to stimulate us to seek some hypothesis respecting the first introduction of species which may be reconcileable with such phenomena (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 67).

Conviene enfatizar que Lyell, al igual que De Candolle, asigna sólo un papel subsidiario a la dispersión, pues no altera el patrón general de la existencia de regiones con identidad biótica propia. La dispersión no podía expandir las áreas de distribución de las especies ni producir mezclas entre habitantes de diferentes regiones. La idea de que las habitaciones de los organismos no tenían como causa a la dispersión era común entre los estudiosos de la distribución orgánica, incluso entre los que sostenían ideas creacionistas opuestas a las de Lyell. El naturalista inglés William Swainson reconocía el hecho de que las distintas partes del mundo estaban habitadas por distintos razas humanas así como por diferentes tipos de animales. Las cinco razas de la humanidad se correspondían con los cinco continentes y también con su místico sistema quinario. Aducía como prueba de la estabilidad de sus cinco regiones el que ni los españoles que habían colonizado América, ni los *boors* holandeses que habitaban desde hacía tiempo Sudáfrica, habían cambiado su tipo racial blanco a pesar de estar sometidos a temperaturas, dietas y costumbres distintas a las de sus países de origen. Razonó que a pesar de que había animales con una gran capacidad de dispersión, que excedía con mucho a la humana, no se habían expandido a todas aquellas partes de la Tierra en donde existían condiciones y alimentos adecuados para su existencia, lo cual demostraba que los límites de distribución de cada tipo animal habían sido fijados por Dios Omnipotente: "Hither shalt thou come, but no further" (Swainson, 1835). Refutó también la tesis linneana de la dispersión,

pues no había forma de explicar cómo pudieron salvar desiertos y otras barreras los distintos tipos de animales hasta alcanzar su distribución actual, además de que no había evidencia alguna, como lo había señalado Prichard, de que todas las tribus de animales terrestres hubieran estado congregadas alguna vez en un solo punto. Por tanto, Swainson concluía que las distintas naciones de animales habían sido creadas en las áreas que habitaban actualmente.

Al hacer la reseña histórica sobre los estudios de la geografía de los seres animados, Lyell acredita a Humboldt el descubrimiento de que no eran las diferencias climáticas la causa de que cada región tuviera sus propias especies aborígenes, aunque es a Agustín De Candolle a quien le dedica más elogios. Le reconoce haber señalado en su 'luminoso' ensayo sobre geografía botánica, una valiosa distinción conceptual. Las *estaciones* son las circunstancias físicas sobre las que crecen normalmente las plantas, tales como la humedad, temperatura, altura sobre el nivel del mar y tipo de suelo; las *habitaciones*, en cambio, son áreas separadas con su propia identidad de especies. Puede ser que habitaciones diferentes presenten prácticamente estaciones idénticas; sin embargo, las especies que viven en cada una son distintas. Señala Lyell que incluso en un mismo continente pueden distinguirse regiones diferentes, como en el caso del Viejo Continente, en el que las áreas de China y las que bordean los mares Negro y Caspio, o bien las que bordean el Mediterráneo, tienen cada una especies marcadamente distintas, a pesar de que entre ellas hay continuidad territorial. Si bien dentro de las 20 provincias bióticas que distingue De Candolle puede haber casos de especies compartidas, cada una está notablemente bien delimitada y posee sus propias plantas aborígenes.

En los casos excepcionales en que la misma especie existe en más de un país, Lyell encuentra que la explicación más plausible es la dispersión, razonando que no puede haber origen múltiple:

The original stock of each species is introduced into one spot of the earth only (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 170).

Esta ley general de la distribución también rige para la vegetación marina, que presenta una marcada división en provincias, lo cual es todavía más sorprendente, comenta Lyell, si se considera que la temperatura del mar es mucho más uniforme que la terrestre.

Después de establecer con toda claridad la marcada regionalización biótica que presenta la superficie terrestre, Lyell hace una amplia revisión de los variados medios de difusión que han permitido a los organismos cruzar distancias enormes y colonizar nuevas tierras. Distingue entre ellos a los agentes inanimados, mediante los cuales los organismos son transportados pasivamente, de la dispersión que llevan a cabo por sí mismos. Dentro de los primeros, los más importantes son las corrientes atmosféricas, las oceánicas y las fluviales. Ciertas estructuras, como los apéndices plumosos que presentan semillas de diferentes especies, les permiten flotar en el aire y salvar grandes distancias. Los remolinos, que son un fenómeno atmosférico regular, tienen tal fuerza que pueden transportar "not only plants but insects, land-testacea and their eggs, with many others species of animals, to points which they could never otherwise have reached, and from which they may then begin to propagate themselves again as from a new centre." (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 74-75). Hay semillas que tienen forma de canoa y pueden ser transportadas por el agua; otras más poseen ganchos, con las que se adhieren al pelo de los mamíferos; las hay también que pueden pasar por el intestino de los animales que las ingieren sin perder su capacidad germinativa.

Debe destacarse un razonamiento empleado por Lyell que después se hizo lugar común entre los biogeógrafos dispersionistas: un caso particular de dispersión parece ser un suceso fortuito, ocasional e improbable; sin embargo, cuando se considera un lapso de tiempo lo suficientemente extenso, la dispersión se convierte en un suceso prácticamente seguro. Lyell fue el principal defensor del concepto del *tiempo profundo* (Gould, 1992), es decir, concibe una Tierra con un pasado inmenso, en la que los procesos se repiten en un ciclo interminable. No sería el tiempo el factor

limitante para que ocurrieran los procesos naturales. Lyell llega incluso a plantear un caso hipotético muy improbable si se considera como hecho aislado, aunque factible con tiempo suficiente, en el que algunas semillas atrapadas en el intestino de un ave que muriera accidentalmente, serían capaces de germinar en el sitio donde quedó el cadáver:

Let such an accident happen but once in century, or a thousand years, it will be sufficient to spread many of the plants from one continent to another; for, in estimating the activity of these causes, we must not consider whether they act slowly in relation to the period of our observation, but in reference to the duration of species in general (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 81).

Sin embargo, después de hacer una exposición amplia y exhaustiva de los variados medios y mecanismos mediante los cuales las especies se difunden, lo que admira a Lyell no es tanto la gran capacidad de dispersión de los organismos, sino que a pesar de ello permanezca como patrón general la división de la superficie terrestre en provincias biogeográficas, con especies propias, en vez de una mezcla azarosa de especies por toda la superficie del globo:

The machinery before adverted to is so capable of disseminating seeds over almost unbounded spaces, that were we more intimately acquainted with the economy of nature, we might probably explain all the instances which occur of the aberration of plants to great distances from their native countries. The real difficulty which must present itself to every one who contemplates the present geographical distribution of species, is the small number of exceptions to the rule of the non-intermixture of different groups of plants. Why have not, supposing them to have been ever so distinct originally, become more blended and confounded together in the lapse of ages? (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 81).

Lyell concluye que ni siquiera el poderoso efecto que ha ejercido el hombre sobre la distribución de los organismos, favoreciendo la dispersión de ciertas especies y obstaculizando la de otras mediante las enormes áreas que ha modificado para las labores de cultivo, ha podido desdibujar el claro patrón de regionalización biogeográfica¹¹.

A lo largo del Capítulo VI, Lyell reitera la generalidad de la 'ley de Buffon' (Nelson, 1978), es decir, que en áreas separadas hay especies distintas. El hacer explícito este patrón, el más general de la distribución espacial de los organismos, resultó ser el descubrimiento empírico más notable de la investigación biogeográfica, sobre todo si se considera que entre los naturalistas de los siglos XVIII y XIX estaba fuertemente arraigada la idea de que bajo las mismas condiciones del medio se producían las mismas especies. Este determinismo ecológico lo sostenía al principio incluso el mismo Buffon, quien especuló sobre la posibilidad de que el mismo tipo de clima produjera a las mismas especies, aun en áreas separadas. Sin embargo, el naturalista francés pudo percatarse posteriormente de que era un hecho indudable que los mamíferos del Nuevo y Viejo Mundo eran totalmente diferentes, aunque habitaran las mismas latitudes con climas prácticamente iguales. A Lyell le queda clara "... the limitation of groups of distinct species to regions separated from the rest of the globe by certain natural barriers" (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 97). Pueden así distinguirse varias regiones: la Ártica, que incluye al Viejo Mundo y a Norte América, la América Tropical, África, la Región Andina, Nueva Holanda (Australia) y el sur de África, entre las más notorias. Señala Lyell que si bien los mamíferos de Nueva Holanda han llamado poderosamente la atención por su singularidad, no son un caso excepcional, ya que casos igualmente notorios se presentan en otras áreas:

... in others parts of the globe. we find peculiarities of form, structure,

¹¹ Hay una diferencia fundamental entre Lyell y el modelo dispersionista que desarrollarían los biogeógrafos del neodarwinismo (v. gr. Darlington, 1957; Simpson, 1965; Briggs, 1974): mientras que para estos últimos la dispersión es la causa de que existan diferentes regiones biogeográficas, Lyell, siguiendo a De Candolle, no le concedió más importancia que la de explicar los casos relativamente raros de especies con distribución cosmopolita, que eran la excepción al principio de Buffon.

and habits, in birds, reptiles, insects, or plants, confined entirely to one hemisphere, or one continent, and sometimes to much narrower limits (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 89).

Luego de mencionar una serie de cuadrúpedos propios de regiones particulares, refiere variados casos reportados en la literatura que dan cuenta de las notables capacidades dispersorias de este grupo de animales, entre ellos tigres, elefantes, venados, osos, cerdos salvajes, ratas escandinavas, lemings, asnos salvajes y antílopes, todos los cuales son excelentes nadadores que pueden salvar corrientes fluviales caudalosas. El mar representa normalmente una gran barrera para los cuadrúpedos terrestres, aunque Lyell consigna reportes sobre casos de osos polares y lobos navegando en icebergs, de renos que habían cruzado el mar hasta llegar a las Islas Aleutianas y de balsas naturales encontradas a distancias de hasta 100 millas de la desembocadura del Ganges. Estos casos, si bien raros, podrían explicar las contadas excepciones a la regla general del área confinada de las especies.

Las aves, a pesar de su gran capacidad locomotora, no eran una excepción a la regla general que regía para los cuadrúpedos terrestres y las plantas, de modo que diferentes especies estaban también confinadas a límites definidos. Incluso algunas aves eran tan locales, que en un mismo archipiélago, una sola isla podía presentar una especie que no ocurría en ninguna otra parte de la Tierra. Por ejemplo, entre la numerosa familia de los psitácidos, no se podía encontrar una sola especie común entre las regiones tropicales de América, África e India. Si bien entre las latitudes equivalentes de los hemisferios norte y sur podía apreciarse una gran correspondencia general de forma entre aves acuáticas y terrestres, la identidad específica era sin embargo excepcional.

Al considerar la gran capacidad de las aves para desplazarse sobre grandes extensiones, Lyell no se sorprendía de que se encontraran excepciones a la regla general de la distribución:

When we reflect how easily different species, in a great lapse of ages,

may be each overtaken by gales and hurricanes, and, abandoning themselves to the tempest, be scattered at random through various regions of the earth's surface, where the temperature of the atmosphere, the vegetation, and the animal productions, might be suited to their wants, we shall be prepared to find some species capriciously distributed, and to be sometimes unable to determine the native countries of each (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 102).

El Capítulo VII trata también los mismos temas de la distribución y las capacidades dispersorias de organismos, aunque aborda ahora Lyell a los peces e invertebrados. Señala que aunque se conoce menos de las habitaciones de los animales marinos que de los terrestres, hasta donde puede verse, su distribución se ciñe a la misma regla general. Dentro de estos grupos también existen especies marcadamente endémicas. El caso aparentemente inexplicable de que lagos apartados, incluso muy distantes entre sí, contengan las mismas especies de peces, podría explicarse por el transporte de huevecillos adheridos a las plumas de aves acuáticas e incluso al cuerpo de algunos escarabajos, que los dispersaban así a los diferentes cuerpos de agua.

Al describir la distribución de los testáceos, además de reiterar su rechazo a la doctrina de las creaciones múltiples, Lyell deja en claro que los casos de amplia distribución que requieren ser investigados son excepcionales.

The confined range of the molluscs may easily be explained, if we admit that species have only one birth place; and the only problem to be solved would relate to exceptions-to account for the dissemination of some species throughout several isles and the European continent (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 110)

Refiere luego cómo los huevecillos ligerísimos de algunos invertebrados, como los balanos, pueden adherirse a madera flotante, cocos e incluso a los barcos, y ser así transportados largas distancias. Otros grupos de invertebrados como

holoturias, madreporas y medusas, son grupos que también se ciñen a la regla general de la distribución.

Describe los medios de dispersión y las especies endémicas de los insectos, grupo que tiene una influencia destacadísima en la economía de la naturaleza por su estrecha relación con las plantas. Señala que la distribución en regiones distinguibles y separadas de distintos grupos coincide ampliamente. Hay especies de insectos muy localizadas y otras ampliamente distribuidas; otras más hacen grandes migraciones en enormes grupos. Por ser alados en la mayoría de los casos, estos organismos pueden ser dispersados por el viento a grandes distancias. No obstante, se ciñen a la norma general. No sólo hay especies peculiares a ciertas regiones, sino grupos enteros de categoría taxonómica supraespecífica que son representativos de regiones particulares.

El capítulo VII concluye con un análisis de la distribución de la especie humana. Lyell empieza por referir las especulaciones que se han hecho sobre su área de origen, partiendo de la misma premisa que sostiene para el origen de cualquier especie: toda la raza humana desciende de una sola pareja:

Many naturalist have amused themselves in speculating on the probable birth-place of mankind, the point from which, if we assume the whole human race to have descended from a single pair, the tide of emigration must originally have proceeded (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 116).

En alusión al paraíso insular ideado por Linneo, en el que a partir de una isla-montaña situada en los trópicos las diversas especies habían alcanzado su distribución actual conforme las aguas se fueron retrayendo (ver Bueno y Llorente, 1991), comenta Lyell que una conjetura popular sitúa el lugar de origen de la especie humana en los trópicos, pues allí hay un clima benigno perenne y abundancia de alimentos:

It has been always a favourite conjecture that this birth-place was situated within or near the tropics, where perpetual summer reigns, and where fruits, herbs, and roots, are plentifully supplied throughout the year. The climate of this regions, it has been said, is suited to a being born without any covering, and who had not yet acquired the arts of building habitations or providing clothes (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 116-117).

Después, cuando finalmente se llegó a sobrepoblar el edén original, la necesidad hizo que los hombres se dispersaran a las zonas templadas, enfrentando las nuevas dificultades con su capacidad de invención. La necesidad de buscar alimento fue un factor que promovió la dispersión, estableciéndose así pequeños asentamientos humanos. Cuando las especies de caza eran mermadas, el proceso de dispersión se reiniciaba. La necesidad de comer, explica Lyell, daría cuenta de la presencia de asentamientos humanos en los lugares más inhóspitos desde los albores de la humanidad. Aclara que estos razonamientos sólo podrían aplicarse al poblamiento de continentes continuos, mientras que para el caso de colonizaciones de islas remotas, la explicación plausible sería la dispersión accidental mediante canoas. Fueron así náufragos errantes quienes por azar colonizaron islas apartadas.

Después de consignar varios casos de hombres que al navegar por los mares fueron dispersados por tormentas, concluye que la especie humana se ha difundido desde sus primeros tiempos de la misma manera que las plantas y los animales:

So the man, even in a rude state of society, is liable to be scattered involuntarily by the winds and waves over the globe, in a manner singularly analogous to that in which many plants and animals are diffused. We ought not then to wonder that during the ages required for some tribes of the human race to attain that advanced stage of civilization which empowers the navigator to cross the ocean in all directions with security, the whole earth should have become the abode

of rude tribes of hunters and fishers (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 120-121)

En resumen, Lyell distingue dos causas de la dispersión del hombre: la tendencia a incrementar sus medios de subsistencia, que promovió su dispersión en áreas continuas, y la deriva accidental de canoas hasta costas lejanas. La distribución actual de la especie humana se explica esencialmente por las mismas causas que han actuado en cualquier especie. Sin embargo, parece admitir la posibilidad de una explicación excepcional mediante creación especial para el caso particular de la isla de Santa Elena, descubierta en 1501, deshabitada por hombres y con especies vegetales únicas:

St. Helena... it was only inhabited by sea-fowl, and occasionally by seals and turtles, and was covered with a forest of trees and shrubs, all of species peculiar, as we before observed, with one or two exceptions, and which seem to have been expressly created for this remote and insulated spot (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 118-119).

En el capítulo VIII, Lyell ensaya algunas hipótesis sobre el oscuro tema de cómo ocurrió la introducción original de especies y cómo a partir de ese estado inicial llegó a configurarse la distribución actual. Expone primero con un tono indulgente la narración de Linneo sobre la isla-montaña primigenia. La refuta y propone una explicación tentativa para la introducción original de especies, tanto terrestres como acuáticas:

"Each species may have had its origin in a single pair, or individual, where an individual was sufficient, and species may have been created in succession at such times and in such places as to enable them to multiply and endure for an appointed period, and occupy an appointed space on the globe." (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 124).

Como puede apreciarse en el párrafo anterior, Lyell sostenía una concepción de creaciones alocrónicas y alotópicas:

A partir de la premisa de que todas las especies iniciaron con una sola pareja, Lyell intenta explicar la distribución actual de la biota sobre la superficie del globo. Especula que aun si se pudiera distribuir a todas las especies por toda la superficie terrestre, a la larga surgirían distintas provincias botánicas y zoológicas, debido a que "... there are a great many natural barriers which opposed common obstacles to the advance of a variety of species" (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 125).

Acepta que en el transcurso de las edades, podrían surgir excepciones. Hay especies capaces de superar barreras físicas y climáticas, pues ya se conoce el extraordinario poder de dispersión de algunos grupos, pero podría predecirse con toda confianza que tales excepciones no invalidarían la regla general de regionalización biótica. Así, el efecto de introducir un par de individuos de cada especie por distintos puntos de la Tierra sería la formación de áreas o regiones particulares, caracterizadas por ciertos grupos confinados a cada una de ellas.

La idea de focos o centros de creación implicaba que existían ciertas áreas delimitadas en las cuales la energía creativa había actuado con mayor potencia, originando un mayor número de especies peculiares. El invocar fuerzas misteriosas de las cuales no había ninguna evidencia tangible le resultaba a Lyell inadmisibles. Pensaba que las especies podían, en principio surgir en cualquier área. Siendo consistente con el principio metodológico de buscar causas naturales, rechazó esas caprichosas fuerzas especiales, de las cuales no había evidencia. Sin embargo, antes de seguir ahondando en los pantanosos terrenos que regulan la *introducción* primaria de especies, Lyell decide que primero hay que tomar en cuenta las leyes que limitan su *duración* sobre la Tierra. Procede entonces a hacer una amplia argumentación sobre un concepto esencial dentro de su sistema: la extinción de especies. Frente a la opinión de que sólo los individuos y nunca las especies pueden extinguirse, al menos mientras dure el planeta, Lyell sostiene que las especies también se extinguen. Cita la

opinión antecedente del geólogo italiano Brocchi en el mismo sentido, quien afirmaba la pérdida de especies de testáceos habitantes del Mediterráneo. Pero en vez de explicar las extinciones por catástrofes generales, tanto Brocchi como Lyell buscan una ley general que dé cuenta de la extinción gradual y sucesiva de especies.

Sin embargo, hay una diferencia importante. Lyell termina desechando la causa sobre la extinción de especies que Brocchi atribuía a “the diminution of the prolific virtue” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 129), pues no encuentra evidencia de especies vegetales que hayan ido menguando hasta la extinción completa sin que hayan ocurrido como condición necesaria previa cambios perceptibles en las condiciones de existencia. Por ello, la causa de las extinciones debe buscarse en cambios en las estaciones, y no en ninguna oscura virtud prolífica menguada:

Stations comprehend all the circumstances, whether relating to the animate or inanimate world, which determine whether a given plant or animal can exist in a given locality so that if it be shown that stations can become essentially modified by the influence of known causes, it will follow that species, as well as individuals, are mortal (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 130).

Admite así Lyell como causa de las estaciones a los factores físicos, aunque no de las habitaciones. Condiciones como el clima, el suelo y la exposición, entre otras, determinan la presencia de ciertas especies pero no de otras en localidades particulares. Hay además otros aspectos que también influyen. Retoma la idea de De Candolle acerca de que todas las plantas de un determinado país están en guerra unas contra otras. Ello implica introducir un factor contingente que influye sobre la distribución orgánica, puesto que la especie que por azar se establece primero en una localidad particular, tiende a excluir a otras que lleguen después. No son solamente sus propios recursos lo que permite a una especie mantenerse y extenderse en su localidad, sino que influye también de manera importante el número de especies enemigas o aliadas que habitan el mismo lugar y que interactúan con ella.

Introduce además otra idea que le permite pulir su concepción uniformitarista del mundo orgánico: la naturaleza permanece en un equilibrio que se establece por las relaciones benéficas y perjudiciales entre especies. Los insectos son particularmente importantes para preservar el balance entre las especies vegetales, ya que regulan de manera indirecta el número y la proporción de muchos grupos animales. Concluye, sin embargo, que las relaciones mutuas entre los componentes orgánicos e inorgánicos de la naturaleza es altamente compleja y que las estaciones de las distintas especies vegetales y animales dependen de numerosas circunstancias y de relaciones entreveradas.

Habiendo mostrado cómo las estaciones de las plantas y animales están influidas no sólo por agentes físicos externos, sino por la abundancia o escasez de otras especies que ocurren en la misma área, Lyell continúa desarrollando en el capítulo IX su explicación sobre las causas de la extinción de especies. El razonamiento que elabora puede resumirse en los siguientes términos: las circunstancias, ya sean orgánicas o inorgánicas, que afectan a las especies, están cambiando perpetuamente. De ahí se sigue que las especies están sujetas a incesantes vicisitudes. Si tales cambios son los suficientemente pronunciados para alterar el estado general de las estaciones, entonces ocurre la extinción de especies. Dentro de su concepción de una naturaleza en equilibrio dinámico, Lyell entiende a la extinción como parte del orden regular de la naturaleza. A partir de un principio de equilibrio, establece que la adición de una nueva especie a un área determinada, o bien el incremento en número de individuos de alguna que ya la habita, provoca necesariamente la disminución o extinción de otra. Puede haber fluctuaciones en la abundancia de las especies que no lleguen a romper el balance numérico entre los conjuntos de especies, pero dado que hay una cantidad finita de recursos, el incremento numérico de los individuos de cualquier especie, incluso de una nueva, supone siempre la reducción de otra.

Lyell ilustra con casos particulares cómo la introducción de una sola especie puede repercutir por vías múltiples e indirectas sobre el número de individuos de otras especies. Por ejemplo, construye un escenario sobre los efectos pronunciados que tendría el arribo masivo de osos polares sobre icebergs a Islandia:

By the aid of a such means of transportation, a great number of these quadrupeds might effect a landing at the same time, and the havoc which they would make among the species previously settled in the island would be terrific. The deer, foxes, seals, and even birds, on which these animals sometimes prey, would be soon thinned down.

But this would be a part only, and probably an insignificant portion, of the aggregate amount of change brought about by the new invader. The plants on which the deer feed bring less consumed in consequence of the lessened numbers of that herbivorous species, would soon supply more food to several insects, and probably to some terrestrial testacea, so that the latter would gain ground. The increase of these would furnish other insects and birds with food, so that the numbers of these last would be augmented.

The diminution of the seals would afford a respite to some fish which they had persecuted; and these fish, in their turn, would then multiply and press upon their peculiar prey. Many water-fowls, the eggs and young of which are devoured by foxes, would increase when the foxes were thinned down by the bears; and the fish on which the water-fowls subsisted would then, in their turn, be less numerous. Thus the numerical proportions of a great number of the inhabitants, both of the land and sea, might be permanently altered by the settling of one new species in the region; and the changes caused indirectly might ramify through all classes of the living creation, and be almost endless (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 144).

Cualquier cambio, orgánico o inorgánico, produce un nuevo orden:

Every new condition in the state of the organic or inorganic creation, a new animal or plant, an additional snow-clad mountain, any permanent change, however slight in comparison to the whole, gives rise to a new order of things, and may make a material change in regard to some one or more species (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 146).

El hombre, que es una especie reciente, ha tenido un efecto particularmente importante sobre las estaciones:

Man is, in truth, continually striving to diminish the natural diversity of the stations of animals and plants in every country, and to reduce them all to a small number fitted for species of economical use (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 147-148).

Narra cómo en los distritos cultivados de Inglaterra, Escocia, Gales e Irlanda, el hombre ha exterminado poblaciones locales de osos, lobos, tejones, gatos silvestres, jabalíes, águilas, cuervos, halcones, castores, garzas, búhos, por citar sólo algunos de los animales más grandes y conspicuos. El hombre ha provocado una enorme revolución en el mundo orgánico en unos cuantos milenios. La extinción del dodo le parece a Lyell el ejemplo más claro de la influencia del hombre. Considera que el efecto indirecto más importante que ha tenido en el exterminio de especies ha sido la introducción de especies y razas domesticadas en nuevas áreas. Menciona las estimaciones que hicieron estudiosos españoles en el Nuevo Mundo, como Acosta, Azuara y Ulloa, quienes contaron por miríadas los individuos de caballos, asnos, ovejas, puercos, por citar sólo algunas de las especies introducidas, que medraban exitosamente en estado feral, y cómo estas especies extranjeras han causado la extinción de multitud de especies nativas. Predice además que ese efecto proseguirá, “as the colonies of highly-civilized nations spread themselves over unoccupied lands.” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 156).

Sin embargo, los estragos causados por el avance de la civilización humana, por enormes que puedan parecernos, no deben preocuparnos demasiado, pues no son sino parte de los procesos naturales:

We have only to reflect than in thus obtaining possession of the earth by conquest, and defending our acquisitions by force, we exercise no exclusive prerogative. Every species which has spread itself from a small point over a wide area, must, in like manner, have marked its progress by the diminution, or the entire extirpation, of some other, and must maintain its ground by a successful struggle against the encroachments of another plants and animals (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 156).

Según estos razonamientos, no debe sorprender que la acción de estas causas prolongándose durante milenios pueda llegar a provocar en el futuro cambios completos “in the state of the organica creation” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 157) iguales a las mutaciones sin fin dentro del mundo inorgánico que han ocurrido en el pasado. Ello es predecible a partir de la uniformidad de su sistema.

En el capítulo X Lyell aborda la influencia de las causas inorgánicas sobre las habitaciones de las especies, es decir, sobre su distribución geográfica. Considera cambios en el nivel de los continentes por efecto de terremotos, así como el efecto de cambios climáticos sobre las especies. Merece destacarse la forma en que utiliza estos cambios como argumento en contra de la teoría de la transmutación. La idea básica es que la inestabilidad de la superficie terrestre es tan grande que sólo el gran poder de dispersión de los organismos y la Providencia pueden contrarrestar el exterminio de especies que ocasiona y resguardar la continuidad de la vida.

Every flood and landslip, every wave which a hurricane or earthquake throws upon the shore, every shower of volcanic dust and ashes which buries a country ... every advance of the sand-flood, every conversion of salt water into fresh... these and countless other causes displace in

the course of a few centuries certain plants and animals from stations which they previously occupied. If, therefore, the Author of Nature had not been prodigal of those numerous contrivances before alluded to, for spreading all classes of organic beings over the earth ... it is evident that considerable spaces, how the most habitable on the globe, would soon as devoid of life as are the Alpine snows, or the dark abysses of the ocean, or the moving sands of the Sahara (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 159).

Así, las capacidades de difusión y migración les son indispensables a los seres orgánicos no para expandir su área de distribución, sino para repoblar las localidades donde han sido desplazados por los incesantes cambios de la superficie terrestre. La función de las capacidades dispersorias de los organismos, lo mismo que de los agentes que los dispersan, no es pues extender sus áreas de distribución ni producir mezclas entre habitantes de diferentes provincias, sino tan sólo evitar la extinción local. Ello explica el aparente contrasentido de la existencia de regiones estables y bien delimitadas a pesar de la prodigiosa capacidad de dispersión de los organismos.

Los efectos que tienen los cambios geográficos sobre la distribución de especies son principalmente dos: (1) promover o retardar su migración; (2) alterar las condiciones físicas de las localidades que habitan. Lyell construye un escenario hipotético sobre los efectos que traería un hundimiento del Istmo de Centroamérica. Tal fenómeno no sólo permitiría la migración e intermezcla de las especies marinas, sino cambios notables en las corrientes oceánicas, en la temperatura de las aguas y en la cantidad y distribución de la precipitación. Sin embargo, una conclusión que resalta Lyell es que si bien la operación de las causas orgánicas es uniforme, su efecto sobre los seres orgánicos es muy irregular, al menos para períodos de tiempo relativamente limitados. Así por ejemplo, razona que:

A new archipelago might be formed in the Mediterranean, the Bay of Biscay, and a thousand other localities, and may produce less important events than one rock which should rise up between Australia and Java

so placed that winds and currents might cause an interchange of the plants, insects, and birds, of the latter countries (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 165).

Lyell sigue desarrollando la tesis de la extinción como parte de los procesos naturales y expone sus razones contra la doctrina transmutacionista. En síntesis, la extinción es consecuencia de dos características de la naturaleza: 1) la adaptación de las especies a las peculiaridades físicas de las áreas que habitan y 2) los incesantes cambios en la geografía del globo:

There are always some peculiar and characteristic features in the physical geography of each large division of the globe, and on these peculiarities the state of animal and vegetable life is dependent. If, therefore, we admit incessant fluctuation in the physical geography, we must, at the same time, concede the successive of terrestrial and aquatic species to be part of the economy of our system (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 168)

Tan sólo se requiere seguir las consecuencias lógicas de lo dicho sobre las estaciones y las habitaciones, con su cambios incesantes, para concluir que las “species cannot be immortal, but must perish one after the other, like the individuals which compose them.” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 169). Sólo puede evadirse este resultado cuando se recurre a hipótesis tan peregrinas como la de Lamarck, “who imagined, as we have before seen, that species are each of them endowed with indefinite powers of modifying their organization, in conformity to the endless changes of circumstances to which they are exposed.” (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 169).

A Lyell le parece que en vez de recurrir a especulaciones abstractas, como las de Lamarck, mejor sería atenerse a los hechos conocidos. Contra la tesis transmutacionista del naturalista francés, argumenta que cualquier alteración de las

condiciones físicas puede ser aprovechada por especies oportunistas, antes de que otras especies que se ven perjudicadas por los cambios tuvieran tiempo de adaptarse gradualmente a ellos. El cambio en la organización de los individuos que propone la teoría lamarckiana como respuesta a cambios ambientales, implica un proceso que se lleva un tiempo largo. Las especies no tendrían oportunidad de irse adaptando paulatinamente porque otras ya presentes con ventajas para medrar bajo las nuevas circunstancias, invadirían el espacio y las desplazarían. De esta manera, Lyell califica a la tesis de Lamarck de mera especulación abstracta, contradicha por los hechos:

Lamarck appears to have speculated on the modifications to which every variation of external circumstances might give rise in the form and organization of species, as if had indefinite periods of time of his command, not sufficiently reflecting that revolutions in the state of the habitable earth, whether by changes of climate or any other condition, are attended by still greater fluctuations in the relative condition of contemporary species. They can avail themselves of this alterations in their in the favour instantly, and augment their numbers to the injury of some other species; whereas the supposed transmutations are only assumed to be brought about by slow and insensible degrees, and in a lapse of ages, the duration of which is beyond the reach of human conception (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 173).

It is idle to dispute about the abstract possibility of the conversion of one species into another, where there are known causes so much more active in their nature, which must always intervene and prevent the actual accomplishment of such conversions (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 174-175).

Un claro ejemplo de cómo una especie decae en el lugar que previamente habitaba cuando cambian las condiciones y tiene que contender contra otra especie más vigorosa, se encuentra en la especie humana. Para Lyell es muy claro que el proceso de exterminio de los colonizadores ingleses es completamente natural:

In this case the contest is merely between two different *races*, each gifted with equal capacities of improvement - between two varieties, moreover, of a species which exceeds all others in its aptitude to accommodate its habits to the most extraordinary variations of circumstances. Yet few future events are more certain than the speedy extermination of the Indians of North America and the savages of New Holland in the course of a few centuries, when these tribes will be remembered only in poetry and tradition (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 175).

Después de analizar el fenómeno de la extinción y establecerlo como un hecho natural, Lyell concluye su modelo sobre el mundo animado enfocándose sobre el proceso opuesto, es decir, la formación de especies. Así termina por darle simetría a su sistema. Si las especies que ahora conocemos deben morir ineludible y sucesivamente, pues, como dice Buffon, el tiempo pelea en su contra, ¿cuáles son los procesos responsables de restablecer el número de especies? ¿El número total de especies va disminuyendo gradualmente hasta que llega un período en el que se manifiesta un gran poder creativo, o bien se van formando especies continuamente? Tales son las preguntas que intenta resolver Lyell en el capítulo XI.

Hay que tomar en cuenta que el problema del origen de las especies se consideraba un asunto espinoso, además de ajeno a la filosofía natural, propio más bien de la teología natural. De entrada, Lyell plantea la dificultad del problema: es más fácil demostrar la extinción de una especie que anteriormente fue numerosa, que demostrar el origen de una nueva, que comienza en un sólo punto a partir de una pareja de individuos.

A lo largo de la historia, señala Lyell, ciertamente cada vez se han ido descubriendo más especies, aun en los países más civilizados, aunque es difícil conjeturar si antes habían pasado desapercibidas o recientemente llegaron por

migración. Pero habría que deslindar este hecho, que quizá sólo revela que en el pasado nuestra ignorancia sobre la naturaleza era mayor que en el presente, del punto de interés: ¿se siguen formando especies? Para Lyell, la pregunta pertinente sería: ¿Qué evidencias razonables habría que buscar para suponer que se estén originando nuevas especies? Responde que una sería el que se registrara repentinamente una nueva especie perteneciente a un grupo bien estudiado, por ejemplo, un cuadrúpedo o una especie de árbol en países que han sido investigados profusamente, y que se demostrara además que no habitan en otras regiones, verificando que no existen registros anteriores de ella:

... that within the last two or three centuries some forest tree or new quadruped might have been observed to appeared suddenly in those parts of England or France which had been most thoroughly investigated; - that naturalist might have been able to shew that no such being inhabited any other region of the globe, and that there was no tradition of anything similar having before been observed in the district where it had made its appearance (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 180).

Sin embargo, existe un elemento que dificulta grandemente tener evidencia positiva de la creación de nuevas especies: no se conocen las tasas de extinción ni de originación de especies. Lyell hace las siguientes conjeturas para ilustrar tal dificultad. Supone primero que la tasa de creación y extinción fuera de una especie cada año. Señala luego el gran desconocimiento que hay sobre la diversidad orgánica y hace notar que tan sólo de animales microscópicos se calcula que hay entre 1 y 2 millones de especies, y que en el océano debe haber todavía un número mayor de especies desconocidas. Si la extinción y la originación estuvieran uniformemente distribuidas tanto en el espacio como entre los diferentes grupos de plantas y animales, resultaría que entre los mamíferos terrestres de la Gran Bretaña, de los cuales existe una especie por 280 de todos los demás grupos, se requerirían unos ocho siglos para que se extinguiera una especie de mamífero y apareciera otra en toda el área de Europa. Por ello, la evidencia empírica sería muy difícil de obtener. Sólo

después de tener registros completos de la diversidad orgánica a lo largo de muchos años se contaría con información clara para llegar a conclusiones positivas. Sin embargo, desafortunadamente no se contaba con registros históricos sistemáticos de la diversidad.

Luego de plantear este panorama desesperanzador, Lyell termina señalando que la única evidencia disponible que puede dar luz sobre el origen de especies es el registro fósil. Establece así el programa a seguir: sólo ordenando temporalmente a las especies fósiles y conociendo bien su taxonomía, se podría saber cuáles se han extinguido y en qué período vivieron. Disponer de esta información permitiría resolver una gran pregunta: si las especies se originaron de manera simultánea o sucesiva. Así termina su análisis sobre la distribución orgánica.

Conclusiones

Se ha hecho notar que en el modelo de cambios orgánicos que elabora Lyell, hay dos conceptos centrales y recurrentes: la adaptación y la extinción. Las especies son entidades que continuamente se extinguen y que van siendo remplazadas por otras nuevas. Extinción y creación son procesos determinados totalmente por los requerimientos adaptativos de las especies (Hodge, 1990). De la misma forma en que una especie se extingue porque su capacidad limitada de cambio no le permite adecuarse a los perennes cambios de las circunstancias, así también cuando una especie es creada, el lugar y el tiempo en el que se origina son los apropiados para que pueda medrar y florecer. Esa capacidad limitada de modificación es contraria a la tesis lamarckiana del cambio orgánico ilimitado de los linajes.

También merece destacarse que desde un inicio, a Lyell le interesa la distribución orgánica como un medio para conocer las leyes que rigen la dinámica del mundo orgánico. El estudio de cómo se reparten espacialmente los seres animados le parece importante en tanto que puede ayudar a resolver las preguntas que le parecen

fundamentales: ¿son las especies entidades de duración ilimitada o bien se extinguen?; ¿se originan de manera simultánea o sucesiva? Sin embargo, no es de la biogeografía de donde obtiene las respuestas a estas interrogantes. Su modelo sobre el reino animado está ya preconcebido como una extensión de su sistema uniformitarista sobre el mundo físico: así como los continentes se levantan y desgastan hasta desaparecer en ciclos incesantes, las especies se crean para extinguirse, en un proceso sin dirección determinada. La adaptación de los organismos a sus estaciones determina tanto su origen como su extinción. De este modo resulta que la biogeografía de Lyell no es más que una parte, y por cierto no la más importante, de su sistema general.

La intención de Lyell fue aplicar sus principios gradualista y antiprogresionista al mundo orgánico. Las especies surgían y se extinguían de forma paulatina a lo largo del tiempo. No había por tanto, períodos de generación ni de extinción masiva. Tampoco aceptaba que la generación de especies siguiera una progresión, es decir, una tendencia hacia una mayor perfección. Esta idea, apoyada por Lamarck, fue criticada acremente por Lyell. El hecho empírico era que en una secuencia estratigráfica se apreciaba una progresión que iba desde los invertebrados simples en los estratos más antiguos, para seguir con peces, anfibios, reptiles y mamíferos, cada uno en estratos sucesivamente más jóvenes. No obstante, Lyell sostenía que esa tendencia hacia una mayor perfección era ilusoria. Los mamíferos, por ejemplo, debían haber existido desde los estratos más antiguos, y seguirían existiendo en el futuro. Ello lo explicaba con dos tesis centrales de su sistema: el determinismo ecológico y la circularidad de los cambios. De acuerdo a la primera, los seres organizados mantienen una perfecta adaptación con su entorno físico. La segunda supone que los cambios en las características físicas del globo, como el clima y la geografía, cumplen largos ciclos. De ello se sigue que los mismos grupos de organismos aparecerán de tiempo en tiempo, como las constelaciones, cuando las circunstancias les sean propicias. Las especies ya no serán las mismas, pero los grupos persistirán en ciclos sin fin.

Hay una inconsistencia que Lyell no resuelve en su explicación biogeográfica: por un lado, acepta como descubrimiento de la mayor importancia el reconocimiento de regiones de endemismo, y a pesar de que ese patrón no se explica por mera adecuación entre organismos y ambiente, su causa ya no se indaga después. De manera contradictoria, insiste en su determinismo ecológico al afirmar explícitamente que cuando una especie es creada, el lugar y tiempo en que se origina están determinados por las condiciones que le son adecuadas para florecer. Su atención se dirige más bien a exponer la influencia de las condiciones inorgánicas y orgánicas sobre las estaciones de las especies. La explicación que da sobre el patrón biogeográfico más relevante, es decir, la existencia de habitaciones, queda reducida a dos ideas: (1) la suposición de que las especies se crean originalmente con una sola pareja (o un solo individuo en el caso de las que se reproducen asexualmente) y (2) que su mantenimiento se debe a la constante dispersión de los organismos, proceso que contrarresta la extinción, que tiene por causa los incesantes cambios en las condiciones de existencia combinada con la limitada capacidad de adaptación de los organismos. Esto no deja de ser sorprendente, pues resulta que la dispersión, que es la causa que tiende a romper el patrón, termina siendo la causa de su mantenimiento.

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

El patrón de explicación mediante leyes mecánicas se intentó aplicar a diversos campos del conocimiento. Sin embargo, en biología no produjo resultados satisfactorios. Una de las razones fue que el estudio de los sistemas biológicos sugería invariablemente explicaciones teleológicas. Además, las explicaciones por leyes no abordan los procesos históricos, ya que en las explicaciones sobre los orígenes de

patrones o procesos naturales se tiende a recurrir no tanto a la acción de leyes invariables sino a causas contingentes, además de que de manera inevitable sugieren la pregunta de cuál es la razón de su existencia, con qué fin se originaron.

Se puede además señalar que no es precisamente la originalidad lo que resalta en las ideas biogeográficas de Lyell. Es claro que los principios y conceptos principales los retoma de autores anteriores, principalmente de Agustín de Candolle. Ello no sorprende si se considera que su interés principal es desarrollar una explicación uniformitarista del mundo, incluido su componente orgánico. Lo que sí aporta es una exhaustiva recopilación de los medios y mecanismos de dispersión, tema que expondría después de manera notoriamente similar Darwin en *El origen de las especies*.

En el modelo de Lyell aparece una tensión que se va a ir disolviendo con los trabajos de Darwin y Wallace. Esta tensión tiene que ver con el modelo de explicación entonces vigente, que evitaba abordar aspectos históricos. Por un lado, es precisamente Lyell quien introduce el concepto de tiempo profundo en la geología (Gould, 1992). Establecer la noción de una Tierra inmensamente antigua no representó un cambio menor frente a la idea común en la Inglaterra victoriana de un mundo cuyo origen se remontaba apenas a algunos cuantos milenios. Sin embargo, apegándose a la influyente opinión de John Herschel, quien consideraba como no científica cualquier indagación histórica, Lyell evitó adentrarse directamente en el problema del origen de las especies, el “misterio de misterios”, y a pesar de haber reconocido las divisiones biogeográficas como el principal patrón de la distribución orgánica, tampoco investigó las causas históricas particulares responsables de ese patrón.

Resulta así que aunque Lyell estudia procesos históricos, como lo son los cambios que ha sufrido la superficie terrestre y la distribución de los seres orgánicos, su sistema es marcadamente antihistórico (Martínez, 1997). En un sentido muy importante, el uniformitarismo lyelliano implica una uniformidad de estado

(Rudwick, 1972). Ello significa que los cambios que han ocurrido durante millones de años en la Tierra no siguen ninguna dirección en particular, por lo que no se puede distinguir un estado inicial ni uno final del planeta. Los cambios simplemente son continuos pero no progresivos, y producen ciclos recurrentes de enorme duración. Puede adelantarse que la uniformidad de estado va a ser la premisa de la tesis permanentista de Darwin, aunque a diferencia de Lyell, tanto él como Wallace van a sostener que en el mundo orgánico sí hay una progresión, respaldados por la evidencia empírica del registro fósil.

Una opinión validada dentro de la tradición mecanicista, compartida desde Newton hasta Lyell, fue que el investigar el origen mismo de las leyes inmanentes que operan en el mundo natural sobrepasaba la capacidad humana, por lo que intentarlo resultaba no sólo inmodesto, sino carente de sentido. El conocimiento científico quedó circunscrito a investigar cómo funcionaban las leyes naturales, no a cómo se originaban. De este modo, como señala Martínez (1997), “un defecto epistemológico de la concepción empirista se convirtió en un ideal metodológico”.

La resistencia de Lyell por abordar procesos históricos es entendible por su apego al modelo de explicación entonces aceptado. Este modelo mecanicista y determinista, que recurre a leyes naturales, había surgido en contraposición con el modelo aristotélico-escolástico, que apelaba a explicaciones por causas finales. En el modelo mecanicista se buscan leyes inmanentes, eternas, cuya vigencia trasciende las contingencias de los sucesos históricos. Lyell encuentra que la causa de los cambios en la distribución orgánica son los cambios que han ocurrido en la distribución relativa de tierras y mares, de los cuales hay clara evidencia empírica. Estos cambios en la fisonomía del paisaje terrestre han provocado a su vez cambios climáticos, los cuales se requiere entender para explicar la distribución actual de los seres organizados, ya que el clima es el vínculo que media entre los reinos orgánico e inorgánico.

Lyell no fue más allá de postular que la causa mecánica que ha provocado los cambios climáticos son los cambios en la distribución de tierras y mares. Estos cambios a su vez han producido un cambio en las *estaciones*, es decir, en las condiciones físicas inmediatas a las que se enfrentan las especies, y son las circunstancias particulares de las estaciones las que determinan el tipo de organismos que pueden medrar en ellas. El interés fundamental de Lyell fue buscar las leyes generales que gobernaban la adaptación, la extinción y la creación de especies (Hodge, 1990), semejantes a las leyes mecánicas responsables de los movimientos regulares de los astros (Guillaumin-Juárez, 1997). Queda fuera de su concepción de ciencia el investigar episodios particulares ocurridos en el pasado.

Sin embargo, la aparición de la teoría evolutiva iba a socavar el patrón de explicación mecanicista, pues aunque abordaba un ámbito velado a la filosofía natural al intentar explicar el origen de las especies, un proceso por sí mismo histórico, resultó altamente convincente. El mismo Lyell terminó por dimitir, muy a su pesar, del antiprogresionismo intransigente que implicaba su uniformidad de estado ante la contundente evidencia de los estratos fosilíferos, y admitir que, al menos en el mundo orgánico, había un cambio con direccionalidad (Gould, 1992). Es entonces a partir de que Darwin introduce explicaciones históricas en el mundo orgánico, que adquiere sentido el considerar episodios particulares de dispersión para dar cuenta de los patrones actuales de distribución orgánica.

Capítulo 3

La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace.¹²

Parte I. El viaje a los ríos amazónicos

Alfred Russel Wallace (n. 8 de enero de 1823; m. 7 noviembre de 1913) jugó un papel central en el desarrollo de las ideas biogeográficas de la segunda mitad del siglo XIX. Su trabajo clásico sobre la distribución geográfica de los animales (Wallace, 1876) se reconoce como la versión más pulida y refinada de la biogeografía darwinista, y se constituyó como el modelo dominante de explicación en la biogeografía histórica por aproximadamente un siglo. Habría que añadir además que, siendo la obra biogeográfica de Wallace la más relevante por su extensión y profundidad, resulta idónea para analizar el desarrollo del modelo dispersionista.

Se ha reconocido que el trabajo biogeográfico de Wallace fue el mejor apoyo empírico de la teoría de la evolución por selección natural (v. gr. Bowler, 1989). Sin embargo, el juzgar a toda su extensa obra biogeográfica tan sólo como un buen soporte de sus ideas transformistas simplifica en exceso la complejidad de sus concepciones acerca de la distribución orgánica. Del mismo modo, el concebir su investigación biogeográfica como el desarrollo gradual del modelo dispersionista conlleva un sesgo histórico que pasa por alto las importantes diferencias que sufrieron sus ideas sobre la distribución orgánica a lo largo de su obra. Hay que resaltar que Wallace transitó desde una postura extensionista (*sensu* Fichman, 1977) en sus primeros trabajos hasta terminar por convertirse en un celoso defensor del permanentismo, que era la posición sostenida por Darwin. El analizar precisamente

¹² Una versión sobre este capítulo fue publicada bajo el título "La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace. Parte I: Su viaje a la Amazonia y sus primeras ideas sobre distribución." (A. Bueno y J. Llorente). En *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, J. J. Morrone y J. Llorente eds. 2003: 29-38.

ese tránsito y cuáles fueron las causas de sus cambios de ideas es uno de los propósitos centrales de esta investigación.

Se pueden distinguir esquemáticamente tres estadios principales en la evolución del pensamiento biogeográfico de Alfred Russel Wallace. El primero comprende sus primeras ideas, expresadas en los trabajos que hizo durante su viaje de exploración a los ríos amazónicos. El carácter general de estos primeros trabajos es básicamente descriptivo, aunque incluye el trabajo teórico *On the Law which has Regulated the Introduction of New Species* (Wallace, 1854). Durante esta primera etapa, Wallace, quien es un joven naturalista prácticamente desconocido en los círculos académicos y que obtiene sus ingresos como recolector, no ha estructurado todavía un sistema general de explicación sobre la distribución geográfica de los seres vivos. Es en el segundo estadio, durante y después de su intensa experiencia en el Archipiélago Malayo, cuando construye ya un modelo de explicación general sobre la distribución orgánica desde una perspectiva extensionista. El tercer y último estadio está representado por su obra principal, *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876). Aquí ya ha virado a una posición claramente permanentista. En los trabajos biogeográficos posteriores a esta obra, Wallace se dedicó a pulir su sistema dispersionista, interesándose particularmente en dos aspectos: 1) la biogeografía insular y 2) la regionalización biótica de la superficie terrestre. Se comenzará por analizar las primeras concepciones biogeográficas de Wallace, expuestas en su libro *A Narrative of Travels on Amazon and Rio Negro* (Wallace, 1853) y los artículos que publicó entre 1850 y 1854 a partir de sus experiencias en la Amazonia.

La formación de Wallace

Se ha dicho que sin Wallace no habría Darwin (Myers, 1992), pues sin la famosa carta que le envió desde el Archipiélago Malayo, Darwin no se hubiera visto obligado a hacer públicas sus ideas transmutacionistas. Alfred Russel Wallace destacó como un hombre de acción y también como un hombre de ideas. Chesterton lo consideró

como uno de los dos candidatos al título del personaje más importante del siglo XIX (el otro era el poeta Walt Whitman), admirando en él una mezcla enigmática de materialismo y misticismo (Berry, 2000). Realizó dos grandes expediciones, una al Amazonas y otra al Archipiélago Malayo, en las que invirtió 12 años de su vida. Escribió 24 libros, 220 artículos, más de 140 reseñas y una serie de cartas en la revista británica *Nature* (Smith, 2000). En el campo intelectual, sus principales intereses fueron la evolución de las especies, la distribución geográfica de los seres vivos, el mejoramiento de las condiciones de vida de los pobres y el estudio del espiritismo.

Wallace nació en Usk, Monmouthshire, Gales, el 8 de enero de 1823. Creció entre la incertidumbre financiera y las mudanzas constantes. Fue el octavo de nueve hijos. A los 14 años tuvo que dejar la *Grammar School* en Hertford cuando se agotaron los fondos familiares. En 1837 lo mandaron a Londres con su hermano John, como aprendiz de carpintero. Allí tomó cursos en el *Working Men's Institute*, donde conoció tanto el socialismo utópico de Robert Owen como las ideas sociales de Malthus. Bajo la premisa de que los individuos eran producto de las circunstancias, Owen sostenía que las estructuras sociales podían ser transformadas para promover la libertad en vez de la esclavitud. Era una idea particularmente atractiva en un tiempo en que la revolución industrial había generado desempleo, explotación y pobreza en la Gran Bretaña. Según Owen, la educación y el conocimiento redimirían a la clase trabajadora y conducirían a una mejora progresiva física, moral e intelectual de la humanidad. El pensamiento de Owen tuvo sin duda una influencia indeleble en Wallace, manifestada en numerosos escritos sobre las mejoras que podían hacerse por la clase obrera. Ya con una gran reputación como naturalista, en la década de los setentas se involucró en el movimiento de nacionalización de la tierra, siendo nombrado el primer presidente de la *Land Nationalization Society*. En 1890 se manifestó abiertamente como partidario de las ideas socialistas. Fue también durante

la temprana época de su vida en Londres cuando adoptó su agnosticismo religioso y su rechazo por las explicaciones metafísicas de la naturaleza (McKinney, 1972).¹³

Posteriormente, Wallace se fue a vivir con otro de sus hermanos, William, quien era agrimensor. Con él aprendió a manejar instrumentos como el sextante, el compás y el teodolito. Fue durante el trabajo de campo que hizo en esta nueva ocupación cuando Wallace pudo conocer fósiles de primera mano y se despertó su interés por el estudio de la historia natural, que se convirtió desde entonces en su pasión. Aprendió botánica de forma autodidacta y a los 21 años consiguió empleo como profesor del *Collegiate School* en la ciudad de Leicester, donde enseñó inglés, aritmética, agrimensura y dibujo elemental. Su interés por las ciencias naturales lo llevó a leer ampliamente sobre el tema. Allí conoció a Henry Walter Bates (1825-1892), quien lo dejó impresionado con su colección de coleópteros. Comenzaron a frecuentarse. La relación fue sinérgica y el interés común por el estudio de la naturaleza les permitió realizar algunas colectas de campo juntos e intercambiar ideas sobre libros como los *Vestiges of the Natural History of Creation*, de autor anónimo¹⁴, el *Journal* del viaje de Darwin en el *Beagle*, los *Principles of Geology* de Lyell, el *Essay* de Malthus, el tratado sobre la geografía y clasificación de los animales de Swainson y los trabajos de Humboldt. Ávido lector, atrajeron su atención diversos géneros, incluidos los relatos de viajeros, las biografías, las novelas, los clásicos y los escritos sobre investigaciones psíquicas, frenología e hipnotismo. La muerte de su hermano William en 1845 lo obligó a volver durante un breve tiempo al

¹³ Esa imagen de Wallace como naturalista librepensador y agnóstico merece un comentario. Durante la segunda mitad del siglo XIX se desarrollaban simultáneamente dos corrientes en la Inglaterra Victoriana: (1) la secularización de las principales áreas del conocimiento y (2) el rompimiento con un núcleo intelectual común que unificaba conceptos religiosos, morales y científicos (Smith, 1972). A pesar de su temprano agnosticismo y su rechazo por el cristianismo ortodoxo, Wallace cambió su forma de pensar durante la década de los sesentas y terminó por oponerse a hacer una separación tajante entre conceptos científicos y éticos. Fue entonces cuando, tomando a muchos por sorpresa, incorporó abiertamente un elemento teleológico para explicar la evolución de las facultades mentales del hombre. Contra la noción común de que la teoría de la selección natural eliminó las causas finales de las explicaciones biológicas, al menos Wallace, uno de sus principales constructores, intentó reconciliar las tensiones entre las demandas éticas y científicas. Por su parte, Darwin se cuidó de aceptar intervenciones milagrosas en su modelo de evolución y lamentó el giro metafísico en el pensamiento evolutivo de Wallace (McKinney, 1972; Smith, 1972).

trabajo de agrimensor, aunque continuó leyendo y colectando, además de mantener correspondencia con Bates.

El viaje al Amazonas

Después de hallar un catálogo de orquídeas amazónicas que le impresionó vivamente, Wallace comenzó a planear el proyecto de viajar a Sudamérica. En su autobiografía (Wallace, 1905) señala que la lectura de la *Personal Narrative* de Humboldt y el *Journey of the Voyage of the Beagle* de Darwin le inspiraron el proyecto de realizar la expedición a Sudamérica.

Luego de leer *A Voyage up the River Amazon* se decidió a realizar por fin el viaje a Sudamérica. Su autor, W. H. Edwards, ponderaba las ventajas del buen clima y el fácil acceso de la región, pues los ríos servían como rutas idóneas para adentrarse a las ilimitadas extensiones de la selva virgen, además de que la vida era barata y la gente amigable. Wallace se decidió pronto y le propuso audazmente a Bates que realizaran una expedición conjunta al Amazonas, con el fin de explorar la historia natural de sus riberas, y para resolver el problema del origen de las especies (Bates, 1863), asunto sobre el que habían discutido frecuentemente.

Wallace se puso en contacto con Edward Doubleday, quien era el encargado de la colección de mariposas del Museo Británico. Éste le hizo saber que sería relativamente fácil recuperar los gastos del viaje con las colecciones que enviaran a Londres, pues había muchos aficionados dispuestos a pagar por los exóticos ejemplares provenientes de los trópicos del Nuevo Mundo. Naturalistas como Wallace, Bates o Spruce no tenían ningún patrocinio gubernamental, a diferencia de otros que viajaban recibiendo un sueldo del gobierno británico, como Darwin y Hooker. Dedicarse a coleccionar ejemplares tropicales no era por cierto una manera fácil de ganarse la vida.

¹⁴ Posteriormente se supo que el autor era el editor escocés Robert Chambers.

Descontando las incomodidades y riesgos de viaje, con cuatro peniques por espécimen menos el 20% de comisión y un cargo adicional de 5% por gastos de transportación y seguro, no quedaba tanto dinero como para vivir lo que se dice con holgura. La ganancia de Bates en un período de 20 meses fue de apenas 27 libras (Raby, 1996).

Finalmente, el 25 de abril de 1848 Wallace y Bates, que tenían 25 y 23 años respectivamente, partieron del puerto de Liverpool hacia Sudamérica. A fines de mayo llegaban a Pará (actualmente Belém), desde donde iniciaron la exploración de la cuenca amazónica. Su rutina consistía en levantarse al amanecer, observar y cazar aves durante dos horas, desayunar para ir después, de 10 a 14 ó 15 horas, a coleccionar insectos. Comían a las 4 p.m., tomaban el té a las 7 y en la noche se ocupaban de preparar ejemplares y tomar notas. Esta rutina se repitió mes tras mes, año tras año. Durante los dos primeros años concentraron su trabajo alrededor de Pará, el Río Tocantins y los bancos del propio Amazonas hasta Barra (actualmente Manaus), en donde convergen el Amazonas y el Río Negro. Allí decidieron separarse. Wallace se fue a explorar el Río Negro y el Uaupés mientras que Bates se dirigió hacia el alto Amazonas.

Dentro de la concepción fijista de las especies que mantenía Lyell en el tiempo en que publicaba por primera vez sus *Principles of Geology*, el estudio de la distribución espacial de los organismos era importante porque sólo mediante el conocimiento preciso de esta materia se podría esclarecer si las especies eran entidades permanentes a través de los tiempos o bien si terminaban por extinguirse para ser reemplazadas por otras de nueva creación. Ahora, ya bajo una perspectiva transformista, tanto Darwin como Wallace se percataron cada uno de manera independiente de que el conocimiento biogeográfico era crucial para sus hipótesis transformistas.

Wallace se había propuesto específicamente conocer la distribución completa de algún grupo, lo cual consideraba como condición indispensable para resolver el problema que venía atrayendo su atención, es decir, el origen de las especies. Existe

evidencia que desde 1845 Wallace ya se interesaba por ese asunto. En una carta que le envió a Bates le dice que los *Vestiges*, más allá de sus desmesuras, podían tomarse como inspiración para una investigación más profunda, ya que respecto a la hipótesis de la transmutación, “todo hecho observado debe ir en su contra o a su favor” (McKinney, 1969). En otra de las cartas dirigidas también a Bates, en la que hacía notar las limitaciones de las colecciones locales, Wallace expresaba: “Me gustaría tomar una familia para estudiarla completamente, principalmente con una visión hacia la teoría del origen de las especies. Así podría llegar a unas conclusiones definitivas.” (Myers, 1992). La obtención de los datos sobre variación geográfica era esencial para probar su idea, nacida desde la lectura de Chambers, de que las especies surgían por leyes naturales y no por actos individuales de creación.

El 6 de agosto de 1852, el *Helen*, el barco en que regresaba Wallace a Inglaterra, estalló en medio del Atlántico después de un incendio incontrolado en la bodega. Se perdía su importante y valiosa colección, producto de cuatro años de trabajo, que incluía diversos grupos, entre ellos, más de 8,000 especies nuevas de insectos. En un período de tan sólo dos meses, había llegado a coleccionar 1,300 especies distintas de insectos. La tripulación permaneció diez días en altamar sobre los botes de salvamento, y cuando las provisiones de alimento y agua casi se habían agotado, fueron rescatados providencialmente por el viejo y podrido *Jordeson*, que los llevó de vuelta a Inglaterra. La pérdida fue irreparable. Wallace no pudo determinar muchos de los ejemplares que mencionó en su narración del viaje al Amazonas. Ello le valió la injusta opinión de Darwin de que *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro* era una obra en la que apenas se aportaba algunos datos, a pesar de que sabía bien que las colecciones se habían perdido en el incendio.

A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro

El libro de Wallace sobre su viaje a la Amazonia se ubica dentro de la tradición de los naturalistas viajeros, como Humboldt y Darwin. Sigue el formato de una narración de las vicisitudes del viaje y las impresiones personales entremezcladas con

descripciones de organismos y algunas observaciones científicas. Existen dos ediciones de *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro*, la primera en 1853 de Reeve and Co., Londres, y posteriormente otra que apareció en 1889 de Ward, Lock and Co., Londres, en la que añade Wallace algunas ideas evolucionistas que no aparecen en la primera edición. En este trabajo se ha tomado como referencia la versión en español, *Una Narración de Viajes por el Amazonas y el Río Negro* (Wallace, 1992), editada por el Instituto de Investigación de la Amazonía Peruana (IIAP) y el Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía, que se basa a su vez en la edición de Dover de 1972, la cual es a su vez una reimpresión de la segunda edición de Ward, Lock, and Co.

Se ha considerado el viaje de Wallace a la Amazonia como una especie de curso no formal intensivo que le sirvió de preparación para el viaje que realizaría posteriormente a Malasia (Myers, 1992; Knapp, 1999). Quizá a partir de sus observaciones de que los grandes ríos amazónicos servían como barreras infranqueables para diversos tipos de organismos derivaron las ideas que lo llevarían al descubrimiento de la afamada línea de Wallace en el Archipiélago Malayo (Prance, 1999). Ciertamente los cuatro años que pasó en la Amazonia le sirvieron para adquirir experiencia como colector, aunque principalmente le sirvieron para templar su espíritu, sobre todo después de la desastrosa pérdida de sus especímenes y de la mayoría de sus notas (Knapp, 1999). Se ha dicho también que *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro* (Wallace, 1853) sea quizá el menos importante de los trabajos dentro de la obra científica de Wallace (McKinney, 1992). El joven aprendiz de naturalista se plantea apenas las ideas que madurará en el sureste asiático. En su narrativa del Amazonas todavía se puede apreciar “la fascinación infantil de Wallace por la variedad y la belleza de las mariposas y aves” (McKinney, 1992: 30) y la emoción que le produjo llegar hasta San Carlos, el pueblo venezolano que había visitado 50 años antes el ilustre barón de Humboldt.

Pero las pretensiones de Wallace iban más allá de las de un simple recolector. Raby (1996) ha hecho notar que desde el mismo subtítulo de su libro se revela la

amplitud de sus intereses intelectuales: *'With An Account of the Native Tribes and Observations of the Climate, Geology, and Natural History of the Amazon Valley'*. Así, el Wallace del Amazonas es el naturalista interesado por variadas materias que quiere divulgar las maravillas de los trópicos, el que elabora una guía de campo de las palmas del Amazonas, el que describe para un amplio público de no expertos los sorprendentes y variados colores de los ríos. Lejos está todavía del Wallace teórico que aparecerá en *The Geographical Distributions of Animals* (Wallace, 1876). Sus actividades e intereses son heterogéneos. Lo mismo dibuja palmas que peces, paisajes de poblados ribereños que utensilios indígenas de pesca; le llama la atención tanto la marcada dieta piscívora de los indígenas como la forma en que obtienen y utilizan venenos vegetales para pescar. Es el Wallace que lo mismo se asombra con la enorme variedad de peces de los cauces amazónicos que con el *timbó*, el veneno vegetal extraídos de la raíces de ciertas plantas, mortal para los peces aunque completamente inocuo para los humanos, el que inquiere sobre los variados usos dados por los indígenas a diversas especies vegetales y animales en sus mitos; el que recopila un glosario de términos en diferentes lenguas indígenas y el que dibuja los petroglifos de los pobladores antiguos de las cuencas amazónicas.

Pero dentro de esos múltiples intereses, destaca como una constante su preocupación por los aspectos de la distribución orgánica. Siempre que puede, registra escrupulosamente los sitios en que habitan las especies. Esta preeminencia que otorga Wallace a los datos de distribución provenía de la lectura de dos obras que tuvieron gran influencia sobre él: los *Principles* de Lyell y los *Vestiges* de Chambers (McKinney, 1972). De sus observaciones en la Amazonía, publicó el mismo año que su *Narración*, un pequeño libro, *Palm Trees of the Amazon and their Uses* (Wallace, 1853b). Llama la atención el detalle con que describe las localidades, los límites de distribución y las condiciones bajo las que crece una especie de palma, la *piassaba*:

The distribution of this tree is very peculiar. It grows on swampy or partially flooded lands and the banks of the black-water rivers. It is first found on the river Padauri, a tributary of the Rio Negro on its northern

side, about 400 miles above Barra, but whose waters are not so black as the Rio Negro. The Piassaba is found from near the mouth to more than a hundred miles up, where it ceases. On the banks of the Rio Negro itself not a tree is to be seen. The next river, the Darahá, also contains some. The next two, the Marvihá and the Cababuris, are white-water rivers and have no Piassaba. On the S. bank, though all the rivers are black water, there is no Piassaba till we reach the Marié, not far below St. Gabriel. Here it is extensively cut for about a hundred miles up, but there is still none immediately at the mouth or on the banks of the Rio Negro. The next rivers, the Curicuriarí, the great river Uaupés, and the Isánna, though all black-water have none; while further on in the Xié, it again appears. On entering Venezuela it is found near the banks of the Rio Negro, and is abundant all up to its sources, and again the Temí and Atabapó, black-waters tributaries of the Orinoco. This seems to be its northern limit, and I cannot hear of its again appearing in any part of the Amazon of Orinoco or their tributaries. It is thus entirely restricted to a district about 300 miles from N. to S. and an equal distance from E. to W. I am enabled to so exactly mark out its range, from having resided more than two years in various parts of the Rio Negro, among people whose principal occupation consisted in obtaining the fibrous covering of this tree, and from whom no locality for it can have remained undiscovered, assisted as they are by the Indians, whose home is the forest, and who are almost as well acquainted with its trackless depths as we are with the well-beaten roads of our own island (en Knapp, 1999: 25-26).

Respecto a la distribución de los peces, destaca Wallace el hecho de que en cada pequeño afluente existen formas únicas y particulares. La mayor parte de las especies que encuentra en la región alta del Río Negro, ya no aparecen cerca de su desembocadura:

Sólo en el Río Negro encontré doscientas cinco especies, y estoy convencido de que son apenas una pequeña proporción de las que allí existen. Por ser un río de aguas negras, la mayor parte de sus peces son

distintos de los que se encuentran en el Amazonas. En realidad en todo río pequeño y en diferentes partes del mismo río se encuentran peces distintos. La mayor parte de los que habitan el alto Río Negro no se hallan cerca de su desembocadura, donde hay otros muchos igualmente desconocidos en las aguas más limpias, más oscuras, y probablemente más frías, de sus ramales más altos. Por el número de nuevos peces que encontraba constantemente en cada nuevo lugar y en cada cesta de pescador, podemos calcular que existen por lo menos quinientas especies en el Río Negro y en sus corrientes tributarias. El número de especies de todo el valle del Amazonas es imposible de calcular con alguna precisión (Wallace, 1992: 362-363).

Cuando narra su fallido intento por cazar guacamayos azules en el río Tocantins, destaca los límites tan marcados de su distribución, y conjetura que quizá esta estricta delimitación se debe a los cambios en las especies de frutos de los que se alimentan estas aves a lo largo del río:

En casi todas las casas había plumas por el suelo (de guacamayos azules), lo que demostraba que esta espléndida ave era cazada a menudo como alimento. Alexander los tuvo una vez a tiro, pero su escopeta falló e inmediatamente echaron a volar. Algo más abajo del río rara vez se ven, y nunca más abajo de Bailão, mientras que desde este lugar hacia arriba son muy abundantes. ¿Cuáles pueden ser las causas que limitan tan exactamente el alcance de un ave de vuelo tan potente? Parecen estar relacionadas con las rocas, y con el indudable cambio correspondiente en los frutos de los que estas aves se alimentan (Wallace, 1992: 98-99).

En medio de un pasaje en donde narra sus afanes para conseguir indios portadores y el tipo de comida que habían encontrado, aparece en la prosa de Wallace un caso peculiar de distribución:

“El capitán Hislop me acompañó a ver al *Commandante*, quien prometió cedermé a tres indios, pero tras toda una semana de espera sólo obtuvimos dos; sin embargo, el *Juiz* me prestó uno con la canoa, y con esa tripulación partimos. La primera noche la pasamos en una plantación de cacao, donde obtuvimos un pescado fresco excelente. Por la mañana dimos un paseo entre los árboles de cacao y capturamos muchos ejemplares de una mariposa (*Didonis biblis*), la cual, aunque es una especie común en Sudamérica, nunca la habíamos encontrado ni en Santarem ni en Pará, ni la volvimos a ver hasta llegar a Javita, cerca de las fuentes del Río Negro. Como nuevo ejemplo de la peculiar distribución de estos insectos, debo mencionar que durante los cuatro años dedicados a la colección sólo en dos ocasiones vi la hermosa *Epicalia numilius*, una vez en Pará y la otra en Javita, a dos mil millas de distancia.” (Wallace, 1992: 139).

Incluso en un breve artículo que envió a la *Entomological Society of London* (Wallace, 1854) sobre los insectos que usaban los indios del Amazonas como alimento, se disculpa por la poca información que logró recabar sobre la distribución tanto geográfica como ecológica de una especie de hormiga roja, en donde incluía información sobre las costumbres de este insecto y sobre los indios que las comían:

The fist is a great-headed red ant, the *Ecodoma cephalotes* of Latreille. This insect inhabits the whole Amazon district, and, I believe, a great part of Brazil and Guiana, and is one of the most destructive of the whole family. It frequents sandy districts and places where “red earth” is found, but is absent from the “black earth” or the rich alluvial soil of the Amazon. It forms its nests in the woods and in gardens, turning up the soil in such large heaps as to make one doubt whether so small an insect could have been the workman. I have seen elevations of this kind twenty feet square and yard high, containing many tons of earth. These hillocks are riddled with holes in every direction, and into them the ants may be seen dragging little circular pieces of leaf, which they cut off from particular trees which they prefer, orange trees and leguminous shrubs

suffer most from their ravages, and these they will sometimes entirely strip of their leaves in a night of two...It is the female of this destructive creature that furnishes the Indian with a luxurious repast. At certain season the insects come out of their holes in such numbers, the they are caught by basketfull ...the young men, women and children go out to catch *saúbas* with baskets and calabashes, which they soon fill...The part eaten is the abdomen, which is very rich and fatty from the mass of undeveloped eggs. They are eaten alive; the insect being held by the head as we hold a strawberry by its stalk, and the abdomen being bitten off, the body, wings and legs are thrown down on the floor, where they continue to crawl along apparently unaware of the loss of their posterior extremities (Wallace, 1854: 242-243)

Sin embargo, a pesar del manifiesto interés de Wallace por los aspectos de distribución y los recurrentes comentarios que hace al respecto, la información biogeográfica está dispersa a lo largo de la obra. No hay un sistema que le dé coherencia. El carácter de este primer libro es eminentemente descriptivo y sólo aparecen esbozos de explicaciones o conceptos sobre distribución orgánica. Si bien en la primera mitad del siglo XIX se habían obtenido gran cantidad de datos biogeográficos, los naturalistas ingleses prácticamente no habían hecho trabajo teórico (Kinch, 1980).

Wallace conocía bien el principio de distribución que había puesto en claro Buffon desde el siglo XVIII a través de Lyell. Sabía que en áreas diferentes habitaban especies diferentes. Regiones con clima y suelo similares albergaban floras y faunas distintas. Lyell había expuesto con gran claridad este hecho empírico en sus *Principles of Geology*:

Circumstances, therefore, different from those which now determine the *stations*, have had an influence on the *habitations* of plants... stations indicates the peculiar nature of the locality where each species is accustomed to grow, and has reference to climate, soil, humidity, light, elevation above the sea, and other analogous circumstances;

whereas by habitation is meant a general indication of the country where a plant grows wild. Thus the station of a plant may be a salt-marsh, in a temperate climate, a hill-side, the bed of the sea or a stagnant pool. Its habitation may be Europe, North America, or New Holland between the tropics... the terms thus defined, express each a distinct class of ideas, which have been often confounded together, and which are equally applicable in zoology (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 68-69).

Los *Principles* era por cierto uno de los libros que había leído Wallace en la biblioteca de Leicester. En la Amazonía a Wallace le llamó la atención el encontrar especies de mariposas totalmente distintas en áreas cercanas, incluso adyacentes, que compartían condiciones de topografía, clima y suelo similares. Estos aspectos sólo son señalados en su *A Narrative* ...como interrogantes que no tienen una respuesta clara. Habría que esperarla hasta que Wallace desarrollara su teoría evolutiva.

Wallace concentra sus observaciones sobre historia natural en los últimos cuatro capítulos. El capítulo XIV trata sobre la geografía física y la geología del valle del Amazonas. Con la experiencia que había adquirido en su adolescencia como agrimensor, hace diversas estimaciones sobre la longitud de los ríos, la extensión de la cuenca, la altitud de varias localidades y da también algunos datos sobre el clima. En el capítulo XV que trata sobre la vegetación, afirma que no hay ninguna otra parte del mundo con tal extensión arbolada como la Amazonia. Destaca la diversidad de especies de árboles y resalta como caso sorprendente el de la castaña de Brasil, cuyos frutos, tan pesados como balas de cañón, al caer quiebran ramas y han matado a alguno que otro desafortunado. En este capítulo hace también una relación de sustancias útiles obtenidas de los árboles. El capítulo XVI lo dedica a la zoología de la región amazónica. En él, luego de enumerar diversas especies de mamíferos, aves, reptiles, peces e insectos, incluye un breve apartado con el subtítulo de *Distribución geográfica de los animales*.

La importancia que le da a esta materia queda de manifiesto desde el primer párrafo del capítulo:

“No hay ninguna parte de la Historia Natural que resulte más interesante o instructiva que el estudio de la distribución geográfica de los animales.”
(Wallace, 1992: 364)

Sin embargo, no aporta Wallace nada que no conocieran ya otros naturalistas estudiosos de la distribución orgánica. Desde la primera mitad del siglo XIX, la investigación biogeográfica había llegado a la conclusión de que la distribución de los seres organizados no mostraba ninguna relación simple y directa con las condiciones físicas (Richardson, 1981). Así, a Wallace le resultaba claro que no bastaban las circunstancias, es decir, las condiciones físicas del entorno, para explicar la distribución espacial de los seres organizados. Ya antes Lyell había reconocido la marcada regionalización biótica que presentaba la superficie terrestre y calificaba a este hallazgo como el descubrimiento empírico más importante que había hecho la biogeografía gracias al trabajo de Agustín De Candolle (1820). Luego de hacer un prolijo recuento de los medios de difusión de los organismos, Lyell llegaba a la conclusión que lo sorprendente no era su extraordinaria capacidad de dispersión, sino el que a pesar de ello permaneciera, como hecho destacable, una marcada regionalización de la superficie terrestre:

The machinery before adverted to is so capable of disseminating seeds over almost unbounded spaces, that were intimately acquainted with the economy of nature, we might probably explain all the instances which occur of the aberration of plants to great distances from their native countries. The real difficulty which must present itself to every one who contemplates the present geographical distribution of species, is the small number of exceptions to the rule of the non-intermixture of different groups of plants. Why have not, supposing them to have been ever so distinct originally, become more blended

and confounded together in the lapse of ages? (Lyell, 1830.1833, Vol.

II: 81)

Del mismo modo, Wallace establece al final de su sección sobre distribución geográfica los siguientes principios:

1. No son las condiciones del entorno las que determinan la distribución de los animales, pues países con clima y suelo muy similares pueden diferir totalmente en sus productos biológicos
2. Es un hecho que casi cada región tiene animales peculiares
3. Hay barreras naturales que evidentemente limitan la distribución de especies, como cordilleras o mares; hay otras que parecerían más fáciles de cruzar, por ejemplo, en cada margen de un río grande y ancho hay especies distintas, como ocurre en el caso de diversas especies de monos específicamente diferentes a ambos márgenes de los ríos grandes de la cuenca amazónica, pero hay además otras causas que deben ser mucho más sutiles, las cuales delimitan la distribución de las especies, pues hay áreas muy cercanas entre sí que contienen cada una sus propios animales peculiares, sin que haya barrera alguna de por medio.

A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro se concibió como un libro que iba dirigido hacia un amplio público, no hacia los especialistas, pero en un artículo sobre los monos amazónicos que envió a la *Zoological Society of London* (Wallace, 1852) amplió algo más el tercer principio, con sus observaciones acerca del papel que jugaban los ríos como barreras. Son dos las ideas centrales que trata en ese breve escrito. Plantea primero la hipótesis de que los ríos grandes actúan como barreras en la distribución de las especies amazónicas y señala además la importancia que tiene el registrar la localidad exacta de cada ejemplar colectado. De la determinación precisa del área de distribución de los animales depende resolver una serie de interrogantes de interés:

Are very closely allied species ever separated by a wide interval of country? What physical features determine the boundaries of species and of genera? Do the isothermal lines ever accurately bound the range of species, or are they altogether independent of them? What are the circumstances which render certain rivers and certain mountain ranges the limits of numerous species, while others are not? None of these questions can be satisfactory answered till we have the range of numerous species accurately determined (Wallace, 1852: 110).

Wallace tuvo cuidado de determinar escrupulosamente la localidad en que se encontraban las diferentes especies, pues pronto se dio cuenta de que el Amazonas, el Río Negro y el Madeira eran barreras infranqueables para ciertos organismos. Los cazadores nativos reconocían claramente este hecho. Sabían de qué lado podían encontrar cada tipo de animal, y sabían también que nunca, ni por casualidad, lo podían encontrar en el lado opuesto. Wallace se percató de que este fenómeno no sólo se presentaba en los monos, sino también en las aves y en los insectos, lo cual era sorprendente si se consideraba la capacidad de vuelo de estos organismos. Se dio cuenta además de que cuando estos grandes ríos se aproximaban a sus fuentes estrechando su cauce, dejaban de actuar como barreras, de modo que la mayoría de las especies podían hallarse a ambos lados. Una década después, Bates también hacía notar el hecho sorprendente de que las especies de insectos eran diferentes a cada lado del Río Solimões (Bates, 1863). Aunque parecidas, eran ‘formas representativas’, es decir, las especies o razas de uno de los márgenes tomaban el lugar de la otra especie o raza relacionada que habitaba el margen opuesto. Bates concluyó que no había habido ninguna conexión terrestre entre las dos riberas al menos durante el período geológico reciente.

Las conclusiones biogeográficas a las que llegó Wallace al finalizar su viaje al Amazonas pueden sintetizarse en dos ideas centrales:

1. La distribución orgánica no obedece a determinantes climáticas, no al menos de manera simple y directa

2. La regla general es que las especies se circunscriben a un área particular. Ello tiene la importante implicación de que la delimitación de las áreas de distribución es independiente de las capacidades de dispersión de las especies.

Sin embargo, la pregunta del por qué de estos hechos, no tenía aún respuesta para Wallace. Aunque desde el viaje a Sudamérica ya manifiesta su posición transmutacionista, no ha desentrañado aún la causa eficiente de la evolución. Cuando critica la idea de que existe un tipo particular de fruto para cada especie particular de ave, está manifestando su rechazo al concepto ortodoxo de la adaptación perfecta, ligada estrechamente al concepto fijista de las especies. Su interés es encontrar una nueva explicación al fenómeno de la variación espacial de las especies. Pone como contraejemplo lo común que resulta ver aves con las más variadas estructuras alimentándose comunitariamente en un árbol del mismo fruto. En su viaje al Amazonas, Wallace no pudo dar todavía una respuesta al problema del origen de las especies. En su trabajo sobre el pájaro *Cephalopterus ornatus* (Wallace, 1850) describe los caracteres morfológicos externos y los hábitos de esta especie:

The Umbrella Bird is about the size of a crow, avering about 18 inches in length. Its colour is entirely black, but varied with metallic blue tints on the outer margin of the feathers. The colour of the iris is grayish white. It is a powerful bird, the bill being very large and strong, the feet short, and the claws acute. Were it not for its crest and neck plume, it would appear to an ordinary observer nothing more than a short-legged crow (Wallace, 1850: 206)

En realidad, no aporta aquí Wallace ningún concepto sobre biogeografía. Solamente señala el hecho notorio de que la distribución del *Cephalopterus ornatus* se restringe exclusivamente a los islotes del Río Negro y de la desembocadura del Madeira, pues nunca se le ha visto tierra adentro. Estima que su área de distribución se extiende unas 400 millas desde la desembocadura del Río Negro corriente arriba.

Sin embargo, Wallace no pudo verificar la historia de los lugareños de que existía otra especie de pájaro sombrilla de color blanco aguas arriba (en Papavero *et al.*, 1994) y se vio frustrado al tratar de confirmar que las formas que habitaban las partes bajas de los ríos habían derivado de formas de las partes altas. Fracaso en su intento por establecer la correspondencia entre la afinidad natural de las especies y su distribución espacial, que era uno de sus propósitos principales, según se desprende de una carta dirigida a Bates: “The connection between the succession of affinities and the geographical distribution of a group, worked out species by species, has never yet been shown as we shall be able to show it” (en Bedall, 1988b). El problema que se ha planteado Wallace y que aún no logra resolver es el de encontrar la causa de la correlación entre progresión morfológica y progresión geográfica. Papavero *et al.* (1994) han hecho notar que en la Amazonia, Wallace llegó a entender los ríos como barreras insuperables, mas no llegó todavía a considerarlos como barreras que hubieran dividido una población ancestral que con el tiempo se hubieran convertido en dos especies diferentes. El intento que hizo por confirmar su hipótesis de que la secuencia natural también es geográfica resultó hasta entonces fallido. Sería hasta 1855 cuando Wallace logró explicar casos como el de los grandes ríos amazónicos, en los que ocurrían especies estrechamente relacionadas aunque no idénticas, en las márgenes opuestas (Wallace, 1855). La explicación era que después de que surgían las barreras, la evolución conducía a la formación de nuevas especies a partir de la especie original que había quedado dividida (McKinney, 1972).

Del infortunado episodio del incendio del barco, al menos pudo Wallace recuperar £200 cuando regresó a Londres por medio del seguro que había contratado su previsor agente Stevens. Desde su arribo, en octubre de 1852, Wallace fue acreditándose en los círculos ilustrados. Envío trabajos a la *Entomological Society* y a la *Royal Geographical Society*. Fue a esta última a donde envió una solicitud de apoyo, con el objetivo de estudiar la historia natural del Archipiélago Oriental de una manera más completa. Roderick Murchinson, quien era el presidente, quedó gratamente impresionado por el mapeo que había hecho Wallace del Río Negro y el Uaupés a pesar de sus carencias instrumentales:

The map which I have constructed of the Rio Negro and Uaupés is from observations made during two ascents and descents of those rivers in the years 1850, 1851, and 1852. The only instruments I possessed were a prismatic compass, a pocket sextant, and a watch. With the former I took bearings of every point and island visible on my voyage, with sketches, embodying all the information I could obtain from the persons, well acquainted with the river, who accompanied me; and I constantly determined the variation of the needle, which was from $4\frac{3}{4}^{\circ}$ to 5° E. With the sextant I was enabled to obtain a few latitudes with tolerable accuracy. The position of Barra on the Rio Negro I have taken from Lieut. Smith, who determined it on his descent of the Amazon in the year 1835. The other extreme point, S. Carlos and the mouth of the Cassiquiare, I have taken from Humboldt and Schomburgk. For my positions between these points I have had to trust to the time occupied in the passage to the various stations, which I always accurately noted both in my ascents and descents, and thus obtained a mean which I think will not very far from the truth. I also thus gained experience as to the rate of traveling in canoes under different circumstances, which I have had to depend upon in determining my distances on the Uaupés, where I had no other method of ascertaining the longitude of the extreme point reached.

The map, therefore, does not pretend to any minute accuracy in general positions, but only to give an idea of the physical features of a river still very imperfectly known (Wallace, 1853c: 217).

Cuando su proyecto fue aceptado por la *Geographical Society* llevaba, además de sus propósitos como naturalista, el encargo de poner especial atención en la geografía del Archipiélago Malayo. Dos años después de llegar del Amazonas, en 1854, Wallace partía hacia el suroeste asiático junto con su ayudante Charles Allen. En ese viaje, que duró ocho años, Wallace recorrió alrededor de 23 mil kilómetros.

recolectó alrededor de 127,000 especímenes y compuso su clásico libro de viajes *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869).

Hasta su regreso de la Amazonia, Wallace se había limitado a describir hechos de distribución orgánica más que a teorizar sobre ellos. Fue durante su viaje al Archipiélago Malayo cuando afinó sus ideas biogeográficas, apoyado ahora en un modelo explicativo sobre el cambio orgánico. Al regresar de este viaje, primero dedicó prácticamente todo su tiempo a ordenar las valiosas colecciones que había traído consigo, ocupado en resolver aspectos de clasificación y nomenclatura. Sólo después de siete años apareció su libro, *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869). Sin embargo, en el ínterin escribió varios artículos y presentó una serie de ponencias en diferentes sociedades científicas, acreditándose como naturalista ante los exclusivos círculos científicos del Londres victoriano. Los temas que trató en estos trabajos fueron la geografía física, la distribución de las razas humanas y variados aspectos de la avifauna y entomofauna de la región malaya. Todo ello fue la base sobre la que elaboraría el boceto de la Historia Natural de estas islas, materializado en su *The Malay Archipelago*, que fue el más popular de sus libros y se convirtió en un clásico dentro de la literatura de narraciones de viajes (Marchant, 1916).

Se ha concebido la obra biogeográfica de Wallace como la elaboración de un gran proyecto continuo y unitario que se inicia desde su *Travels on the Amazon and Rio Negro* (Wallace, 1853), continúa con *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), alcanza su pleno desarrollo con *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876), y culmina finalmente con su *Island Life* (Wallace, 1880). Sin embargo, nuestro propósito es mostrar cómo la evolución del pensamiento biogeográfico de Wallace, más que seguir un desarrollo lineal, fue un proceso complejo que sufrió giros importantes, influido no sólo por la evidencia empírica, sino también por los supuestos ontológicos y epistemológicos a los que se suscribió.

Capítulo 4

La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace.

Parte II. El Modelo Extensionista

Cuando tenía 31 años, Wallace partió hacia el sudeste asiático, quizá la región más lejana y menos explorada por los naturalistas europeos. Desde 1776 no lo había visitado naturalista europeo alguno (Van Oosterzee, 1997). Wallace estuvo en esta región durante ocho años, del 20 de abril de 1854 al 1 de abril de 1862. El archipiélago tiene aproximadamente unas 13,000 islas, lo que da cuenta de su complejidad geográfica. Esta experiencia fue crucial para el desarrollo de sus ideas biogeográficas. Durante los ocho años que estuvo en el archipiélago más otros dos posteriores a su regreso, escribió una serie de artículos que fueron la base para su libro *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), publicado por primera vez casi ocho años después del prolongado viaje. La décima edición apareció en 1890. En particular son interesantes las notas al pie de página de esta última edición (Wallace, 1890), ya que revelan giros importantes en sus ideas biogeográficas.

Los ocho años que duró su viaje fueron de intensa actividad, no sólo de trabajo de campo sino también intelectual. Escribió alrededor de 38 artículos y cartas en diversas revistas de historia natural, entre ellos su célebre boceto sobre la teoría de evolución por selección natural, mismo que obligó a Darwin a apresurarse para publicar su teoría transmutacionista (Camerini, 1993). Los temas que abordó fueron variados, debido en parte a su necesidad de encontrar empleo y en parte a su interés permanente por los problemas sociales (George, 1964). Sin embargo, la distribución geográfica de los animales siguió ocupando un lugar preeminente dentro de sus intereses como naturalista. En este capítulo se analizarán en particular cinco trabajos nodales que hizo durante esta etapa. En ellos se encuentran las ideas centrales de su

modelo. Los primeros cuatro artículos exponen un primer modelo extensionista; el último marca el cambio radical hacia su modelo permanentista:

- 1) *On the law which has regulated the introduction of new species* (Wallace, 1855)
- 2) *On the natural history of the Aru islands* (Wallace, 1857)
- 3) *On the zoology of the Malay Archipelago* (Wallace, 1860)
- 4) *On the physical geography of the Malay Archipelago* (Wallace, 1863)
- 5) *On some anomalies in zoological and botanical geography* (Wallace, 1864).

Vale aclarar que los pasajes textuales que se citan provienen de: (1) de los trabajos originales, (2) de transcripciones textuales que aparecen en la página *web* de Charles Smith (2002); en este caso, la paginación de las citas corresponde a la de la transcripción en vez de a la original, y (3) ocasionalmente se citan además pasajes de trabajos de Wallace que existen publicados y traducidos al español.

La ley de Wallace

El primer trabajo teórico importante que produjo Wallace en el Archipiélago Malayo fue el célebre *On the law which has regulated the introduction of new species* (Wallace, 1855). En él partió de la misma premisa que ya había expuesto casi tres décadas atrás Lyell:

... la actual distribución geográfica de la vida sobre la Tierra debe ser resultado de todos los cambios previos, tanto de la superficie de la Tierra misma como de sus habitantes (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente, 1994: 25).

También denota su adhesión a la tradición de naturalistas ingleses que, como Lyell y Darwin, propugnaban explicar los fenómenos del mundo mediante leyes¹⁵. De la misma manera en que las leyes newtonianas permiten predecir con precisión el estado futuro de un sistema, siempre y cuando se conozca su estado inicial, Wallace explicó la forma y la distribución geográfica de las especies actuales a partir de la forma y distribución de las especies precedentes. Enunció así su ley:

Cada especie ha llegado a existir coincidiendo tanto en espacio como en tiempo con una especie preexistente estrechamente relacionada (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente, 1994: 32).

Afirmó que esta ley concuerda, explica e ilustra todos los hechos relacionados con: (1) las afinidades naturales (taxonómicas), (2) la distribución de los seres orgánicos en el espacio y en el tiempo (biogeográficos y paleontológicos), y (3) los órganos rudimentarios. Concluyó su ensayo con el siguiente párrafo:

¹⁵ Wallace siempre intentó buscar leyes naturales para explicar los fenómenos del mundo biológico. En una reseña que hizo sobre un artículo del Duque de Argyll, *The Reign of Law* (Wallace, 1867), defendió brillantemente su idea de un mundo regido por leyes naturales. La tesis central del Duque de Argyll era que en cualquier parte de la naturaleza se encuentran pruebas de una inteligencia divina, lo cual, de acuerdo con su interpretación, implicaba que había una supervisión y una interferencia directa del Creador sobre su obra. Frente a esta tesis, Wallace adoptó la postura darwinista y afirmó que los atributos del mundo orgánico, como son su gran variedad y su compleja estructura, eran explicables por la acción de unas pocas y simples leyes generales. Según Wallace, el universo está constituido de tal forma que se autorregula y las formas vivas tienen un poder inherente de autorreajuste entre sí y con la naturaleza circundante. Precisamente es por esa capacidad de reajuste que se produce de modo necesario la variedad y belleza del mundo natural, no por una supervisión continua del Creador. Sin embargo, es sabido que cuando abordó el origen de las facultades mentales en la especie humana abandonó inesperadamente esta postura. En su obra *Contributions to the Theory of Natural Selection* (Wallace, 1870), dedicó el último capítulo a la evolución del hombre. Si bien el libro fue considerado excelente en términos generales, Wallace fue duramente criticado por ese capítulo. Se dijo que estropeaba la hechura de toda la obra, pues introducía a la metafísica y a los espíritus dentro de la evolución: "The inference I would draw for this class of phenomena is, that a superior intelligence has guided the development of man in a definite direction, and for a special purpose, just as man guides the development of many animal and vegetable forms." (Wallace, en George, 1964, Part III: 7). El hombre resultaba ser la mascota de Dios, con pulmones moldeados por la selección natural aunque con un cerebro hecho por Dios (George, 1964).

De aceptarse la ley, muchos de los hechos más importantes de la naturaleza, no sólo no podrían ocurrir de otro modo, sino que se volverían deducciones casi necesarias de ella, como lo son las órbitas elípticas de los planetas de la ley de la gravitación (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente 1994: 32).

On the law... surgió como una reacción en contra de las ideas metafísicas de Edward Forbes (1846). La propuesta de Forbes era que la salud de la Tierra oscilaba, por ninguna razón en particular, de la riqueza a la pobreza faunística a lo largo de las eras geológicas. Esta idea, más su tesis de que la semejanza entre los grupos de diferentes eras geológicas se debía a la propensión que tenía Dios por un diseño en particular y no por otro, fue para Wallace como el “capote para un toro” (Van Oosterzee, 1997). Cuando Wallace leyó el trabajo de Forbes, quedó impactado por lo absurdo y arbitrario que le parecieron estas ideas, sobre todo cuando podía haber una explicación mucho más sencilla. Ni siquiera Cuvier recurría a esta hipótesis catastrofista, pues en su versión la dispersión continental explicaba el repoblamiento (Papavero *et al.*, 1977), lo cual tenía diferentes implicaciones biogeográficas.

La ‘ley’ de Wallace simplemente afirmaba que cada especie nueva surgía en el mismo lugar y con forma muy parecida a su predecesora. Su amigo Bates hizo el elogio de su simplicidad: “The idea is like truth itself, so simple and obvious that those who read and understand it will be struck by its simplicity, yet it is perfectly original” (en Brackman, 1980). Era una explicación completamente diferente de la de Forbes, quien suponía una Tierra repoblada sucesivamente cada era geológica por intervención divina directa, con conjuntos de plantas y animales propios e independientes en cada creación.

On the law... despertó la atención de los entendidos en el tema. Lyell le recomendó expresamente este trabajo a Darwin, advirtiéndole que trataba los mismos

puntos de interés sobre los que éste venía trabajando desde hacía ya varios años¹⁶; otro naturalista que residía en Calcuta, Edward Blyth, con el cual Darwin mantenía una intensa correspondencia, le comentó en una carta acerca del artículo de Wallace: “What think you of Wallace’s paper in the Ann. M. N. H.? Good! Wallace has, I think put the matter well; and according to his theory, the various domestic races of animals have been fairly developed into species.” (en Browne, 1995: 537). Aunque al principio Darwin comentó con desdén que *On the law...* no aportaba nada nuevo, posteriormente se rectificó. En una carta que le envió a Wallace en diciembre de 1857, le manifiesta su aprobación, aunque quizá con la intención principal de dejar claramente asentado de que él tenía la prioridad en la investigación sobre el origen de las especies, asunto sobre el que ya llevaba mucha delantera, aunque desafortunadamente no pudiera explicar un asunto tan complejo a través de una simple carta:

But you not must suppose that your paper has not been attended to: two very good men, Sir C. Lyell & Mr. E. Blyth at Calcutta specially called my attention to it. Though agreeing with you on your conclusion(s) in that paper, I believe I go much further than you; but it is too long a subject to enter on my speculative notions (Darwin, 22 Dic. 1857, en Burkhardt, 1998: 184).

Resultaba así que la distribución geográfica de las especies no era caprichosa ni al azar, sino que seguía una regla clara y sencilla. Las especies surgían por derivación directa de sus predecesoras. Ya desde el Amazonas había notado esta regularidad en la distribución geográfica de las formas relacionadas. Sin decirlo explícitamente, era casi obvio que la ley de Wallace iba en contra de la opinión

¹⁶ Años después, Lyell le expresaba su reconocimiento en una carta: “My dear Mr. Wallace, - I have been reading over again your paper published in 1855 in the Annals on “The Law which has regulated the Introduction of New Species”; passages of which I intend to quote, not in reference to your priority of publication, but simply because there are some points laid down more clearly than I can find in the work of Darwin itself, in regard to the bearing of the geological and zoological evidence on geographical distribution and the origin of species” (Lyell, 4 abril, 1867, en George, 1964, p. 21 Part III)

ortodoxa que afirmaba la inmutabilidad de las especies. La implicación de su ley, aunque entre líneas, era muy clara: las especies evolucionaban.

Como se ha hecho notar (Van Oosterzee, 1997), la importancia de la ley de Wallace radicaba en que se aproximaba a la respuesta de la gran interrogante: ¿cómo se originaban las especies? La propuesta de Wallace proporcionaba respuesta al dónde y cuándo, pero la gran pregunta, el cómo, permanecía aún sin resolver. En cierto sentido, la ley de Wallace mantenía una continuidad con las ideas y los fundamentos metodológicos que había planteado Lyell en sus *Principles of Geology*: de la misma manera en que había un cambio constante en el mundo físico, en el cual su estado presente era consecuencia del estado pasado, las especies se mantenían en perpetua transformación mediante un proceso en el que las nuevas especies surgían de las anteriores.

La visión de Lyell planteaba un mundo en el que ocurría un flujo y reflujo constante de especies, que expandían o contraían sus límites de distribución según desaparecieran o surgieran barreras, aunque bajo la premisa de que las especies eran entidades fijas; las que se extinguían eran renovadas por otras nuevas aunque parecidas, que se creaban mediante un proceso regulado por leyes naturales. Lyell no hacía sino apearse a la opinión ortodoxa de no entrometerse en los terrenos vedados de los orígenes de las cosas. Sin embargo, la incapacidad de su sistema uniformitarista para dar una explicación convincente sobre cómo se originaban las especies dejaba libre el camino para que sus oponentes creacionistas afianzaran su posición, afirmando que las especies se creaban directamente por la intervención milagrosa de Dios (De Beer, 1964).

Así, *On the law...* representa un intento por clarificar el vago concepto de 'creación' de Lyell (Nelson y Platnick, 1981). Aunque Wallace también usó el término 'creación', lo empleó de manera eufemística en un sentido claramente transformista, es decir, lo entendió como un proceso natural, en el que las nuevas especies se forman a partir de las preexistentes y no por un acto milagroso. En los

antecedentes de este trabajo famoso, Wallace manifestó que ya estaba en búsqueda de la ley de la distribución desde 10 años atrás.

La ley de Wallace intenta explicar patrones de afinidad entre especies tanto temporales (geológicos) como espaciales (geográficos). Queda así implícita otra idea: se pueden develar las afinidades históricas entre las áreas. Si bien el primero que la hizo explícita fue Sclater tres años después, fue Wallace quien la iba a poner en práctica con un estudio de caso de las islas de la Sonda del Archipiélago Malayo, como se verá un poco más adelante.

Lyell había sugerido como explicación de las distribuciones disyuntas las creaciones especiales. A Wallace esta idea le pareció francamente absurda: "for why should a special act of creation be required to call into existence an organism differing only in degree from another which has been produced by existing laws?" (Wallace, 1858). ¿Por qué las especies de las Galápagos se parecían a las de Sudamérica, que era el continente más cercano, y aún más, por qué en cada isla había especies diferentes? De acuerdo con la doctrina de la creación-diseño, habría que suponer creaciones especiales en cada isla, a pesar de que las condiciones físicas eran idénticas en todas. Ello, además de caprichoso, hubiera sido ocioso, porque bastaba con una creación en una sola isla para que de allí las formas creadas se dispersaran a las demás en el transcurso del tiempo, como ocurre siempre. ¿Para qué construir sistemas artificiales que recurrían a creaciones especiales, contrarias al curso actual de la naturaleza, si había un proceso natural como la dispersión, cuya operación uniforme bastaba para poblar las islas? Los argumentos a favor del diseño le parecían a Wallace insultantes para la inteligencia de un Ser Supremo.

Las islas Arú

En su trabajo sobre la historia natural de las islas Arú, Wallace (1857) hizo notar que la avifauna de esta porción del archipiélago mostraba una marcada identidad específica con la gran isla de Nueva Guinea, a pesar que entre estas áreas mediaba

una distancia de 240 kilómetros. En cambio, otras islas como Ceilán, cercana a la India, o Cerdeña, próxima a Italia, tenían diferencias faunísticas más marcadas con los continentes vecinos, a pesar de estar separadas por una distancia menor. Wallace se percató de que las islas Arú también mostraban clara similitud con Australia, si no por compartir las mismas especies, como lo hacían con Nueva Guinea, sí por compartir similitudes faunísticas a nivel de géneros, familias e incluso órdenes. Si las nuevas especies surgían en la misma área que sus predecesoras, ¿cómo explicar este hecho? Wallace se decidió a explicarlo de la manera más directa: por una conexión terrestre. Concluyó que en un período no lejano, las islas Arú formaron parte de Nueva Guinea, y en un período más antiguo, ambas estuvieron unidas con Australia. Se apoyó para afirmarlo sobre la información de la geografía física de la región. Llamó la atención sobre el hecho de que toda el área al este de Nueva Guinea y el sur de Australia yacen sobre un banco de profundidad uniforme y somera, de entre 50 y 70 metros. Además, Wallace encontró en la isla mayor de Arú unos canales sinuosos notables con agua salada, a los cuales interpretó como los antiguos cauces bajos de ríos de agua dulce que se originaban en las montañas de Nueva Guinea. El hecho de que ahora contuvieran agua de mar podía explicarse suponiendo que había ocurrido una subsidencia:

...the great island of Aru, 80 miles in length from north to south, is traversed by three winding channels of such uniform width and depth, though passing through an irregular, undulating, rocky country; that they seen portions of true rivers, though now occupied by salt water, and open at each end to the entrance of the tides. This phænomenon is unique, and we can account for their formation in no other way than by supposing them to have been once true rivers, having their source in the mountains of New Guinea, and reduced to their present condition by the subsidence of the intervening land (Wallace, 1857: 479).

En este trabajo se encuentra una de las refutaciones más lúcidas y detalladas de la vieja doctrina que explicaba la distribución geográfica de los organismos

mediante su adecuación a las condiciones físicas, como el clima, el suelo y la vegetación. También es una crítica a la inconsistencia de Lyell, que por un lado reconocía que las habitaciones de De Candolle no se explicaban por las condiciones físicas, mientras que por otro explicaba que la creación de nuevas especies estaba determinada por las condiciones físicas:

Let us now examine if the theories of modern naturalists will explain the phænomena of the Aru and New Guinea fauna. We know (with a degree of knowledge approaching to certainty) that at a comparatively recent geological period, not one single species of the present organic world was in existence; while all the *Vertebrata* now existing have had their origin still more recently. How do we account for the places where they came into existence? Why are not the same species found in the same climates all over the world? The general explanation given is, that as the ancient species became extinct, new ones were created in each country or district, adapted to the physical conditions of that district. Sir C. Lyell, who has written more fully, and with more ability, on this subject than most naturalists, adopts this view. He illustrates it by speculating on the vast physical changes that might be effected in North Africa by the upheaval of a chain of mountains in the Sahara. "Then," he says, "the animals and plants of Northern Africa would disappear, and the region would gradually become fitted for the reception of a population of species *perfectly dissimilar in their forms, habits, and organization*". Now this theory implies, that we shall find a general similarity in the productions of countries which resemble each other in climate and general aspect, while there shall be a complete dissimilarity between those which are totally opposed in these respects. And if this is the general law which has determined the distribution of the existing organic world, there must be no exceptions, no striking contradictions. Now we have seen how totally the productions of New Guinea differ from those of the Western Islands of the Archipelago, say Borneo, as the type of the rest, and as almost exactly equal in area to New Guinea. This difference, it must be well

remarked, is not one of species, but of genera, families, and whole orders. Yet it would be difficult to point out two countries more exactly resembling each other in climate and physical features. In neither is there any marked dry season, rain falling more or less all the year round; both are near the equator, both subject to the east and west monsoons, both everywhere covered with lofty forest; both have a great extent of flat, swampy coast and a mountainous interior; both are rich in Palms and Pandacæ. If, on the other hand, we compare Australia with New Guinea, we can scarcely find a stronger contrast than in their physical conditions; the one near the equator, the other near and beyond the tropics; the one enjoying perpetual moisture, the other with alternations of excessive drought; the one a vast ever-verdant forest, the other dry open woods, downs, or deserts. Yet the faunas of the two, though mostly distinct in species, are strikingly similar in character. Every family of birds (except *Menuridæ*) found in Australia also inhabits New Guinea, while all those striking deficiencies of the latter exist equally in the former. But a considerable proportion of the characteristic Australian *genera* are also found in New Guinea, and, when that country is better known, it is to be supposed that the number will be increased. In the Mammalia it is the same. Marsupials are almost the only quadrupeds in the one as in the other. If kangaroos are especially adapted to the dry plains and open woods of Australia, there must be some other reason for their introduction into the dense damp forests of New Guinea, and we can hardly imagine that the great variety of monkeys, of squirrels, of Insectivora, and of Felidæ, were created in Borneo because the country was adapted to them, and not one single species given to another country exactly similar, and at no great distance. If there is any reason in the hardness of the woods or the scarcity of wood-boring insects, why woodpeckers should be absent from Australia, there is none why they should not swarm in the forests of New Guinea as well as in those of Borneo and Malacca. We can hardly help concluding, therefore, that some other law has regulated the distribution of existing species than

the physical conditions of the countries in which they are found, or we should not see countries the most opposite in character with similar productions, while others almost exactly alike as respects climate, and general aspect, yet differ totally in their forms of organic life (Wallace, 1857: 480-481)

Las peculiaridades faunísticas que Wallace había encontrado en las islas Arú quedaban explicadas por la ‘simple ley’ que había anunciado pocos años antes, la cual operaba (y en eso sí estaba de acuerdo con Lyell) en conjunción con los cambios graduales en la superficie terrestre y con la extinción gradual e introducción de especies, procesos que la geología había comprobado fuera de toda duda razonable:

In this manner, it is believed, we may account for the facts of the present distribution of animals, without supposing any changes but what we know have been constantly going on. It is quite unnecessary to suppose that new species have ever been created “perfectly dissimilar in forms, habits, and organization” from those which have preceded; neither do “centres of creation,” which have been advocated by some, appear either necessary or accordant with facts, unless we suppose a “center” in every island and in every district which possesses a peculiar species (Wallace, 1857: 483).

La zoología y la geografía del Archipiélago Malayo

Tres años después se publicó otro artículo de Wallace que trataba sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Este trabajo muestra quizá la versión mejor estructurada del modelo que elaboró durante la primera etapa de su viaje a esta región, sin las modificaciones que haría posteriormente en su libro *The Malay Archipelago*. Destacan dos ideas y un hecho: (1) el apoyo a hipótesis extensionistas, (2) su rechazo a la dispersión como factor causal de la distribución, y

(3) la marcada discontinuidad entre las porciones Indomalaya y Australomalaya del archipiélago.

El trabajo inicia con una referencia a la división que había hecho Sclater (1858) del archipiélago con base en la distribución de las aves. Asignó las islas occidentales del archipiélago a la región de la India y las orientales a la región Australiana. Wallace refrendó la validez de tal división para las aves e incluso la extendió a otros grupos, afirmando que resulta válida no sólo para la clase de las aves, sino que se puede aplicar a cualquier rama de la zoología. Su propósito es delimitar con precisión la frontera entre las dos regiones (Sclater no había establecido los límites entre sus regiones ontológicas) y hacer algunas observaciones de interés general a partir de las leyes de la distribución orgánica.

Wallace señaló que Australia y la India son países marcadamente contrastantes. Mientras que en el primero los marsupiales son los mamíferos principales, en el segundo no existe ni uno solo. Si bien se habían hallado dos géneros de marsupiales (*Cuscus* y *Belideus*) en los archipiélagos intermedios de las Molucas y las Célebes, nunca se habían encontrado mamíferos de este tipo en las islas adyacentes de Java y Borneo. En cambio, de las formas variadas de mamíferos placentarios que habitaban la mitad occidental del archipiélago, sólo excepcionalmente se habían encontrado algunas de ellas en las Molucas y en las Célebes, desapareciendo por completo más hacia el oriente. En el caso de las aves, la región Australiana tiene la mayor diversidad mundial de psittácidos, con tres familias exclusivas, mientras que el sureste asiático es la más pobre de las regiones tropicales en especies de este grupo. También dentro de las aves, las Phasianidae son de la India mientras que las Megapodiidae son australianas, aunque en este caso una especie de cada familia cruza los límites y pasa a la región adyacente. El género *Tropidorhynchus*, tan característico de la región Australiana, es totalmente desconocido en Java y Borneo. Por otra parte, las familias completas de Bucconidae, Trogonidae y Phyllornithidae, así como casi toda la vasta familia de los túrdidos y muchos otros géneros, cesan abruptamente en el lado oriental de Borneo, Java y Bali.

Dado que todos estos grupos de aves son comunes en las islas de la porción occidental del archipiélago, lo más sorprendente es que al pasar el estrecho entre Macassar y Lombok, desaparecen repentinamente, junto con las especies variadas de monos, felinos, insectívoros y roedores que pueblan las selvas de Sumatra, Java y Borneo.

Durante los días que estuvo en la isla de Bali, Wallace encontró especies diversas de aves, todas abundantes en la India, Malasia, Java y Borneo, mientras que al cruzar a la isla vecina de Lombok, durante los tres meses que pasó recolectando, no halló a ninguna de ellas, como tampoco en las Célebes ni en ninguna de las otras islas orientales que visitó.

Con base en estos hechos de distribución faunística, Wallace concluyó:

... we may consider it established that the Strait of Lombok (only 15 miles wide) marks the limits and abruptly separates two of the great Zoological regions of the globe. (Wallace, 1860: 173-174).

Se dio cuenta de que las islas orientales y occidentales del archipiélago pertenecen a las regiones más distintas y contrastantes entre todas las divisiones zoológicas del globo. Ni Sudamérica ni África, separadas por el vasto Atlántico, difieren tanto como las regiones Australiana e Índica, separadas apenas por un corto estrecho. Este notable contraste, tan abruptamente claro, no tiene parangón, y todavía resulta más sorprendente si se considera que las diferencias físicas y geológicas no coinciden con las diferencias zoológicas. Existe una clara homogeneidad geológica a lo largo de todo el archipiélago. Borneo se parece a Nueva Guinea, las Filipinas son la contraparte de las Molucas y el este de Java comparte con Timor y Australia el mismo tipo de clima árido. No obstante, a pesar de las semejanzas entre las condiciones físicas de las porciones oriental y occidental del archipiélago, las producciones zoológicas son completamente diferentes.

Michaux (en Smith, 2002) ha hecho notar que Wallace excluyó de su análisis a las plantas y los insectos, grupos que no apoyaban esta división. Comenta que ello, más que un sesgo intencional o un uso selectivo de evidencia en una personalidad de integridad intelectual excepcional como lo fue Wallace, denota más bien su intención de resaltar una discontinuidad tan extraordinaria que no se invalidaba en nada por el hecho de que no la presentaran ciertos grupos. Lo que puede añadirse a ese comentario es que también indica la importancia que en ese entonces le asignaba Wallace a las divisiones de Sclater, tanto que simplemente omitió a los grupos que no se adecuaban a ellas por considerarlos como meras anomalías secundarias. Poco antes de que se publicara su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo, Wallace ya le había escrito una carta a Sclater. En ella, además de expresarle su total acuerdo con el sistema de regionalización que había elaborado, le daba a conocer su propuesta de límites entre las regiones faunísticas:

My dear Mr. Sclater, -- Your paper on "The Geographical Distribution of Birds" has particularly interested me, and I hope that a few remarks and criticisms thereon may not be unacceptable to you. With your division of the earth into six grand zoological provinces I perfectly agree, and believe they will be confirmed by every other department of zoology as well as botany (Wallace, 1859, en Smith, 2002: 1).

Sin embargo, algunas de las porciones del archipiélago no podían asignarse tan claramente ni a la región de la India ni a la de Australia. Wallace encontró que las Filipinas son parcialmente parecidas y parcialmente distintas a ambas. Si bien son deficientes en los variados mamíferos de la región Asiática, no contienen marsupiales, lo cual asemejaría más a este grupo de islas con la región de la India. Sin embargo, las Filipinas contienen algunos grupos de aves de ambas regiones así como unos cuantos géneros propios. Concluyó que hay que ubicar a esta porción del archipiélago dentro de la región de la India, aunque sin perder de vista que es deficiente en sus rasgos zoológicos más distintivos.

No obstante, hay una aclaración que hace puntualmente Wallace: el hecho de que las Filipinas posean algunas formas aisladas de la región Australiana, no implica en modo alguno que estas islas sean una transición entre las regiones de la India y de Australia. Si bien es cierto que las dos porciones del archipiélago comparten algunas formas en común, ya sean específicas o genéricas, ello no prueba ninguna transición, pues son tan escasas que no hacen sino resaltar la distinción absoluta y original entre las dos regiones.

But it may be said: 'The separation between these two regions is not so absolute. There *is* some transition. There *are* species and genera common to the eastern and western islands.' This is true, yet (in my opinion) proves no transition in the proper sense of the word; and the nature and amount of the resemblance only shows more strongly the absolute and original distinctness of the two divisions. The exception here clearly proves the rule (Wallace, 1963: 175).

Distinguió tres casos de formas compartidas entre las dos regiones: (1) especies idénticas, (2) especies representativas o estrechamente relacionadas, y (3) especies de géneros propios y aislados. Después de revisarlos con detalle, se preguntó por qué habiendo una estrecha vecindad entre las dos regiones no se ha llegado a una homogenización completa, a una mezcla completa, a pesar de las grandes capacidades dispersorias de los animales y de los varios modos de dispersión pasiva que han tenido tanto tiempo para actuar, y llega a la misma conclusión a la que había llegado Lyell casi tres décadas antes:

But after reading Lyell on the various modes of dispersion of animals, and looking at the proximity of the islands, we shall feel astonished, not at such an amount of interchange of species (most of which are birds of great power of flight), but rather that in the course of ages a

much greater and almost complete fusion has not taken place
(Wallace, 1860: 175)¹⁷.

¿Cómo era posible entonces que habiendo una isla en medio del estrecho, llamada Nousabali, que facilitaba la dispersión de los organismos entre Bali y Lombok, y que a pesar que las tribus aborígenes hubieran llevado a lo largo de los años especies de una a otra, no se hubieran mezclado los organismos de las dos regiones?

Wallace recurrió a un experimento mental para argumentar en contra de la supuesta transición: si el océano Atlántico se estrechara hasta que África y Sudamérica quedaran separadas por una distancia próxima, seguramente se daría un intercambio faunístico. Sin embargo, produciría una mezcla azarosa de faunas esencialmente distintas, y no una transición gradual y natural entre ambas regiones.

Queda claro entonces que para el Wallace de este período, la dispersión sólo puede explicar los casos de excepción, pero de ningún modo puede explicar los patrones fundamentales de distribución zoológica, es decir, las regiones biogeográficas. Podría decirse que la dispersión tiende a desdibujar las divisiones primarias, aunque hasta donde podía verse, de manera ineficaz. Los primeros trabajos que realizó Wallace durante su viaje al Archipiélago Malayo revelan claramente su rechazo a la idea de que los patrones de distribución pudieran explicarse por meras dispersiones al azar. Consideró como improbables las hipótesis de migraciones transoceánicas, las cuales sólo podían explicar un número muy reducido de casos.

¹⁷ Sin embargo, el propio Lyell dudó de que la discontinuidad fuera tan marcada. Así se lo manifestó a Wallace en una carta. Le aclaraba que treinta años atrás, suponía que las formas indígenas, las cuales ya estaban bien adaptadas a cada estación de una región, impedían la invasión de las formas inmigrantes provenientes de provincias extranjeras. Sin embargo, Darwin y Hooker le habían hecho repensar el asunto, pues afirmaban: "...that continental species which have been improved by a keen and wide competition are most frequently victorious over an insular or more limited flora and fauna. Looking therefore upon Bali as an outpost of the great Old World fauna, it ought to beat Lombok, which only represents a less rich and extensive fauna, namely the Australian" (Lyell, 19 marzo, 1867; en George, 1964, p. 20, Part III).

Dentro del Archipiélago Malayo, el caso más extraordinario de distribución faunística que encontró Wallace fue el de las Célebes, que sobre todo destacan por su gran número de especies propias. Esa singularidad zoológica notable incluye, entre otras formas, una especie de mono cinocéfalo, una babirusa, un antilope, una especie de ave del género *Scissirostrum* y otra del género *Coracias*; las formas relacionadas con todas ellas no se encuentran en las regiones circundantes ni de Australia ni de la India, sino en la lejana región Etiópica. Este caso de distribución disyunta se le reveló a Wallace como uno de los más extraordinarios y anómalos dentro de la distribución zoológica. Era como si las formas peculiares de las Célebes no se ciñeran a su famosa 'ley que ha regulado la introducción de nuevas especies', como si violaran el enunciado central de dicha ley, según el cual, todas las especies surgen en un espacio y tiempo que coincide con formas preexistentes relacionadas... a menos que se recurriera a la audaz conjetura de viejos continentes hundidos:

Facts such as these can only be explained by a bold acceptance of vast changes in the surface of the earth. They teach us that this island of Celebes is more ancient than most of the islands now surrounding it, and obtained some part of its fauna before they came into existence. They point to the time when a great continent occupied a portion at least of what is now the Indian Ocean, of which the islands of Mauritius, Bourbon¹⁸, &c. may be fragments, while the Chagos Bank and the Keeling Atolls indicated its former extension eastward to the vicinity of what is now the Malayan Archipelago. The Celebes group remains the last eastern fragment of this now submerged land, or of some of its adjacent islands, indicating its peculiar origin by its zoological isolation, and by still retaining a marked affinity with the African fauna (Wallace, 1860: 177-178).

En la carta ya mencionada que Wallace le envió a Sclater, se lee:

¹⁸ Nota del editor (Charles Smith: <http://www.wku.edu/~smithch>): Actualmente conocida como Réunion.

Now look at the map of the Archipelago, and consider that Borneo and Java have species in common by hundreds, Borneo and Celebes by *units*, and we shall be forced to believe that the two former have been connected at no very distant epoch, while the two latter have been ever separated, or at least during a long geological epoch, and probably more widely than at present. Here then is the key to the problem: -- Sumatra, Java, Borneo, and the Philippines are parts of Asia broken up at no distant period (an elevation of 50 fathoms would in fact join them all again); Celebes, Timor, the Moluccas, New Guinea, and Australia are remnants of a vast Pacific continent in part marked out by coral islands (see Darwin), but broken and separated at a more distant period, as shown by the fewer species common to the several islands, and the number of distinct subfaunas into which the region is divided. Celebes is in some respect peculiar, and distinct from both regions, and I am inclined to think it represents a very ancient land which may have been connected at distant intervals with both regions, or perhaps with some other continent forming a direct connexion with Africa. It may also at one time have had a connexion with the Philippines. All this is indicated by a peculiar genus of Ruminants in Celebes (*Anoa*), by a genus of Apes found in Celebes, the Philippines, and Batavia, more nearly allied to the African Baboons than to any of the Archipelagian species, by the extraordinary *Babirusa* of Celebes, a type of more African than Indian form, and by several anomalous and peculiar birds and some *Hymenoptera* of Celebes determined by Mr. Smith to be identical with African, as others with Indian and Chinese species. Here is a wide and most interesting field of research, in which I have long been working, and which I hope by the assistance of my collections to do much to elucidate (Wallace, 1859, en Smith, 2002: 4).

Así, la primera explicación que dio Wallace a los casos de discontinuidad biogeográfica fue la existencia de vastas porciones terrestres actualmente

desaparecidas. A partir de la distribución actual de los animales, Wallace dedujo que han ocurrido grandes cambios en la superficie terrestre, que fueron la causa de extinciones y reemplazos de especies, aunque ya no profundiza ni detalla cómo es que han sucedido esos cambios geológicos. También dedujo, a partir de la marcada peculiaridad zoológica de las Célebes, que este grupo de islas es más antiguo que las islas de alrededor, y concluyó que al menos una parte de la fauna de las Célebes ya estaba allí antes de que las islas circundantes existieran.

Como queda de manifiesto, hasta esta etapa Wallace no tuvo prurito alguno para conjeturar la existencia de continentes antiguos. No sólo supone la existencia de un antiguo continente Índico, sino también la de un gran continente Pacífico:

The great Pacific continent, of which Australia and New Guinea are no doubt fragments, probably existed at a much earlier period, and extended as far westward as the Moluccas. The extension of Asia as far to the south and east as the Straits of Macassar and Lombok must have occurred subsequent to the submergence of both these great southern continents, and the breaking up and separation of the islands of Sumatra, Java, and Borneo has been the last great geological change these regions have undergone (Wallace, 1860: 178).

Wallace usó como evidencia a favor de esta hipótesis el que sólo una porción pequeña de las especies de aves y mamíferos de las Célebes se encuentran también en Java o Borneo (20 de 100 y 1 ó 2 de 12 ó 15, respectivamente). En contraste, de las aves y mamíferos que habitan Borneo, al menos tres cuartas partes, si no es que cinco sextos de las especies, también habitan Java, Sumatra o la Península Malaya.

Además, en este artículo, Wallace expuso su argumentación más contundente en contra de la dispersión como explicación de los patrones biogeográficos:

Now, looking at the direction of the Maccasar Straits running nearly north and south, and remembering we are in the district of the monsoons, a steady south-east and north-west wind blowing alternately for about six months each, we shall at once see that Celebes is more favourably situated than any other island to receive stray passengers from Borneo, whether drifted across the sea or wafted through the air. The distance too is less than between any of the other large islands; there are no violent currents to neutralize the action of the winds, and numerous islets in mid-channel offer stations which might rescue many of the wanderers, and admit, after repose, of fresh migrations. Between Java and Borneo the width of sea is much greater, the intermediate islands are fewer, and the direction of the monsoons *along* and not *across* the Java sea, accompanied by alternating currents in the same direction, must render accidental communication between the two islands exceedingly difficult; so that where the facilities for intercommunication are greatest, the number of species common to the two countries is least, and *vice versa*. But again, the mass of the species of Borneo, Java, &c., even when not *identical* are *congeneric*, which, as before explained, indicates *identity* at an earlier epoch, whereas the great mass of the fauna of Celebes is widely different from that of the western islands, consisting mostly of genera, and even of entire families, altogether foreign to them. This clearly points to a former total diversity of forms and species, - existing similarities being the result of intermixture, the extreme facilities for which we have pointed out. In the case of the great western islands a former more complete identity is indicated, the present differences having arisen from their isolation during a considerable period, allowing time for that partial extinction and introduction of species which is the regular course of nature. If the very small number of western species in Celebes is all that the most favourable conditions for transmission could bring about, the complete similarity of the faunas of the western islands could never (with far less favourable conditions) have been produced by the same means. And what other means can we conceive

but the former connexion of those islands with each other and with the continent of Asia? (Wallace, 1860: 179).

Después agregó:

Now looking at these phenomena of distribution, and specially at those presented by the fauna of Celebes, it appears to me that a much exaggerated effect, in producing the present distribution of animals, has been imputed to the accidental transmission of individuals across intervening seas (Wallace, 1860: 180).

Como puede apreciarse, en los primeros años de estancia en el Archipiélago Malayo, a Wallace le quedaba muy claro que *la dispersión no puede ser la causa de los patrones distribucionales*. Incluso bajo las mejores circunstancias, la dispersión ejercía un efecto extremadamente pequeño en la distribución zoológica.

Años antes, Forbes había hecho el mismo razonamiento: si la dispersión no puede explicar las discontinuidades biogeográficas, entonces tuvo que haber habido unión entre las áreas disyuntas. Las especies solo podían colonizar tierras nuevas si había continuidad. Sin embargo, a diferencia de Wallace, sostuvo una interpretación abiertamente creacionista sobre las áreas de endemismo:

The specific identity, to any extent, of the flora and fauna of one area with those of another, depends of both areas forming, or having formed, part of the same specific centre, or on their having derived their animal and vegetable population by transmission, through migration, over continuous or closely contiguous land, aided, in the case of alpine floras, by transportation on floating masses of ice (Forbes, 1846: 350; cursivas en el original).

Así es que antes de que Wallace desarrollara sus modelos biogeográficos, la idea de la dispersión como factor de poca importancia en la distribución orgánica era

común entre quienes apoyaban la tesis de que existían áreas de creación diferentes. A pesar de que Forbes creía que las especies se originaban por creación sobrenatural, se oponía a la doctrina de las creaciones múltiples. Cada especie había sido creada de una sola vez y en una sola área. Entre las variantes del creacionismo, la doctrina de las creaciones alotópicas y alocrónicas era la menos simple de las versiones, pues requería no una, sino múltiples intervenciones divinas.

Wallace recurrió a un elemento geológico, además del biogeográfico, para sustentar sus hipótesis extensionistas. La baja profundidad del mar de Java, del estrecho de Malasia, del golfo de Siam y de la parte sur de China, apoyaban la hipótesis de una conexión anterior entre todas estas áreas. En cambio, el mar profundo que rodea a las Molucas indicaba que este grupo de islas se había separado en un período mucho más remoto.

Esgrimió el caso de las Célebes como el que más claramente refutaba a las explicaciones dispersionistas, pues a pesar que estas islas presentaban las condiciones más favorables para la transmisión de organismos, contenían un porcentaje extremadamente pequeño de formas derivadas de Borneo y Java. Comparó a las Célebes con Gran Bretaña, separada del continente por una distancia aproximadamente igual a la que existe entre Borneo y las Célebes, y razonó que si se ya se había mostrado tan claramente la insuficiencia de la dispersión en el caso de las Célebes, igualmente tendría que serlo en el caso de la Gran Bretaña, por lo que la identidad casi completa entre las especies británicas y europeas tendría que explicarse de otra forma, y con la misma consistencia con la que explicó que la particularidad faunística de las Célebes indicaba un período de aislamiento pronunciado, la semejanza faunística entre Gran Bretaña y Europa la explicó como el resultado de una separación muy reciente.

La afirmación de que Gran Bretaña había estado unida con el continente no parecía tan aventurada, pues se trataba a fin de cuentas de una isla continental; pero decir lo mismo de las Canarias y Madeira, que son islas oceánicas cuatro veces más

distantes de Europa y África que Borneo de las Célebes, resultaba una hipótesis temeraria. Sin embargo, Wallace no dudó en afirmarlo con base en el alto porcentaje de especies de insectos y fanerógamas continentales que presentaban estas islas, a pesar que ya conocía la opinión de Darwin a este respecto. En una carta enviada a Lyell, a mediados de 1856, Darwin le comentaba:

I am sorry you cannot give any verdict on continental extensions; & I infer that you think my arguments of not much weight against such extensions: I know I wish I could believe.-

I have been having a good look at Maury (which I once before looked at) & in respect to Madeira & co., I must say that the chart seems to me against land-extension explaining introduction of organic beings. Madeira, the Canaries & Azores are so tied together that I sh^d. have thought that they ought to have been connected by some bank if changes of level had been connected with their organic relation. The azores (sic) ought too to have shown, more connection with America. I had sometimes speculated whether icebergs could account for the greater number of European plants & their more northern character on the Azores compared with Madeira; but it seems dangerous until boulders are found there.... About Atlantis, I doubt whether the Canary islands are as much more related to the continent as they ought to be if formerly connected by continuous land (Darwin, 8 julio 1856, en Burkhardt, 1998: 157-158).

Wallace observó que en cambio las Galápagos, separadas de Sudamérica por una distancia comparable a la que separa Madeira de Europa, prácticamente no comparten especies idénticas con el continente, a pesar de tener una superficie mayor que Madeira y, por tanto, mayor probabilidad del arribo accidental de inmigrantes. La ausencia de identidad específica indicaba que las Galápagos se habían originado en medio del océano, o bien, de haber estado alguna vez unidas a Sudamérica, habría sido hace tanto tiempo que los procesos continuos de extinción y sustitución de especies habrían alterado sensiblemente a las especies originales, produciendo así su

fauna peculiar. Sin embargo, a pesar de la pobreza y el carácter azaroso de la fauna de las Galápagos, tenía una semejanza innegable a nivel genérico con la fauna de Sudamérica.

Wallace hizo notar que la geología puede revelar únicamente una porción de la historia de la Tierra, pues sólo se puede estudiar la geología de la tierra emergida. En cambio, la distribución orgánica puede revelar la historia oculta de los océanos. La semejanza faunística entre áreas puede indicar dónde y cuándo existieron continentes, así como cuál fue la distribución general de tierras y océanos en épocas geológicas pasadas. Hasta este período, Wallace está dispuesto a aceptar que geografía puede haber sufrido cambios grandes.

Entre las grandes islas de la Sonda, Wallace encontró que Java posee más aves e insectos característicos que Sumatra o Borneo, de lo cual concluyó que Java se separó antes que las otras del continente. Borneo le sigue a Java en 'individualidad orgánica', en tanto que Sumatra es casi idéntica en sus formas animales a la Península de Malasia. Dedujo así el orden en que se fueron separando de la porción continental¹⁹. Señaló que las cadenas montañosas de Sumatra y Java son la *vera causa* del hundimiento de la zona, y que tomando en cuenta la poca profundidad del mar más la similitud faunística del área, la conclusión irremediable es que en tiempos geológicos recientes Asia se extendía hacia el SE mucho más allá de sus límites actuales, incluyendo a las islas de Sumatra, Java y Borneo. Así, resulta claro que Wallace, en este período, sostuvo una correspondencia entre genealogía y distribución, entre sistemática y biogeografía.

Los patrones que más llamaron la atención de Wallace fueron dos: (1) las biotas insulares, y (2) las distribuciones disyuntas. En el primer caso, las especies peculiares y únicas de islas como Madagascar, Mauricio, las Molucas, Nueva

¹⁹ Resulta notable la similitud entre la explicación de Wallace mediante una secuencia de separaciones con las explicaciones que desarrollaría la biogeografía cladista de Nelson y Platnick (1981) un

Zelanda, Nueva Caledonia, las islas del Pacífico, Juan Fernández, las islas de las Indias Occidentales y muchas otras, no tienen nada de extraordinario ni de misterioso²⁰, sino que son el resultado necesario de las bien conocidas leyes de extinción, modificación y reemplazamiento a las que están sujetas las especies.

En cambio, el caso de áreas separadas con especies idénticas o muy semejantes, le resultaba más difícil de explicar. Sin embargo, después de haber analizado la distribución orgánica del Archipiélago Malayo, concluyó que en todos los casos de islas que contienen una fauna rica y variada, ya sea con especies idénticas o cercanamente relacionadas con las del país vecino, *necesariamente hay que inferir que ha ocurrido una ruptura en un tiempo geológicamente reciente, y que este razonamiento puede aplicarse tanto a islas continentales como a islas oceánicas*. Pone como aval al Dr. Hooker, quien había aplicado ese mismo razonamiento “de la manera más convincente” para mostrar que en el pasado Nueva Zelanda y otras islas australes estuvieron unidas con el extremo sur de América y abona en apoyo de su tesis un notable argumento: la congruencia de patrones entre grupos diversos de organismos: “Siempre que una clase de animales o plantas muestra relaciones entre dos áreas, también las mostrarán otras”; “Las aves y los insectos nos enseñan las mismas verdades”²¹.

Wallace le envió *On the zoological...* a Darwin, pidiéndole que lo remitiera a la *Linnean Society*. En una carta fechada el 9 de agosto de 1859, Darwin le respondía que su artículo le había parecido ‘admirable’. Sin embargo, le comentó que si bien estaba de acuerdo con aceptar sus ideas cuando se trataba de islas continentales,

siglo después. Si se representara gráficamente la reconstrucción histórica que hizo Wallace, se obtendría algo parecido a un cladograma de áreas.

²⁰ Como ya se había mencionado, el mismo Lyell, a menudo tan estricto en su apego al modelo de explicación por leyes naturales, sugirió que la biota de la remota isla de Santa Elena parecía haber sido producida por una creación especial (Lyell, II, p. 118-119)

²¹ La congruencia de patrones de distribución entre grupos con capacidades de dispersión totalmente distintas fue el argumento central que emplearía Croizat en su acerba crítica a la biogeografía neodarwinista. La panbiogeografía afirma que la congruencia de patrones revela una historia compartida de los grupos involucrados, elemento que heredaría la biogeografía cladística.

estaba en total desacuerdo con su explicación sobre la colonización de islas oceánicas y que rechazaba las grandes extensiones continentales de Forbes:

I differ **wholly** from you on colonisation (sic) of *oceanic* islands, but you will have **everyone** else on your side. I quite agree with respect to all islands not situated far in ocean. I quite agree on little occasional intermigrations between lands when once pretty well stocked with inhabitants, but think this does not apply to rising & ill-stocked lands. Are you aware that *annually* birds are blow to Madeira, to Azores, (& to Bermuda from America). – I wish I had given fuller abstracts of my reasons for not believing in Forbes' great continental extensions; but it is too late, for I will alter nothing. I am worn out & must have rest. – (Darwin, 9 agosto, 1859, en Burkhardt, 1998: 204).

Ya antes le había expresado esa misma opinión en la carta en la que felicitaba a Wallace por teorizar sobre la biogeografía, refiriéndose al artículo *On the law...* (Wallace, 1857)²². Le dijo que aún no había tenido la oportunidad de leer su artículo sobre las islas Arrú (Wallace, 1858) pero que estaría dispuesto a admitir su doctrina de la subsidencia; que incluso él mismo había estado dispuesto a señalar en el mapa original de su trabajo sobre los arrecifes de las islas Arrú las zonas de subsidencia, aunque después se retractó:

²² Por cierto que llama la atención que a pesar de los cánones baconianos de su época, que el propio Darwin afirmaba seguir, se confiese ahora como un creyente de la especulación teórica: "I am extremely glad to hear that you are attending to distribution in accordance with theoretical ideas. I am a firm believer, that without speculation there is no good & original observation... for so very few naturalists care for anything beyond the mere description of species." (pp. 183-184). Así como afirmó ser inductista, Darwin también afirmó haberse guiado por ocurrencias geniales. Gould (1986) analizó este supuesto dualismo de Darwin entre el inductismo y el 'eurekaismo', concluyendo que, en realidad, siguió una vía intermedia.

But I can see that you are inclined to go **much** further than I am in regard to the former connections of oceanic islands with continent (Darwin, 22 diciembre 1857, en Burkhardt, 1998: 184).

Después lamentó que desde que el pobre E. Forbes propuso esta doctrina, otros la hubieran seguido afanosamente. Le comentó que ya había discutido detalladamente desde hacía un año la anterior conexión entre las islas antárticas, Nueva Zelanda y Sudamérica con Hooker y Lyell, aunque ninguno de los dos tomaron mucho en cuenta sus argumentos. Sin embargo, continuaba, por una vez en su vida se había atrevido a desafiar la casi sobrenatural sagacidad de Lyell. Se despidió de Wallace manifestando su admiración por el beneficio que su trabajo ha hecho a “la buena causa de las ciencias naturales” y deseándole el mejor éxito para sus teorías:

except that on oceanic islands, on which subject I will do battle to the death (Darwin, 22 diciembre 1857, en Burkhardt, 1998: 185).

Otra de las piezas que empleó Wallace en la articulación de este primer modelo fue la relación entre la divergencia biológica y la profundidad del océano. Ya Darwin había hecho notar esta relación con anterioridad. Entre 1831 y 1836 había estudiado con gran detalle la información sobre el Archipiélago Malayo, particularmente la profundidad del océano entre diversas islas. Las aguas someras indicaban unión en un pasado reciente y por ende, relaciones genealógicas estrechas entre las especies; en cambio, las aguas profundas eran indicio de que habían existido barreras antiguas que impedían la migración así como de relaciones genealógicas distantes entre las especies. En el *Notebook B*, que comenzó a escribir durante la segunda mitad del año de 1837, Darwin especuló sobre la idea de que las diversas especies de esta región hubieran surgido como resultado de repetidas elevaciones y subsidencias de las islas del Archipiélago Malayo.

Darwin consultó una carta alemana con medidas de sondeos marítimos de la Región Malaya que apareció en 1839, y se percató que había aguas profundas entre Borneo y las Célebes, Bali y Lombok, Ceram y Nueva Guinea, y entre Gilolo y las Filipinas. Precisamente tres de estas áreas quedarían situadas sobre la línea que establecería Wallace después. En los ensayos que elaboró Darwin, el primero conocido como *Esbozo a Lápiz*, en 1842, y el *Ensayo* de 1844, aparecen como temas centrales las regiones faunísticas, la profundidad del agua y las elevaciones y subsidencias. Si bien Darwin no precisó el límite entre las regiones Oriental y Australiana, dejó clara la idea de que el factor crítico era la profundidad del océano (Camerini, 1993: 716). Quien sí había separado las islas de los mares someros de esta región en dos grupos, uno situado en la plataforma asiática y otro en la australiana, había sido Sir George Windsor Earl en un trabajo sobre la estructura física del Archipiélago Malayo (Earl, 1845). Cada isla participaba del carácter mineral, vegetal y animal del continente al que se ligaba. Darwin reconoció en una carta enviada a Wallace que el trabajo de Earl había sido muy importante para él. Parece que fue de ese trabajo del que sacó la correlación entre los sondeos y la distribución orgánica. Era la profundidad de las aguas más que las barreras visibles lo que explicaba los patrones de distribución de los mamíferos (Camerini, 1993: 717).

En este primer modelo está implícita la noción de que la historia de la biota y la historia de la Tierra están indisolublemente unidas.²³ Admitió cambios importantes en la disposición de tierras y océanos como causa de la geografía de los seres organizados. El artículo sobre la zoología del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860) representa la versión más clara y estructurada de este primer modelo extensionista, que también presentaría, aunque ya con ciertas reservas, en el libro *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869).

Después de tres años del artículo sobre la zoología del Archipiélago Malayo, apareció otro trabajo que trataba ahora el tema de la geografía física de esta región,

ese mundo de islas tan mal representado en los mapas a pesar de su extensión y diversidad, comparable a las otras regiones primarias de la Tierra. El objetivo que se propuso era tratar las relaciones generales del mundo orgánico con las condiciones presentes y pasadas de la superficie terrestre. Afinó la nomenclatura y propuso llamar a la porción oeste la región Occidental o Indo-Malaya mientras que a la porción este la llama región Oriental o Austro-Malaya. Primero describió las áreas volcánicas y no volcánicas, las selváticas y las áridas, así como los climas y las estaciones secas y húmedas de las distintas partes del archipiélago, para luego entrar al meollo del tema: la interpretación biogeográfica. Retomó de Lyell el principio actualista de la uniformidad de procesos: la geología nos enseña que la superficie de la Tierra y la distribución de tierra y agua cambia lentamente en todas partes, y los restos fósiles prueban que sucedieron cambios correspondientes en el mundo orgánico. Encontró que en distintas partes del archipiélago habían sucedido elevaciones y subsidencias:

The range of islands south of Sumatra, a part of the south coast of Java, and of the islands east of it, the west and east end of Timor, portions of all the Moluccas, the Ké and Aru islands, Waigiou, and the whole south and east of Gilolo consist in a great measure of upraised coral-rock, exactly corresponding to that now forming in the adjacent seas. In many places I have observed the very surfaces of the upraised reefs, with the great masses of coral standing up in their natural position and hundreds of shells, so fresh-looking that it was hard to believe they had been more than a few years out of the water; and, in fact, it is very probable that such changes have occurred within a few centuries (Wallace, 1863: 222) .

Así, reiteró la concepción de su trabajo previo: el mundo físico y el biológico cambian de forma concertada. Lejos está todavía de concebir una superficie terrestre fija y permanente, un escenario inerte sobre el cual los organismos mudan de forma y lugar, como Darwin derivaba de su principio de selección natural.

²³ Michaux (en Smith, 2000) ha hecho notar que esta relación sería retomada hasta un siglo después por Leon Croizat como fundamento de la panbiogeografía.

También dedujo a partir de la extraordinaria forma de las Célebes, que este grupo de islas ha sufrido una subsidencia, y que en el pasado probablemente tuvo una superficie tan grande como Borneo, en el tiempo en que Borneo estaba justo surgiendo del océano. No es improbable, afirmó, que estas dos islas hayan tomado alternadamente cada una la forma de la otra mediante elevaciones y hundimientos sucesivos de unos cuantos cientos de pies.

Mantuvo aún su tesis extensionista:

Now, in all cases where we have independent geological evidence, we find that those islands, the productions of which are identical with those of the adjacent countries, have been joined to them within a comparatively recent period, such recent unity being in most cases indicated by the very shallow sea still dividing them; while in cases where the natural productions of two adjacent countries is very different, they have been separated at a more remote epoch - a fact generally indicated by a deeper sea now dividing them (Wallace, 1863: 227).

La razón de que ocurra esta relación inversa entre similitud faunística y tiempo es que las especies son mutables. Cuando quedan separadas por una subsidencia, las dos poblaciones resultantes siguen siendo idénticas al principio, pero después, por los mismos procesos naturales que siempre han operado, unas especies se extinguen y otras surgen. Wallace explicó que la *vera causa* de las subsidencias son las elevaciones de cadenas volcánicas, que deben ser compensadas por depresiones adyacentes:

...the existence of the extensive range of volcanoes in Sumatra and Java, which have poured out vast quantities of subterranean matter and have built up extensive plateaux and lofty mountain ranges, thus

furnishing a 'vera causa' for a parallel line of subsidence (Wallace, 1863:228-229).

Repitió la reconstrucción de la historia geológica de la porción Indomalaya que había presentado antes en *On the zoology...*, con base en el grado de individualidad orgánica: dado que Java es la que presenta formas más particulares de organismos, debió ser la primera isla en separarse del Continente Asiático; le siguió Borneo y después Sumatra, cuyas producciones orgánicas son prácticamente las mismas que las de la Península Malaya.

A partir de la semejanza faunística de las islas orientales del archipiélago con Australia, insistió de nuevo sobre la existencia anterior de un continente Austral o Pacífico:

The inference that we must draw from these facts is undoubtedly that the whole of the islands eastwards from Java and Borneo do essentially form a part of a former Australian or Pacific Continent, from which they were separated, not only before the Western Islands were separated from Asia, but probably before the extreme south-eastern portion of Asia was raised above the waters of the ocean (Wallace, 1863: 231).

Incluso consideró posible la existencia de una unión entre el Viejo y Nuevo Mundo mediante un lento levantamiento del lecho del Atlántico. Wallace cerró este trabajo resaltando la importancia del conocimiento biogeográfico, que permite reconstruir la geografía de épocas pasadas, revelándonos:

...the existence of those ancient lands which now lie buried beneath the ocean, and have left us nothing but these living records of their former existence (Wallace, 1863: 234).

Capítulo 5

La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace.

Parte III. La Inflexión hacia el Permanentismo

En 1864 apareció otro artículo de Wallace, *On some anomalies in zoological and botanical geography*. Este trabajo es particularmente importante porque marca el punto de inflexión en sus ideas biogeográficas, esto es, el giro que da desde la posición extensionista que venía sosteniendo hasta una concepción claramente permanentista de la superficie terrestre, la misma que había defendido Darwin. Desde el principio del trabajo, declaró su adhesión al modelo biogeográfico que había presentado Darwin en *On the origin...*, quien constantemente se había rehusado a aceptar la hipótesis sobre grandes cambios en la superficie terrestre. La razón principal que aducía Darwin era la ausencia de evidencia, como puede apreciarse en una carta que le envió a Lyell:

I have been particularly glad to see Wollaston's letter. The news did not require any breaking to me; for though as a general rule I am much opposed to the Forbesian continental extensions, I have no objection whatever to its being proved in some cases. Not that I can admit that W. has by any means proved it; nor, I think, can anyone else, till we know something of the means of distribution of insects- - But the close similarity or identity of the two Faunas is certainly very interesting (Darwin, 13 abr. 1857, en Burkhardt, 1998: 170-171).

Wallace se propuso un doble objetivo: analizar algunas anomalías notables que presentaban ciertos grupos y discutir un sistema de regionalización de las divisiones primarias de la Tierra que fuera de aplicación general. Su intención era resolver casos problemáticos con el fin de que sirvieran como modelos de investigación biogeográfica, así como proponer un sistema general y común de regiones cuyo propósito era evitar la confusión que inevitablemente surgiría si cada naturalista propusiera su propio sistema.

Encontró que la principal falla de las propuestas sobre regionalización, tanto zoológicas como botánicas, había sido el delimitar las regiones primarias mediante latitud y longitud, así como el número excesivo de propuestas. Entre ellas, la de Swainson (1835) le pareció la mejor aproximación por ser más natural, aunque aún cargaba con graves defectos, como el del lastre de su sistema quinario metafísico y el de supeditarse a una clasificación artificial de las razas humanas, que le hacía juntar a América del Norte y América del Sur en una sola región, sin distinguir sus notables diferencias faunísticas. En cambio, vuelve a elogiar abiertamente el trabajo de Sclater, quien:

... has succeeded in marking out upon the globe those divisions which not only represent accurately the great facts presented by the distribution of birds, but seem also well adapted to become the foundation for a general system of Ontological regions (Wallace, 1864: 112).

Puso como prueba de las bondades del sistema de Sclater su aceptación general, y señaló que lo único que le faltó fue precisar los límites entre las regiones.

El planteamiento que hizo Wallace de buscar la relación entre diferentes áreas para saber cuáles están más relacionadas entre sí, se inscribía directamente sobre la línea de investigación que había propuesto Sclater. Lo que intentaba ahora Wallace era justamente poner a prueba su sistema de regiones, analizando qué tanto se adecuaban grupos de organismos diferentes a las divisiones ornitológicas de Sclater.

Señaló que, de acuerdo con los trabajos de autores diversos, en general son válidas para reptiles, anfibios (con la excepción de las serpientes de Japón, que tienen afinidades tropico-asiáticas, mientras que sus batracios se relacionan más bien con los de la región Paleártica), mamíferos y 'conchas terrestres'. Sin embargo, a diferencia de su trabajo sobre la zoogeografía de la región Malaya, en el cual había omitido a los insectos y las plantas, grupos que no se adecuaban al patrón de aves y mamíferos, esta vez los reconoció como grupos importantes, cuyas distribuciones no se correspondían con las

regiones de Sclater. Así, por ejemplo, mientras que los mamíferos y las aves de las Molucas y Nueva Guinea son de afinidad claramente australiana, su entomofauna se asemeja a la de la India; tampoco los insectos de la porción austral de Sudamérica se relacionan con las formas vecinas neotropicales.

Si bien Wallace aceptó en términos generales las ventajas de la regionalización de Sclater, ahora también admitió la existencia de anomalías, entendiendo como tales los casos de grupos de organismos cuya distribución no coincide con las regiones ornitológicas de Sclater. Elaboró entonces explicaciones sobre varios casos de discrepancias partiendo de la premisa de que en principio pueden explicarse como el resultado obvio del proceso de evolución por selección natural. Esta tesis la habían estado sosteniendo Darwin y Wallace desde años atrás y contrastaba marcadamente con la antigua y extendida doctrina que entendía a las regiones biogeográficas como el producto de creaciones separadas. Las causas de las anomalías, según la nueva versión de Wallace, podían explicarse de una manera muy simple:

- 1°. La tendencia de las especies a difundirse por sí mismas sobre áreas amplias, convirtiéndose algunas de ellas en especies dominantes.
- 2°. La existencia de barreras que dificulten o impidan esa difusión.
- 3°. El reemplazamiento progresivo de especies por formas relacionadas que continuamente surgen en el mundo orgánico.
- 4°. Los cambios correspondientes en la superficie, que han provocado la destrucción de barreras viejas y también han creado otras nuevas.
- 5°. Cambios de clima y de las condiciones físicas, que frecuentemente favorecen la difusión y el incremento de un grupo, mientras que conducen a la extinción o el decremento de otro.

Puede verse que en esta explicación apareció ya, claramente, la dispersión a través de barreras como el proceso fundamental en la conformación de los patrones de distribución. Ello resulta notoriamente contrastante con los trabajos previos, en los que asignaba a la dispersión un papel meramente subsidiario. Asimismo, Wallace introdujo

otro concepto al cual no se había referido en sus trabajos previos, que era el de la faunas dominantes. Se comprometía así con el mecanismo darwinista de selección natural como explicación de los patrones de distribución. El cómo surgían y se modificaban las especies ahora tomaba el lugar central; el dónde y cuándo se distribuían, que eran las preguntas que le interesaban al principio, quedaban relegadas a un plano secundario.

Wallace explicó primero las discrepancias del caso de Japón, cuyas serpientes son de la India mientras que sus batracios son paleárticos. Supuso que Japón estuvo unido con el norte de Asia (de hecho casi lo está mediante dos cadenas de islas), de donde provinieron sus aves, mamíferos y batracios. No llegaron serpientes del norte de Asia simplemente porque allí no las había, pues estos organismos no se distribuyen en latitudes tan frías. En un período posterior, Japón pudo haberse unido con el sur de Asia mediante las islas Loo-choo y Madjicosima, de donde llegaron las serpientes de la India. Éstas pudieron establecerse fácilmente al no encontrar competidores en Japón; en cambio, los mamíferos, batracios y aves de la India se encontraron con sus congéneres paleárticos que rechazaron la invasión. De esta manera, las serpientes de Japón son un caso excepcional que no invalida ubicar a este país en la región Paleártica.

Otro caso, que en principio considera mucho más difícil de explicar, es el de los insectos de la porción australiana del Archipiélago Malayo. Por un lado, Australia posee formas y géneros totalmente peculiares de escarabajos lamellicornios, bupréstidos y curculiónidos. En cambio, Wallace se percató que en Nueva Guinea y las Molucas hay pocos lamellicornios, además de que sus bupréstidos y curculiónidos son afines a los de la India más que a los de Australia.

Esta discrepancia la explicó por dos causas a las que anteriormente les había negado importancia: (1) las condiciones físicas del entorno, en particular la vegetación y el clima, factores de los cuales, afirmó, los insectos son altamente dependientes, y (2) la gran capacidad de dispersión que tienen estos organismos, que les permiten superar barreras de agua, a diferencia de los vertebrados. Es decir, que al explicar la distribución de los insectos, Wallace le asignó mayor peso a las *estaciones* que a las *habitaciones*, a

las condiciones que hoy llamaríamos ecológicas que a las históricas. Con estos elementos elaboró una narración explicativa: Australia es la porción más antigua de esta región, lo que dedujo de su gran riqueza en formas peculiares. Sus insectos están adaptados a un clima seco y una vegetación arbustiva. Posteriormente, cuando surgieron las islas Molucas y Célebes y se cubrieron de selvas densas y húmedas, los insectos australianos no pudieron colonizarlas por estar adaptados a otras condiciones, de tal suerte que fueron sustituidos por formas ya adaptadas a condiciones similares que llegaron mediante dispersión desde la India. En cambio, los mamíferos australianos sí fueron capaces de adaptarse a estas nuevas condiciones.

Sin embargo, Wallace encontró otros grupos de insectos más antiguos cuya distribución se adaptaba bien a las divisiones de Sclater y coincidía con la distribución de los vertebrados. Esta entomofauna ancestral fue superada y desplazada por inmigrantes competitivamente superiores. A pesar de que los elementos alóctonos sean excesivos, Wallace mantuvo la validez del sistema de regiones de Sclater, argumentando que la ubicación de estas áreas debía hacerse con base en los elementos aborígenes.

Los insectos de la porción austral de Sudamérica son otro caso de distribución anómala, ya que tienen poca relación con sus vecinos de la América tropical. Las mariposas de Chile, por ejemplo, se asemejan más bien a las de la región Neártica. En cambio, ciertos grupos de coleópteros muestran afinidades diversas. Algunos se asemejan tanto a formas australianas como neotropicales, mientras que otros más se relacionan con formas norteñas. Además, lo poco que se conoce de otros grupos de insectos apunta hacia resultados diferentes. Wallace concluyó que, en general, existen muchas formas de insectos que no se adaptan a las regiones de Sclater.

Se percató un cierto patrón de afinidades entre el sur templado de Sudamérica y la región templada del norte que se cumple tanto para insectos como para plantas, al cual explicó como resultado de la glaciación, que permitió a las formas norteñas cruzar el ecuador y establecerse en las latitudes templadas de América del Sur. Posteriormente, al

calentarse el clima, estos grupos pudieron persistir solamente en los extremos templados de América. Dicho de otra manera, las condicionantes climáticas y paleoclimáticas han sido determinantes en la distribución geográfica de estos grupos.

Así, después de poner a prueba el sistema de regiones de Sclater, lo que Wallace encontró fue que diferentes grupos indicaban diferentes relaciones entre las áreas. Comenzaron a surgir cada vez más anomalías. Fue entonces cuando surgieron tensiones en sus ideas biogeográficas. La dispersión ya no podía pasarse por alto como un factor menor, pues alteraba sensiblemente las regiones naturales. Sin embargo, a pesar de asignarle un papel mucho más importante, mantuvo su apoyo a las regiones de Sclater.

Con todo, Wallace pareció resistirse a renunciar por completo a su extensionismo inicial. Al referirse a las afinidades entre los insectos y plantas de las tierras meridionales, apuntó:

A great part of the southern portion of America is of more recent date than the central tropical mass, and must have had at one time a closer communication than at present with the antarctic lands and Australia, the insects and plants of which finding a congenial climate, established themselves in the new country, being only feebly opposed by the few northern forms which had already or soon after migrated there (Wallace, 1864: 120).

No obstante, en seguida reconsideró y razonó que los *Opossum* americanos, aunque tienen una clara afinidad con los mamíferos de Australia, eran un caso aislado, por lo que no constituían evidencia suficiente para indicar una continuidad terrestre. Era más probable suponer que los marsupiales se extendían por todas partes durante el Eoceno, y entre ellos, los *Opposum* quedaban como los remanentes que sobrevivieron en América.

Así, fue entonces cuando Wallace introdujo ahora elementos importantes, ausentes en sus trabajos previos, como modeladores de los patrones biogeográficos: la capacidad de dispersión, la influencia paleoclimática, la selectividad de las barreras, las condiciones locales y la capacidad competitiva, en vez de sólo grandes y antiguas extensiones terrestres. El tono de su explicación cambió sensiblemente; ahora era más casuístico. Así, por ejemplo, explicó la peculiaridad de la entomofauna del sur templado de Sudamérica por selectividad de barreras:

This difference in the adaptive capacity of groups, combined with an unequal power of diffusion, will cause that various kinds of barriers to be sometimes more and sometimes less effective. For example, when a mountain range has attained only a moderate elevation it will already completely bar the passage of many insects, while mammalia, birds, and reptiles, more capable of sustaining different conditions, will readily pass over it. On the other hand, an arm of the sea, or even a wide river, will completely isolate most mammals and many reptiles, while insects have still various means of passing it (Wallace, 1864: 121).

Al final del artículo, Wallace terminó por suscribirse al modelo permanentista. Su conclusión fue que las regiones de Sclater no habían superado la prueba empírica, aunque seguían siendo válidas en general:

Taking the various facts and arguments now brought forward into consideration, it appears evident that no regions (be they few or many in number) can be marked out, which will accurately represent the phenomena of the geographical distribution of all animals and plants. The distribution of the several classes, orders, and even families, will differ, because they differ in their diffusibility, their variability, and their mode of acting and reacting on each other, and on the external world. At the same time, though the details of the distribution of the different groups may differ, there will always be more or less general

agreement in this respect, because the great physical features of the earth – those which have longest maintained themselves unchanged – wide oceans, lofty mountains, extensive deserts – will have forbidden the intermingling or migration of all groups alike, during long periods of time. The great primary divisions of the Earth for purposes of Natural History, should, therefore, correspond with the great permanent features of the earth's surface – those that have undergone least change in recent geological periods. Later and less important changes will have led to discrepancies in the actual distribution of the different groups, but these very discrepancies will enable us to interpret those changes, of which they are the direct effects, and very often the only evidence (Wallace, 1864: 122).

En su artículo anterior sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860), había afirmado que la división que había hecho Sclater de esta región era válida para cualquier rama de la zoología. Ahora, después de revisar las anomalías, las regiones de Sclater que tanto había ponderado, no eran ya las divisiones ontológicas de la superficie terrestre, sino más bien, artefactos convencionalmente convenientes. Si se mantienen es porque coinciden con los rasgos permanentes de la superficie terrestre, y si bien representan la mejor aproximación de las divisiones primarias de la Tierra para los propósitos de la Historia Natural, parecen ser incorrectas para grupos con grandes capacidades de difusión y poca adaptabilidad a los cambios de condiciones. Hizo la misma recomendación que había hecho Sclater: continuar el estudio de la distribución de grupos menos conocidos, particularmente de las plantas, para probar si cada región tiene su flora particular indígena o bien si se ha modificado excesivamente por las oleadas sucesivas de invasiones de elementos extranjeros. Recomendó poner especial atención en la distribución de géneros relacionados para ver el grado de acuerdo o discrepancia que guardasen respecto con la distribución de los grupos mejor conocidos. Adquirido ese conocimiento, se podría evaluar con más fundamento si las regiones de Sclater seguían siendo las mejores.

Como se ha podido ver, es en este trabajo donde aparece sorpresivamente la defensa de la tesis que afirma la permanencia de los principales rasgos de la superficie terrestre. A partir de entonces, se convirtió en uno de los enunciados fundamentales de su modelo biogeográfico.

Aunque Wallace siguió aceptando las regiones de Sclater, ya no lo hizo tanto porque fueran las divisiones naturales, sino porque representaban la mejor solución de compromiso entre los rasgos permanentes de la Tierra y las capacidades diferenciales de difusión de los organismos.

On the physical geography of the Malay Archipelago fue leído ante la *Royal Geographical Society* en la reunión del 8 de junio de 1863 y publicado ese mismo año en el *Journal* de la sociedad. El trabajo *On some anomalies in zoological and botanical geography* fue leído con otro título (*On the geographical distribution of animal life*) el 31 de agosto de 1863 en la reunión de la sección de zoología y botánica de *The British Association for the Advancement of Science* y publicado *in extenso* en enero del siguiente año (Smith, 2002). En menos de tres meses Wallace había cambiado su modelo biogeográfico.

En 1864, el mismo año en que se publicó *On some anomalies ...* apareció también un artículo de Sclater sobre los mamíferos de Madagascar (Sclater, 1864). Al igual que Wallace, Sclater se proponía explicar una anomalía: la distribución de los lemúridos. Comenzaba estableciendo que es bien conocido el hecho de que las diferentes partes del mundo están caracterizadas por poseer grupos especiales de vegetales y animales (la ley de Buffon), y que, como regla general:

... tracts of land as are most nearly contiguous have their Faunae and Florae most nearly resembling one another; while *vice versa*, those that are farthest asunder are inhabited by most different forms of animal and vegetable life. When any exception to this rule occurs, and two adjacent lands possess dissimilar forms, or two regions far apart exhibit similar

forms, it is the task of student of geographical distribution to give some reason why this has come about, and so to make the "exception prove the rule" (Sclater, 1864: 213).

Madagascar está separada de la costa oriental de África por más de 200 kilómetros, con islas en medio, mientras que está muy alejada de la India y América. De acuerdo con la ley de la distribución (que no es sino la ley de Wallace), continúa Sclater, la fauna de Madagascar debería de ser del mismo tipo que la africana. Sin embargo, los numerosos grupos de mamíferos característicos de la región Etiópica, como rumiantes, paquidermos, proboscídeos, monos y grandes carnívoros, están completamente ausentes en Madagascar, y su lugar es ocupado por miembros de la familia inferior de los lemures. En esta isla de fauna peculiarísima, existe el mayor número de especies de lemures; otras más habitan África y el escaso resto habita en el sureste de Asia. En Madagascar existen además unas especies raras de insectívoros que se relacionan con el género *Solenodon*, el cual se halla confinado a las Indias Occidentales, separadas de Madagascar por todo el Continente Africano y el vasto océano Atlántico. Para explicar el origen de la fauna malgache, que no se adapta a la ley general, Sclater propuso que:

1. Madagascar y las Islas Mascareñas deben haber estado aisladas durante mucho tiempo, según se deduce de su peculiarísima fauna
2. Debe haber existido una conexión de tierra anterior entre Madagascar y la India
3. También debe haber existido una conexión terrestre entre Madagascar y el Nuevo Mundo

De esta manera, Sclater concluyó:

To conclude, therefore, granted the hypothesis of the derivative origin of species, the anomalies of the Mammal-fauna of Madagascar can best be explained by supposing that, anterior to the existence of Africa in its present shape, a large continent occupied parts of the Atlantic and Indian Ocean stretching out towards (what is now) America on the west, and to India and its islands on the east; that *this continent was broken up into islands, of which some became amalgamated with the present continent*

of Africa, and some possibly with what is now Asia – and that in Madagascar and the Mascarene Islands, we have existing relics of this great continent, for which as the original focus of the “Stirps Lemurum”. I should propose the name Lemuria! (Sclater, 1864: 219). [cursivas mías]

Como se puede apreciar, la estructura de esta explicación narrativa es prácticamente la misma que había empleado Wallace para el caso de las Célebes en su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Sin embargo, si bien Sclater seguía propugnando a favor de hipótesis extensionistas, ahora Wallace abogaba por la tesis de la permanencia de océanos y continentes.

Posteriormente, Wallace escribiría su libro clásico, *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), en el que incluyó buena parte de las ideas que había desarrollado en los trabajos previos. La obra refleja los conflictos y las tensiones entre sus concepciones extensionista y permanentista. Mantuvo aún como uno de los hechos más notables de la distribución orgánica la marcada separación que existe entre las porciones oriental y occidental de la región, así como su tesis movilista de la superficie terrestre, destacando los cambios importantes que había sufrido la geografía física de la región, que sin duda habían afectado la distribución de la vida:

Es un hecho ya aceptado en general que la distribución actual de las cosas vivas sobre la superficie de la tierra es primordialmente el resultado de las últimas series de cambios que ésta ha sufrido. La geología nos enseña que la superficie de la Tierra y la distribución de tierra y agua están cambiando lentamente en todas partes (Wallace, 1997 (1890): 38).

Afirmó que la diferenciación biótica de las islas ocurría en función del tiempo transcurrido desde que emergieron y de la profundidad del océano que las separaba de tierra firme. No había que perder de vista, advertía Wallace, que la reconstrucción de las secuencias de separaciones basadas en mera distancia geográfica podían ser

engañosas. Así por ejemplo, la fauna de Sumatra tenía mayor afinidad con la de Borneo que con la de Java, a pesar de que entre Sumatra y Java hay menor distancia que entre Java y Borneo.

Pero ahora le concedía más importancia a la dispersión, que antes había desdeñado, y añadía como tercer factor los medios de diseminación de los organismos, “que de forma tan excelente expusieron Lyell y Darwin”. Concluyó que había ocurrido una subsidencia del archipiélago, que atribuyó primero a la gran cantidad de material expelido de los volcanes y después, en una nota al pie de página (p 42) de la última edición (1890), al depósito de materiales provenientes de las erupciones volcánicas.²⁴

Vale resaltar dos puntos: (1) En *The Malay Archipelago*, Wallace atribuyó los cambios en la disposición de tierras y mares solamente a movimientos verticales de pequeña escala. Ya no hizo referencia a grandes subsidencias o elevaciones de los océanos. Las áreas de tierra emergida podían aproximarse entre sí por levantamientos de piso oceánico somero así como por un aumento en la depositación de material en los bordes continentales producido por actividad volcánica; (2) existía una relación directa entre profundidad del océano y tiempo de aislamiento.

Wallace de nuevo expuso el caso de las Célebes, destacando que a pesar de la posición central de este grupo de islas en el archipiélago, entre las Filipinas, Borneo, las Molucas y las islas del grupo Timor, inesperadamente no concentra toda la riqueza del archipiélago, sino que por el contrario, son pobres en sus producciones naturales y contienen una alta proporción de formas endémicas. Su marcada individualidad y las relaciones inesperadas que muestran sus formas peculiares con regiones distantes resulta de lo más sorprendente. También mantuvo la interpretación que ya había dado a estos singulares hechos de distribución en su trabajo sobre la

²⁴ A este respecto, se ha señalado que si bien las ideas geológicas sustentadas por Wallace actualmente ya solo son de interés histórico, sus ideas biogeográficas siguen siendo discutidas (Michaux, 2000).

zoogeografía del archipiélago (Wallace, 1860): las Célebes constituyen un grupo muy antiguo y su alto grado de individualidad implica una diferenciación que llevó mucho tiempo. Incluso volvió a referirse al mítico continente de Lemuria, ideado por Sclater, para explicar la notable distribución de los lemúridos, que se distribuyen en Madagascar, África, la península de la India y el Archipiélago Malayo. Sin embargo, es de destacar que en el pie de página de la décima edición (Wallace, 1997 (1890): 318) se retracta abiertamente, afirmando que postular la existencia de Lemuria es innecesario y remitiendo al lector a la explicación que había dado en su libro *Island Life* (Wallace, 1880).

Cuando escribió su gran obra sobre la zoogeografía insular, Wallace ya había virado completamente en sus concepciones. Allí se refiere a Lemuria como un 'supuesto' continente, cuya hipotética existencia no explica los hechos actuales de distribución, pues además de lemúridos, vivérridos e insectívoros, África y el sur de Asia deberían compartir otros grupos, como monos, ardillas, antílopes, venados, zorros y osos. En todo caso, tendría que haber existido antes de que aparecieran los grupos superiores de mamíferos, quizá en el Mioceno temprano. La explicación que dio Wallace en la última versión de su modelo fue que los grupos compartidos entre Madagascar y el sur de Asia llegaron del norte, del mismo modo en que llegaron varios grupos superiores, los cuales ya existían al menos desde el Mioceno tardío en Europa, que entonces gozaba de un clima subtropical (Wallace, 1902: 424). En el caso de las aves de afinidad surasiática que habitan el oriente de Madagascar, explora la posibilidad de que llegaron vía islas intermedias entre África y el sureste asiático, ahora subsumidas, de cuya antigua existencia habían quedado como evidencia una serie de bancos arrecifales someros separados por grandes profundidades. En este libro, que fue su último trabajo importante sobre biogeografía, la hipótesis de Lemuria le parecía a Wallace tanto insuficiente como innecesaria para explicar los hechos actuales de distribución, siendo:

... a good example of the survival of a provisional hypothesis which offers what seems an easy solution of a difficult problem, and has

received an appropriate and easily remembered name, long after it has been proved to be untenable (Wallace, 1902: 427).

Sin embargo, a pesar de las aclaraciones *a posteriori* de Wallace insertadas como pies de página, *The Malay Archipelago* sigue siendo una crítica contra la explicación dispersionista. Después de analizar la fauna de Sumatra razona que, con excepción de los murciélagos, no podrían haber llegado por dispersión otros mamíferos, como monos, roedores e incluso carnívoros, pues aun en el caso de los que son grandes nadadores, como los osos, el admitir tantos casos de dispersión resulta francamente excesivo frente a la hipótesis más simple y más sencilla de una antigua unión entre las islas de la Sonda y el continente asiático. Su conclusión fue clara:

Parece que estos hechos afirman con absoluta certeza que en algún período anterior ha habido una conexión entre todas estas islas y el continente y el hecho de que la mayoría de estos animales comunes a dos o más de las islas muestre poca variación o ninguna, sino que con frecuencia son absolutamente idénticas, indica que la separación debió ser reciente en términos geológicos, es decir, no anterior al nuevo Plioceno, cuando los animales terrestres comenzaron a asimilarse a los que existen en la actualidad (Wallace, 1997 (1890): 174-175).

Ni siquiera la distribución de los propios murciélagos, que son los mamíferos con mayor capacidad de alcanzar islas lejanas, puede explicarse por dispersión, ya que si ésta fuera la causa, se esperaría 'una uniformidad de especies casi perfecta en toda la región' (Wallace, 1997 (1890): 175), lo cual no ocurre, pues cada isla presenta especies de murciélagos casi tan distintos como los demás grupos de mamíferos. Por tanto —concluyó Wallace— la única causa suficiente de la distribución orgánica en el archipiélago era que hubiera existido una conexión antigua de todas las islas de la Sonda con el continente. Para ello bastaría con que hubiera sucedido una elevación de tan sólo 300 pies.

Cuando comparó la mastofauna de las tres islas mayores de la porción indomalaya, Sumatra, Java y Borneo, citó varios casos de especies de mamíferos (elefante, oso, tapir) que son comunes a Sumatra y Borneo pero no se encuentran en Java. Aún más, destacó que este patrón se presentaba en diferentes grupos, incluidos mamíferos, aves e insectos. Sin embargo, el tigre se encuentra en Sumatra y Java pero no en Borneo y esta excepción a la regla la explicó por dispersión (ya antes Lyell había consignado la gran habilidad natatoria de los tigres) o bien por su posible extinción en Borneo. De cualquier forma, queda claro que es el cambio geológico y no la dispersión lo que “explica la distribución activa de la vida animal en estos países, distribución que muchas veces presenta fenómenos tan extraños y contradictorios que, si no se toman en cuenta esos cambios, no podemos siquiera imaginar cómo ha podido tener lugar.” (Wallace, 1997: 182). Resulta así que durante la primera parte de su viaje al Archipiélago Malayo, Wallace veía a la dispersión como un proceso subsidiario, al que sólo recurrió para explicar los casos que se salían del patrón general²⁵.

En *The Malay Archipelago* también se mantuvo la refutación a la tesis del determinismo ecológico de corte linneano (Llorente *et al.*, 2000), repitiendo casi textualmente lo que había dicho en *On the physical geography...* (Wallace, 1863), como puede apreciarse en el siguiente párrafo:

Hay que destacar además – y se trata de un punto muy interesante relacionado con las teorías sobre la dependencia de las formas especiales de vida, respecto a las condiciones externas – que esta división del archipiélago en dos regiones, caracterizada por una sorprendente diversidad en sus productos naturales, no corresponde de ningún modo a las principales condiciones físicas o climáticas de la

²⁵ Un siglo después, los biogeógrafos vicariancistas (*v. gr.* Nelson y Platnick, 1984) verían a la dispersión y a la extinción como factores de ‘ruido’ biogeográfico, que podían enmascarar el reconocimiento de patrones biogeográficos.

superficie. La gran cadena volcánica atraviesa ambas partes y no parece producir ningún efecto en la integración de los productos de ambas. Borneo se parece mucho a Nueva Guinea, no sólo en su enorme tamaño y ausencia de volcanes sino en la variedad de su estructura geológica, en la uniformidad de su clima y en el aspecto general de la vegetación selvática que cubre su superficie. Las Molucas son la contraparte de las Filipinas en estructura volcánica, suma fertilidad, selvas frondosas y terremotos frecuentes; y Bali, con el extremo oriental de Java, tiene un clima casi tan seco y un suelo casi tan árido como el de Timor. Aun así, entre estos grupos de islas que se corresponden, contruidos como si siguieran el mismo modelo, sometidos al mismo clima y bañados por los mismos océanos, existen los mayores contrastes posibles cuando comparamos sus producciones animales. La antigua doctrina que defiende que las diferencias o similitudes en las diversas formas de vida que habitan los diferentes territorios se deben a diferencias o similitudes físicas equivalentes en los mismos territorios, en ningún otro caso se encuentra ante una contradicción tan palpable y directa. Borneo y Nueva Guinea, tan parecidas físicamente como pueden serlo dos territorios distintos, son zoológicamente tan extremos como dos polos opuestos; en tanto que Australia, con sus vientos secos, abiertas planicies, desiertos pedregosos y clima templado, produce a pesar de todo aves y cuadrúpedos que están estrechamente relacionados con los que habitan las selvas calientes, húmedas y exuberantes que cubren las llanuras y montañas de Nueva Guinea (Wallace, 1997 (1890): 46-47).

Entonces es la historia geológica y no las condiciones físicas lo que explica principalmente los patrones de distribución orgánica. Apunta que incluso las razas humanas coinciden con esta línea divisoria, distinguiéndose cada una por características físicas, mentales y morales totalmente distintas: del lado occidental, los malayos; del oriental, los papúas, aunque en el caso de la especie humana, la separación no es tan marcada debido a que el hombre se puede desplazar mejor que los animales y a que las razas superiores tienen el poder de asimilar o desplazar a las

inferiores; aquí comenzaba a introducir las premisas de razas o especies dominantes que desplazan a las débiles, como se deduciría a partir del mecanismo de la selección natural.

En Java, Wallace quedó impresionado al encontrar que la vegetación del cono extinto del volcán Pangerango era notablemente similar a la vegetación europea. Le pareció que ello no podía explicarse por dispersión de las semillas, ni por haber sido transportadas por aves y menos aún por la extravagante idea de las creaciones separadas. Wallace lo explicó por causa del último período glaciario, cuando la flora ártica se extendía mucho más hacia el sur. Posteriormente, cuando subió la temperatura, las especies adaptadas a condiciones frías se fueron retrayendo hasta quedar confinadas a la región templada y a las cumbres montañosas de los países meridionales. Sin embargo, como se verá más adelante, en la última versión de su modelo terminó por explicar las similitudes florísticas de los picos montañosos mediante la dispersión de las semillas y no por los cambios climáticos causados por las glaciaciones. Curiosamente, la ecología de la dispersión y la colonización fue sustituyendo los cambios históricos, tanto climáticos como tectónicos.

Si bien medio siglo antes Augustin De Candolle había establecido la primera clasificación regional de la superficie terrestre con base en la distribución de los grupos vegetales, Wallace consideró que las plantas no eran adecuadas para el análisis biogeográfico. Según él, ello se debía a su gran capacidad de dispersión, que les permitía distribirse de manera más extensa que los animales. Además, presentaban otro inconveniente mayor: sus relaciones genealógicas eran menos conocidas que las de los animales. Wallace propuso entonces una regla para la biogeografía: los organismos que más se acercaran a las formas superiores de la naturaleza y menos se dispersaran, serían más adecuados para delimitar regiones. De aquí que considerara a los mamíferos y las aves los grupos idóneos. Los insectos, que dependen en mayor grado del clima y la vegetación y que poseen modos de dispersión más eficaces, eran menos adecuados para ese fin, aunque no tanto como las plantas, las cuales incluso se mezclan entre regiones adyacentes.

Hay un punto que merece destacarse en estas ideas: en el comentario de Wallace está implícito el reconocimiento de que sólo los grupos restringidos a una región son adecuados para hacer reconstrucciones históricas de la geografía. Es interesante hacerlo notar, pues esta idea supone concebir a las regiones zoológicas como individuos históricos *sensu* Hull (1975)²⁶ y contrasta con la que sostuvo posteriormente al concebirlas como meros constructos artificiales, convenientes para propósitos didácticos.

Al referirse a la estrecha relación entre las aves y los mamíferos de Australia y Nueva Guinea, Wallace denotó con particular claridad su concepción de la clasificación de las regiones biogeográficas en un sentido genealógico, mientras que rechazó el determinismo ecológico según el cual la distribución espacial de los organismos se explica por las condiciones del entorno:

Cuando tomamos en cuenta la asombrosa disimilitud de ambas regiones en todas las condiciones físicas que alguna vez se supuso que determinaban las formas de vida – Australia con sus abiertas planicies, desiertos pedregosos, ríos secos y clima templado y variable; Nueva Guinea, con sus frondosas selvas, uniformemente caliente, húmeda y siempre verde –, esta gran similitud en sus productos es casi pasmosa y apunta de modo inconfundible a un origen común (Wallace, 1997 (1890): 626).

Wallace (1997) reconoció que por muy diversos que sean los efectos del clima y por muy desiguales que sean los medios de dispersión, nunca llegarán a borrar por completo las divisiones naturales.

²⁶ Los *individuos* se contraponen a las *clases*. Estas últimas se distinguen principalmente por no tener una acotación espacio-temporal y por estar definidas *intensionalmente*, es decir, mediante una serie de atributos que son necesarios y suficientes para pertenecer a la clase; los individuos históricos, por

En síntesis, se puede afirmar que el viaje de Wallace al Archipiélago Malayo fue fundamental para el desarrollo teórico de la biogeografía. Durante los primeros años sostuvo que la explicación de la distribución de los organismos terrestres debería buscarse en los episodios de separación y unión de porciones terrestres, provocados respectivamente por hundimientos y levantamientos del piso oceánico o por cambios paleoclimáticos; en cambio, los episodios de dispersión eran de poca importancia como causa de la distribución espacial de la vida²⁷. Estas ideas tienen su expresión más clara en sus trabajos sobre la zoología y la geografía física del Archipiélago Malayo (Wallace, 1960; 1963) y también se reflejan en buena parte de *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), con excepción de las notas y los comentarios en ediciones posteriores, los cuales translucen ya el abandono de su posición extensionista. Sin embargo, a partir de su artículo sobre las anomalías biogeográficas (Wallace, 1864), cambió sustancialmente su modelo. Al no admitir ya más las extensiones terrestres como explicación de las distribuciones disjuntas, asignaba ahora a la dispersión y a las condiciones físicas una importancia que antes había negado como factores causales de los patrones de distribución orgánica.

Las concepciones más importantes expresadas por Wallace durante su primer etapa en el Archipiélago Malayo son, de manera resumida:

1. La superficie terrestre ha sufrido cambios importantes, principalmente levantamientos y hundimientos. Del estudio de la distribución animal, una conclusión es clara: lo que es ahora tierra antes ha sido mar, y lo que es hoy mar antes fue tierra, y estos cambios han acontecido muchas veces. La posición relativa de mares y continentes puede haber variado sensiblemente a lo largo del tiempo.
2. La tierra y los animales evolucionan conjuntamente.

su parte, sí tienen una acotación espacio-temporal y son distinguibles por su singularidad histórica (De Queiroz y Donoghue, 1988).

²⁷ Dicho de otra manera (inevitablemente presentista), en el tiempo en que Wallace escribía *The Malay Archipelago*, consideraba más importante a la vicarianza que a la dispersión como explicación de los patrones biogeográficos.

3. Las formas orgánicas no están distribuidas de manera azarosa, sino en regiones bien delimitadas.
4. La afinidad faunística entre diferentes áreas indica antiguas conexiones terrestres.
5. El patrón actual de distribución terrestre es resultado primariamente de: (a) las barreras que aíslan y de las conexiones que unen; y secundariamente de (b) las capacidades dispersorias de los organismos.
6. Es la historia geológica y no las condiciones físicas la causa de los patrones de distribución.
7. La dispersión es del todo insuficiente para explicar el hecho de que existan regiones de endemismo claramente discernibles; más bien, este fenómeno tiende a desdibujarlas, aunque con poca eficacia.
8. Las regiones biogeográficas son entidades naturales, es decir, válidas para cualquier grupo de animales; los patrones espaciales de distribución de distintos grupos de organismos son coincidentes.
9. La dispersión sólo es una explicación válida para: (a) los casos aislados que se salen del patrón general; y (b) las islas oceánicas, es decir, aquellas que nunca han estado unidas a un continente.
10. El estudio de la distribución orgánica es la clave para la reconstrucción histórica de los cambios que ha sufrido la geografía.

Sin embargo, a partir de su artículo *On some anomalies...* (Wallace, 1864), sus ideas se transformaron notoriamente, pues sostuvo que:

1. La dispersión es un fenómeno fundamental en la conformación de los patrones biogeográficos.
2. Las condiciones físicas también son importantes, en tanto que favorecen la proliferación de ciertos grupos y la extinción de otros.
3. Las capacidades diferenciales de competencia, difusión y adaptación de los distintos grupos de organismos son factores que moldean los patrones biogeográficos.

4. la superficie terrestre ha permanecido esencialmente constante en sus rasgos principales a través de los períodos geológicos.
5. la distribución de muchos grupos de organismos, especialmente los que poseen grandes capacidades dispersorias, no se adapta al sistema de regiones biogeográficas.

Capítulo 6

La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace.

Parte IV. La consolidación del modelo permanentista: *The Geographical Distribution of Animals*

Ya convertido al permanentismo, Wallace escribió su obra clásica de biogeografía, *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876), en la que popularizó las regiones zoogeográficas propuestas anteriormente por Sclater. Darwin pensaba que el desarrollo de un sistema general de la zoogeografía ilustraría excelentemente la gran utilidad de la teoría evolutiva como guía para la investigación científica.

Las regiones zoológicas habían sido un paso muy importante para Darwin en el desarrollo de su teoría. Aunque usó el concepto de regiones e incluso un mapa de las regiones mastozoológicas desde la formulación temprana de su teoría sobre la descendencia, las regiones en sí mismas fueron perdiendo importancia en sus escritos posteriores a *On the origin...* Su interés se dirigió a los procesos de selección natural, el origen de las adaptaciones y el significado evolutivo de ciertos patrones, como las distribuciones alpinas disyuntas, más que en el patrón general de regiones (Camerini, 1993: 717-718). Sin embargo, ahora les volvía a asignar importancia. Disculpándose por no poder llevar a cabo tan ingente trabajo, invitó a Wallace para que realizara una obra general sobre zoogeografía. Desde su aparición, *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876) obtuvo el apoyo irrestricto de Darwin, a pesar de que entre ambos había diferencias respecto a varios puntos de la teoría evolutiva. Darwin la reconoció como una obra no sólo estratégica, sino además brillante, que reforzaba sólidamente la teoría de la descendencia con modificación y constituía la base de todo el trabajo futuro sobre biogeografía. Hooker la calificó como el trabajo más importante sobre distribución, junto con la *Geographie Botanique* de Alphonse de Candolle.

En el prefacio, Wallace declaró que esta obra era un intento por resumir la información existente sobre los hechos de la distribución y explicarlos con base en las leyes establecidas de la física y del cambio orgánico. Estableció que su interés era conocer las causas de la distribución actual y pasada, y que el impulso que lo había llevado a la realización de ese proyecto, que había permanecido latente durante varios años, había sido la persuasión del Prof. Newton, del Dr. Sclater y del mismo Darwin.

Wallace emprendió la revisión de los problemas de distribución orgánica a nivel mundial. Lo acreditaban para esta empresa su enorme experiencia de campo, que incluía el conocimiento directo de Europa, Sudamérica, Malasia y parte de las islas de Australasia, así como la toma directa de datos geológicos. Pero aun con esos antecedentes extraordinarios, no dejaba de ser una empresa formidable. Wallace reconocía que para su realización había enfrentado grandes dificultades, principalmente la escasez de información sobre muchos grupos, la ausencia de trabajos sistemáticos generales y una excesiva confusión en las clasificaciones. Al cerrar el prefacio, Wallace declaró su decidida adhesión al modelo biogeográfico de Darwin, manifestando su aspiración de que su obra fuera la continuación de los capítulos 11 y 12 de *On the Origin of Species*.

Durante los siete años que transcurrieron entre la publicación de *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869) y *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876), Wallace mantuvo una intensa correspondencia con Darwin sobre el tema de las coloraciones brillantes en los machos, que junto con el temprano artículo que había publicado sobre mimetismo, le condujo a desarrollar su teoría general sobre el color. Con estos dos artículos más otros sobre la selección natural, en 1870 publicó *Contributions to the Theory of Natural Selection*.

La idea principal de *The Geographical ...* ya la había establecido 16 años antes en las conclusiones de su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860): el estado preciso de la distribución geográfica de cualquier grupo, permite cartografiar las islas y continentes de épocas anteriores, es decir, la

biogeografía sirve para develar la geografía del pasado. En ese trabajo también había hecho la apología de la biogeografía como disciplina que revelaba lo que la geología no podía resolver sobre los cambios geográficos del pasado, pues esta última solo podía acceder al estudio de los estratos de la tierra emergida y no de los que yacían en el fondo de los océanos.

Wallace advirtió que su trabajo difería de otras obras sobre biogeografía, las cuales no le parecían satisfactorias porque con frecuencia hacían una selección sesgada de hechos, además de que no separaban con claridad entre aquellos hechos verdaderamente importantes y los de menor valor, como tampoco entre grupos de animales de rango desigual. Señala como ejemplo los mapas que había incluido Andrew Murray en su obra sobre distribución de mamíferos. Los mapas habían sido contruidos con grupos de rangos muy heterogéneos, algunos con la distribución de una especie particular, otros con distribuciones de géneros, otros más con porciones de distribuciones de familias o grupos de familias, y con el defecto de que en ocasiones no hacían la más mínima mención de grupos importantes. En la opinión de Wallace, eso no ayudaba a establecer los fundamentos de la ciencia de la distribución sobre bases seguras. En cambio advirtió que él sólo había trabajado con familias de vertebrados terrestres bien estudiadas taxonómicamente, incluyendo todos sus géneros y tomando en cuenta toda la información disponible. Aclaró que no abordaría el estudio de la distribución orgánica a nivel de especies, porque además de que por su gran número resultaría impráctico, representaban las modificaciones evolutivas más recientes, de modo que su distribución no daba cuenta de los cambios geográficos pasados.

También aclaraba que aunque la revisión sistemática de la distribución de familias y géneros había quedado hasta la parte final de la obra, era lo primero que había escrito y la base sobre la que apoyaba el tratamiento de la materia. Tal aclaración parece ser la declaración de principios de un empirista conciente que primero parte de los hechos 'puros y duros' para construir su sistema. Presentó, además, un esbozo provisional sobre la distribución de los mamíferos extintos,

aclarando que tuvo que quitar los mapas, no sólo para reducir el costo y la extensión de la obra, sino porque los mapas tienen la desventaja de resaltar los detalles de la distribución en detrimento de los principios generales.

Nadie antes que Wallace había intentado una obra tan amplia, con la descripción de la distribución actual de los grupos principales de animales terrestres, incluyendo la información paleontológica, y sobre todo, nadie lo había hecho bajo el enfoque evolutivo darwiniano.

Principios y fenómenos generales de la distribución

En la primera parte de *The Geographical Distribution of Animals*, Wallace estableció los principios generales de la distribución orgánica. Empezó por retomar la distinción conceptual de De Candolle dejando asentado que las especies diferentes de plantas y animales no están esparcidas uniformemente. A medida que se aumenta la distancia, aun cuando las condiciones sean prácticamente las mismas, las especies tienen más diferencias. A escala local, las especies cambian según sean los tipos diferentes de suelo o de vegetación. Sin embargo, a una escala espacial más amplia, llama la atención que, aunque las condiciones externas sean prácticamente las mismas, los conjuntos de especies sean diferentes (la ley de Buffon). El primer tipo de cambios constituyen las *estaciones* y se dan a escala local; los cambios a escala geográfica son los de los *hábitats*²⁸. El área total en que habita un tipo particular de animal puede incluir varias estaciones, pero raramente más de un hábitat. Sin embargo, puede haber estaciones tan amplias que incluyan el área de distribución de muchas especies, como las selvas del Amazonas, los desiertos del norte de África, los Andes o los Himalaya. Hay además otra particularidad: a medida que se viaja, se encuentran especies

²⁸ Aquí es donde Wallace abrevia el término habitaciones, original de Augustin De Candolle (1820). Aunque no menciona directamente a De Candolle, es claro que Wallace adopta sus conceptos, probablemente a través de Lyell y hace un cambio menor, contrayendo el término *habitations* por el de *habitats* (con un sentido diferente del que en la actualidad tiene en ecología).

similares a las del área de donde se partió y otras totalmente distintas. Las primeras son las *especies representativas* y las segundas pertenecen a *tipos* distintos. Las primeras representan modificaciones recientes y deben haberse originado en o cerca del área en que habitan; las segundas representan cambios más antiguos.

If we have been observant during our several journeys, and have combined and compared the facts we have collected, it will become apparent that the change we have witnessed has been of two distinct kinds. In our own and immediately surrounding districts, particular species appeared and disappeared because the soil, the aspect, or the vegetation, was adapted to them or the reverse. The marshes, the heaths, the woods and forests, the chalky downs, the rocky mountains, had each their peculiar inhabitants, which reappeared again and again as we came to tracts of country suitable for them. But as we got further away we began to find that localities very similar to those we had left behind were inhabited by a somewhat different set of species, and this difference increased with distance, notwithstanding that almost identical external conditions might be often met with. The first class of changes is that of *stations*; the second that of *habitats*. The one is a local, the other a *geographical* phenomenon. The whole area over which a particular animal is found may consist of any number of *stations*, but rarely of more than one *habitat*. Stations, however, are often so extensive as to include the entire range of many species. Such are the great seas and oceans, the Siberian or the Amazonian forests, the North African deserts, the Andean or the Himalayan highlands (Wallace, 1876: 4).

Wallace señalaba que según una opinión muy antigua, que todavía sostenían algunos, los diferentes tipos de animales estaban distribuidos por el globo de acuerdo a las diversidades del clima y la vegetación. Reconocía que ciertamente había muchos hechos a favor de esta creencia. Cada región tiene sus habitantes peculiares. Las montañas y las marismas, las planicies y los precipicios rocosos, cada una tienen sus

especies animales, y si no se indaga con más agudeza, podría pensarse que ésta es causa suficiente de por qué cada región y país tiene sus propios animales y carece de otros. Sin embargo, un conocimiento más profundo y detallado demuestra pronto que tal creencia es del todo insuficiente, pues se puede apreciar que países con condiciones físicas muy similares tienen, a pesar de ello, poblaciones animales totalmente distintas. Así por ejemplo, las partes ecuatoriales de África y Sudamérica, el sur de África y Australia o bien Norteamérica y Europa, cada una tienen faunas totalmente distintas. Esto no era sino un rechazo, con mayor evidencia, a la visión linneana de la distribución de las especies.

Es frecuente encontrar especies distintas, aunque relacionadas, a ambos lados de una barrera que impide su migración. Así sucede por ejemplo a ambos lados de los Andes o de las Rocallosas con las especies de aves, mamíferos e insectos. Otras barreras efectivas son los brazos de mar, el clima y la vegetación. Los naturalistas, sostenía Wallace, finalmente habían concluido que las especies surgen por cambios evolutivos lentos y la vieja noción de que cada especie fue creada en el lugar en que habita era cada vez más difícil de sostener.

Al abundar más sobre los principios, Wallace, siguiendo en parte a Lyell y en parte a Darwin, indicó que las características de la superficie terrestre están cambiando lenta y continuamente, acompañadas de un cambio en las especies. De ello resulta que la distribución actual de los animales no es sino el resultado de incontables revoluciones tanto en la naturaleza orgánica como inorgánica, y las diferencias más grandes en las producciones de la naturaleza se deben al mayor aislamiento producido por las barreras más efectivas. Por tanto, es evidente que el estudio de la distribución geográfica de los animales puede ayudar a develar la historia pasada de nuestro planeta, permitiendo conocer cuáles han sido los rasgos más estables y los más recientes de la Tierra o dónde hubo islas o continentes ahora sumergidos, de cuya existencia no hay más evidencia que las producciones vegetales y animales que migraron a las tierras adyacentes. El estudio de la distribución orgánica podría indicar no sólo qué tierras se han sumergido, sino también alguna

idea sobre cuál era su extensión y cuánto tiempo habría transcurrido desde que se sumergieron. Otro principio importante para entender la distribución orgánica es considerar el poder de multiplicación y dispersión de los seres orgánicos, así como la naturaleza de las barreras que limitan su extensión.

De lo anterior puede apreciarse que las bases que estableció Wallace pueden resumirse en los principios de De Candolle y de Lyell. De este último toma la idea del cambio permanente de la Tierra y sus habitantes, aunque a diferencia de Lyell, Wallace discriminó explícitamente entre rasgos mudables y permanentes de la superficie terrestre. Pero Wallace agregaba ahora otro principio fundamental: la evolución orgánica, que tanto Darwin como él habían propuesto. No hay hasta aquí nada que no hubiera dicho ya en el *Archipiélago Malayo*. Sin embargo, esta vez introdujo un cambio notable respecto a sus concepciones anteriores, pues hizo un ataque directo a las concepciones extensionistas. Así, razonó que estos principios nos permitirán:

...to see the bearing of many facts in the distribution of animals that would otherwise be insoluble problems; and what is hardly less valuable, will teach us to estimate the comparative importance of the various groups of animals, and to avoid the common error of cutting the gordian knot of each difficulty by vast hypothetical changes in existing continents and oceans – probably the most permanent features of our globe (Wallace, 1876: 9).

Los medios de dispersión y migración de los animales

El segundo capítulo de *The Geographical Distribution of Animals* comienza planteando el principio malthusiano de la enorme capacidad de multiplicación que tienen los seres vivos. Al usar el mismo razonamiento que había empleado Darwin, Wallace explicó que de no haber un freno, la Tierra quedaría literalmente abarrotada

en poco tiempo. Los animales se dispersarían por todas partes debido a que tienen la tendencia a vagabundear y a que han desarrollado medios de dispersión para remontar los obstáculos naturales que se les presentan. Ello lo ilustró con varios ejemplos, como el de los elefantes que pueden trepar por las rocosas y escarpadas laderas del monte Adam en Ceilán o los tigres que atraviesan incluso brazos de mar y son capaces tanto de soportar el severo frío de Tartaria como el calor de Bengala. Ciertamente otros mamíferos están más limitados en sus vagabundeos, como los monos y lemures, que dependen por completo de los espacios arbolados.

Al igual que Lyell en sus *Principles ...* y que Darwin en *On the Origin...*, Wallace destacó las grandes capacidades dispersoras de cuadrúpedos, moluscos, peces e insectos y consignó casos sorprendentes de dispersión. Refirió un caso que llama la atención por lo insólito: al referirse a las llamadas ‘balsas’, es decir, porciones de tierra desprendidas de los ríos durante las tormentas, adujo que los árboles erectos que llevan consigo podrían actuar como velas de embarcaciones, propulsándolos a mayor distancia.

Wallace concibió a la migración como una mera exageración del instinto de vagabundear en busca de comida que muestran todos los animales. De esta forma, la dispersión ya no es un acontecimiento fortuito y ocasional, sino el resultado de un instinto natural constante y omnipresente en los animales. No escatimó elogios a Darwin por sus contribuciones al conocimiento de las capacidades dispersoras de los organismos: “We are indebted to Mr. Darwin for experiments on the power of land shells to resist sea water ...” (Wallace, 1876: 31).

Sin embargo, al propio Darwin le había costado trabajo aceptar a la dispersión azarosa como proceso causal de la distribución orgánica, según se desprende de su correspondencia. Además de la carta ya citada que le envió a J. D. Hooker (en Burkhardt, 1998: 168-169), había expresado sus dudas en otra carta dirigida a Wallace años atrás:

One of the subjects on which I have been experimenting & which cost me much trouble, is the means of distribution of all organic beings found on ocean islands; & any facts on this subject would be most gratefully received: Land-Molluscs are a great perplexity to me (Darwin, 1 mayo 1857, en Burkhardt, 1998: 173).

Cambio geográfico y cambio orgánico

En el tercer capítulo, Wallace presentó un argumento contrario a las hipótesis extensionistas: dado que la tierra emergida constituye apenas 1/36 del volumen de mares y océanos, es poco probable que en el pasado la cantidad de superficie terrestre haya sido sensiblemente mayor que la actual. En cambio, es posible que gran parte de la tierra haya estado sumergida, lo que habría provocado un mayor aislamiento entre las áreas emergidas. Retomó un argumento fáctico y otro metodológico de Lyell para establecer la premisas permanentistas básicas: (1) los océanos someros casi siempre están cerca de porciones continentales, y (2) es mucho más sencillo suponer modificaciones de tierras y mares sobre la disposición actual que suponer elevaciones o hundimientos de continentes enteros. Con estas bases basta para explicar en general los hechos de distribución orgánica, es decir, la existencia de formas particulares en áreas que actualmente no están aisladas. Ya no requirió entonces especular sobre la existencia de continentes hipotéticos como Lemuria o Pacífica.

Al preguntarse sobre el lugar de origen de los edentados, con representantes en Sudamérica y el Viejo Mundo, Wallace se refirió irónicamente a aquéllos que creaban continentes para explicar casos de distribución:

...and to those who would create a continent to account for the migration of a beetle, nothing would seem more probable than that a South Atlantic continent, then united parts of what are now Africa and

South America. There is however, so much evidence for the general permanence of what are now the great continents and deep oceans, that Professor Huxley's supposition of a considerable extension of land round the borders of the North Pacific Ocean in Meozoic times, best indicates the probable area in which Edentata types originated, and thence spread over much of the Old World and South America. But while in the latter country it flourished and increased with little check, in the other great continents it was soon overcome by the competition of higher forms, only leaving a few small-sized representatives in Africa and Asia (Wallace, 1876: 156).

Después afirmó que la solidez del sistema lyelliano radicaba en que una misma causa se apoyaba por diferentes evidencias. Así, la disminución de la temperatura a partir del Mioceno está apoyada tanto por evidencia geológica (los depósitos formados por glaciares) como paleontológica (fósiles de organismos adaptados a climas fríos).

Luego consideró diferentes factores que afectaban la distribución de los animales. Un cambio físico desencadena una serie compleja de cambios en clima, vegetación y relaciones entre organismos. Así por ejemplo, en Sudáfrica la mosca tse tse no permite que vivan especies introducidas como ganado, caballos y perros, aunque no afecta a cebras, antílopes ni asnos. Sólo después de conocer el efecto de estos factores, además del registro fósil, se podría determinar el lugar de origen y las migraciones de los principales géneros y familias. Fósiles, barreras, cambios geográficos, asociaciones ecológicas y migraciones eran los ingredientes que Alfred Wallace utilizaba en su nuevo modelo biogeográfico. Bajo el punto de vista de Wallace, el procedimiento para encontrar centros de origen es un asunto complicado²⁹. Fue Wallace quien racionalizó el concepto de áreas especiales de

²⁹ Posteriormente, los biogeógrafos dispersionistas de la primera mitad del siglo XX emplearon con poco rigor metodológico una serie de criterios distintos y a veces incluso contradictorios con el fin de localizar los centros de origen de diversos grupos. Sólo por citar algunos, se podrían mencionar el área de máxima diversidad, el área de mayor abundancia, área de individuos de tamaño máximo,

creación. No era que existieran ciertas fuerzas extrañas o misteriosas que operaran allí, como sugería Forbes, sino áreas en donde el principio de selección natural había actuado de manera más intensa. Así, el concepto de ‘centro de creación’ se convirtió con Wallace en el de “centro de evolución”. A partir de Wallace, la biogeografía dispersionista llegó a establecer como protocolo de investigación la búsqueda de centros de origen y de rutas de dispersión. Pero el interés de fondo de esta indagación radicaba en un supuesto de la teoría evolutiva que postulaba la existencia de centros de evolución, bajo la premisa de que hay áreas con mayor importancia evolutiva, que han actuado como centros de radiación y suministro de especies. Era en estas áreas de generación y diversificación de grupos donde se había dado con mayor intensidad y efectividad el proceso evolutivo. Esta tesis se inscribía dentro de la más pura ortodoxia darwinista del modelo de evolución por competencia, según el cual, las especies con mayor capacidad competitiva desplazan a las precedentes en una perenne lucha por la existencia³⁰.

El interés de Wallace por buscar centros de origen se puede entender como el resultado de su oposición al determinismo ecológico, tan común entre los naturalistas de ese tiempo. Dentro de la historia natural antigua no tenía importancia conocer el país nativo de una especie. Sencillamente se pensaba que cada especie existía en las áreas donde había las condiciones físicas para las cuales había sido creada y adaptada.

áreas indicadas por la convergencia de rutas migratorias y áreas con la mayor frecuencia de alelos dominantes (para mayor detalle, ver Cain, 1944; Bueno y Llorente, 1991)

³⁰ Esta idea se ha mantenido hasta las versiones más recientes del dispersionismo. Briggs (1984) hizo una renovada defensa de la importancia que tienen los centros de origen, a pesar de las críticas severas que había sufrido ese concepto (v. gr. Cain, 1944; Croizat *et al.*, 1974). Briggs (1974) arguyó como evidencia empírica a favor de la expansión de faunas dominantes los casos de migraciones en un solo sentido. Su interés, más que descubrir dónde surgieron por primera vez los diferentes taxones, es encontrar aquellas áreas donde ha ocurrido la parte más importante de su historia evolutiva. La localización de esas áreas tendría una importancia relevante para el estudio del proceso de evolución. La tesis de Briggs es que existen diferencias entre los procesos de especiación que tienen lugar en el centro y los que tienen lugar en la periferia de las áreas de distribución. La formación de especies nuevas se ve afectada por el tamaño poblacional, relacionado a su vez con la cantidad de variación genética. Los ritmos de especiación son más lentos en las poblaciones grandes y centrales que en las pequeñas poblaciones periféricas, que además tienden a estar aisladas. Sin embargo, las variantes surgidas de manera continua y persistente en las poblaciones grandes son más exitosas.

De acuerdo con esta idea, era común que se incluyeran dentro de un mismo grupo a familias diferentes. Por ejemplo, dentro de las aves tropicales se agrupaban colibríes, horneros, tucanes y nectarínidos. Wallace se percataba claramente de lo artificioso que resultaban este tipo de agrupamientos y ya desde su temprana expedición a los ríos amazónicos había señalado reiteradamente la importancia de registrar con la mayor precisión posible las localidades de recolecta.

Las regiones zoológicas

Wallace afirmó la necesidad de construir un sistema del arreglo espacial de los seres orgánicos con dos propósitos: (1) proporcionar subdivisiones convenientes, y (2) expresar adecuadamente los resultados de la investigación biogeográfica. De esta forma, al igual que Sclater, Wallace buscó elaborar un sistema de regiones zoológicas que reflejara "...the most natural primary divisions of the earth as regards its forms of animal life." (Wallace, 1876: 52). Ambos naturalistas coincidían en que las divisiones debían hacerse con base en el origen de los grupos, si bien con la diferencia de que mientras para Sclater el origen se explicaba por creaciones separadas de conjuntos de especies permanentes, para Wallace se debía a los procesos naturales de variación y selección. Las clasificaciones que se habían hecho hasta entonces eran de dos tipos: (1) geográficas (por continentes), y (2) climáticas (por paralelos o isotermas). Aunque cualquiera de ellas era mejor que no tener ninguna, razonaba Wallace, tenían el defecto de no ser naturales, por lo que encubrían los fenómenos más interesantes de la distribución orgánica.

Wallace siempre le reconoció a Sclater el haber elaborado por primera vez una clasificación biogeográfica natural, con base en el conocimiento de las áreas reales de distribución de los grupos más importantes de animales y excluyendo cualquier criterio apriorístico. Sin embargo, ahora entendía que en principio era imposible obtener una clasificación zoogeográfica perfecta, debido a que las causas que habían conducido a las distribuciones actuales eran tan variadas y sus efectos tan complejos,

que necesariamente habría anomalías e irregularidades que romperían la simetría de cualquier sistema rígido. Cualquier sistema propuesto en principio sería objetable por dos razones: (1) porque las regiones no pueden tener el mismo rango, y (2) porque no pueden ser igualmente aplicables a todas las clases de animales. Siempre habrá áreas intermedias que posean características de dos regiones bien marcadas, con pocas o incluso ninguna característica propia, y será difícil decidir a qué región pertenecen o bien si constituyen en sí mismas regiones primarias. Puede haber regiones que ahora sean claramente diferentes, pero que en épocas geológicas recientes hayan sido mucho más parecidas entre sí, y por tanto deberían considerarse como una única región. Wallace planteó que un método para sortear estas dificultades es hacer divisiones binarias o dicotómicas, de lo más general a lo más particular. Sin embargo, su propósito era hacer la división de las regiones actuales. Si en el pasado hubo otras divisiones distintas, el querer tomarlas en cuenta para la clasificación actual sería completamente impráctico, pues sólo produciría confusión.

Principios de clasificación biogeográfica

Wallace ponderó los criterios que desde el punto de vista práctico sería adecuado adoptar para construir una clasificación. Un sistema de regiones debe ser conveniente, inteligible y no contradecir la costumbre³¹, sin embargo, no es un asunto meramente práctico. De ahí que la clasificación que busca Wallace debía guiarse por aspiraciones teóricas que permitieran reflejar las divisiones naturales de la superficie terrestre. Ello tendría un sentido genealógico. Lo esencial es que sea una clasificación con un conjunto de regiones amplias y fáciles de recordar, que coincidan hasta donde sea posible con la distribución de los grupos más importantes de animales; para determinar el número, la extensión y los límites de las regiones sería imposible seguir reglas fijas y rígidas. Por tanto, Wallace razonó que debían ser de un número moderado y debían corresponder hasta donde fuera posible con las divisiones

geográficas reconocidas. Además debían tener un tamaño aproximadamente igual, pues, según Wallace, había razones para creer que un área grande es condición indispensable para el desarrollo de las formas animales y se había visto que, siendo otras condiciones iguales, el número, variedad e importancia de las formas animales y vegetales tienen una relación directa con el tamaño del área.

Wallace definió a las regiones primarias por la posesión de géneros o familias propias aunque también usó como criterio importante a los caracteres negativos, es decir, la ausencia de ciertos géneros y familias, siempre que no haya barreras que impidan su entrada o condiciones evidentemente inadecuadas para su existencia. Esto adquiere sentido al considerar que la importancia de que un grupo esté presente en una región depende de que esté ausente en regiones adyacentes, y si no hay barrera que impida su entrada, se puede tener la seguridad de que alguna vez la hubo y de que la presencia en el área de un conjunto balanceado de organismos distintivos, que se desarrollaron gradual y lentamente, es ahora la barrera viviente la que mantiene a raya a los intrusos.

Wallace sabía bien que cualquier sistema de clasificación biogeográfica podría ser objetado por no ser compatible con ciertos grupos de organismos. Ello se debía, según explicaba, a las diferentes capacidades de dispersión que poseen, ya sea que se dispersen por sus propios medios o sean dispersados pasivamente. Hay un espectro que va desde los grupos con capacidades prácticamente ilimitadas de difusión, como los hongos, los líquenes y algunas plantas y animales de agua dulce, que precisamente por ello no tienen interés zoogeográfico, hasta organismos como los perezosos, los lemures y los caracoles terrestres, con capacidades realmente muy limitadas para alcanzar áreas nuevas y establecerse en ellas. Wallace reconoció, al igual que lo habían hecho antes De Candolle y Lyell, que los grupos de amplia distribución o cosmopolitas son irrelevantes para develar la historia de la geografía terrestre.

³¹ Llama la atención que razones muy similares iban a aducir los taxónomos evolucionistas para justificar sus sistemas taxonómicos de clasificación; ver por ejemplo Mayr y Ashlock (1991).

En cambio, los grupos más adecuados para mostrar los cambios que ha tenido la superficie terrestre también serán los más apropiados para definir las regiones zoológicas. Tales grupos deben cubrir el requisito de tener un buen registro fósil en el Terciario, para que puedan mostrar los cambios más recientes que han ocurrido en la superficie de la Tierra. Se requiere además que no se dispersen frecuentemente de manera accidental, ya que si estuvieran dispersos por muchas áreas, no permitirían descubrir las barreras que existieron en el pasado. También deben ser grupos lo suficientemente organizados como para estar bien adaptados y no depender totalmente de otros grupos. Finalmente se requiere que sean grupos bien conocidos, con relaciones taxonómicas bien entendidas y representadas en una clasificación.

Wallace concluyó que el grupo de los mamíferos cubría todos estos requisitos. Las regiones formadas con base en la distribución de este grupo de vertebrados mostrarían las características más permanentes de la geografía física, de la cual depende fundamentalmente la distribución de todas las formas de vida. Las discrepancias de distribución que pudieran mostrar otros grupos serían explicables por sus medios accidentales de dispersión o por condiciones especiales que afectan su perpetuación y mantenimiento en localidades particulares.

Lo que parece estar proponiendo Wallace son regiones que conceptualmente están definidas por su historia³², aunque operativamente se distinguen tanto por rasgos positivos, es decir, por ciertos grupos presentes, como por notas negativas, es decir, ciertos grupos ausentes. La dispersión es entonces un 'ruido' que enmascara la historia de las áreas. Wallace suponía que si cada especialista formara regiones zoológicas según el grupo de su especialidad, como lo había propuesto Sclater, no se llegaría a un sistema comprensible, adecuado ni completo. Por ejemplo, si un entomólogo hiciera sus divisiones con base en la distribución de escarabajos

³² Wallace no logró discernir, como tampoco lo pudo hacer Darwin, los diferentes componentes de la historia evolutiva o filogenia que generaban distintos tipos de relaciones, como la genealogía, la divergencia y la polaridad o dirección evolutiva, entre otros.

longicornios, los cuales dependen de la madera en putrefacción, seguramente encontraría que no corresponden con las divisiones de otros grupos de escarabajos, como los de la familia Escarabeidae, que dependen de los mamíferos herbívoros, ni tampoco con las distribuciones de los Carabidae y Staphylinidae, que viven en regiones más yermas. Si cada especialista formara sus propias regiones según la distribución de su grupo, no se lograría nada que fuera de alguna utilidad, sino que se obtendría más bien un sistema demasiado complejo que únicamente mostraría los hechos crudos de la distribución.

Con estas afirmaciones, la declaración que había hecho Wallace en el prefacio sobre la necesidad de apegarse estrictamente a los hechos, parece quedar en entredicho. Resulta que los hechos no hablan por sí mismos, o al menos no son suficientes para hacer inteligible una clasificación de las regiones zoológicas. Los hechos desnudos requieren ser interpretados bajo principios teóricos, aunque también es necesario que las regiones sean aceptadas, al menos en parte, de manera convencional para evitar una confusión generalizada. Con ese propósito propuso que las regiones fueran determinadas con base en la distribución de mamíferos y complementadas con la de otros vertebrados en aquellos casos donde había lagunas de información.

Wallace hizo una revisión crítica de propuestas anteriores sobre clasificación zoológica. Citaba el trabajo de Huxley, quien había propuesto una división en dos hemisferios, Arctogea en el norte (que incluía a África) y Notogea en el sur, argumentando que las regiones Neártica, Paleártica, India y Etiópica se asemejaban más entre sí que cualquiera de ellas con Australia o Sudamérica. También había sugerido elevar a Nueva Zelanda al rango de una región primaria, al mismo nivel de Australasia, lo cual justificaba por el alto número de peculiaridades zoológicas que poseía; también refirió la clasificación propuesta por Andrew Murray, que incluía cuatro regiones basadas en la distribución de mamíferos, y que básicamente difería de la de Sclater en que unía a América del Norte y América del Sur en una sola región Americana; la de Blanford, quien refutó la región India de Sclater, argumentando que

la fauna de la India Británica había derivado de la africana; la de E. Blyth, con siete divisiones primarias y 26 subregiones; refirió finalmente la clasificación de Allen, basada en una supuesta 'ley de la distribución circumpolar de la vida'.

Wallace hizo una discusión más o menos minuciosa sobre estos trabajos, opinando que algunas de las propuestas eran inconvenientes porque definían áreas sin relación con las divisiones geográficas usuales o bien porque se formaban por áreas discontinuas; otras elevaban islas como Nueva Zelandia, o incluso un archipiélago como la Polinesia, al mismo rango que un continente (como antes lo había hecho Alphonse De Candolle); otras más no tenían siquiera mamíferos distintivos. Concluyó que ninguna de estas propuestas superaba la de Sclater.

La razón que dio para adoptar las seis regiones de Sclater fue que éstas tenían la ventaja de ser aproximadamente del mismo tamaño, con límites definidos de manera sencilla, lo que facilitaba el recordarlas. Otros sistemas proponían regiones que se interpenetraban o que se extendían por tres cuartas partes de la superficie terrestre e incluso llegaban a incluir áreas antípodas, por lo que eran muy inconvenientes. Admitía que las regiones de Sclater no eran todas exactamente del mismo rango y que algunas estaban más aisladas y caracterizadas por formas más peculiares que otras, aunque se acercaban más a ser equivalentes en rango que cualquier otro sistema de clasificación que se hubiera propuesto. Además, en cuanto a igualdad geográfica, unidad o compactación y facilidad de definición, las regiones de Sclater eran claramente superiores.

Sobre las divisiones que propuso Allen, con base en un criterio climático, Wallace comentaba que su llamada 'law of the distribution of life in circumpolar zones', referente a que la diversidad se incrementa de norte a sur, se aplicaba a generalidades y aspectos secundarios de la distribución³³, pero no a los hechos biogeográficos más relevantes, como la limitación de grupos y familias a ciertas

³³ Estos temas actualmente son importantes en los estudios de biodiversidad y macroecología.

áreas. Hay que hacer notar que la fuerte crítica que hace Wallace al sistema de Allen es de fondo y va dirigida contra las clasificaciones ecológicas, que se basan en el modo de vida pasando por alto la historia geológica y la genealogía de la vida:

The author continually refers to the 'law of the distribution of life in circumpolar zones', as if it were one generally accepted and that admits of no dispute. But this supposed 'law' only applies to the smallest details of distribution – to the range and increasing or decreasing numbers of *species* as we pass from north to south, or the reverse, while it has little bearing on the great features of zoological geography – the limitations of groups of *genera* and *families* to certain areas. It is analogous to the 'law of adaptation' in the organisation of animals, by which members of various groups are suited for an aerial, an aquatic, a desert, or an arboreal life, are herbivorous, carnivorous, or insectivorous; are fitted to live underground, or in fresh waters, or on polar ice. It was once thought that these adaptive peculiarities were suitable foundations for a classification, - that whales were fishes, and bats, birds; and even to this day there are naturalist who cannot recognise the essential diversity of structure in such groups as swifts and swallows, sun-birds and humming-birds, under the superficial disguise caused by adaptation to a similar mode of life (Wallace, 1876: 67).

En conclusión, Wallace quiso utilizar como criterio principal para formar las regiones, la historia de las áreas, definidas por el número de grupos propios que poseían, aunque también admitió los caracteres negativos (la ausencia de grupos). En ese sentido, *The Geographical Distribution of Animals* es esencialmente una amplia argumentación a favor de la realidad de las divisiones primarias, distinguibles por sus producciones características y que son resultado de una historia particular³⁴. Redujo

³⁴ La biogeografía que Wallace proponía finalmente se asemejaba a una visión estadística que daba cierto peso a los componentes propios, pero no a la genealogía. Podría verse como equivalente a la formación de grupos parafiléticos, a los que se les sustraen algunos grupos debido a su amplia divergencia o sus diferencias de 'grado', *sensu* Huxley (1959).

la confusa terminología jerárquica (reinos, regiones, provincias, distritos, fauna y flora) simplemente a regiones y subregiones, aclarando que las primeras eran las únicas naturales y las segundas se establecían por mera conveniencia. Las propiedades faunísticas que definen a las regiones son resultado de períodos de aislamiento, y el hecho de que haya formas compartidas entre regiones, como por ejemplo entre la Paleártica y Etiópica, refuerza su peculiaridad, pues a pesar de que después del aislamiento hubo intercomunicación e inmigración, ello no ha sido suficiente para borrar su identidad propia.

Finalmente Wallace presentó su clasificación, ordenada en 24 subregiones, cuatro por cada región, número además muy conveniente para su presentación tabular (ver Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Regiones y Subregiones de Wallace (1876)

Regiones	Subregiones	Observaciones
I. Paleártica	1. Norte de Europa	
	2. Mediterránea (o sur de Europa)	Transición con la Etiópica
	3. Siberia	Transición con la Neártica
	4. Manchuria (o Japón)	Transición con la Neotropical
II. Etiópica	1. Este de África	Transición con la Paleártica
	2. Oeste de África	
	3. Sur de África	
	4. Madagascar	
III. Oriental	1. Indostán (o India Central)	Transición con la Etiópica
	2. Ceilán	
	3. Indochina (o Himalaya)	Transición con la Paleártica
	4. Indomalaya	Transición con la Australiana
IV. Australiana	1. Austromalaya	Transición con la Oriental
	2. Australia	
	3. Polinesia	
	4. Nueva Zelanda	Transición con la Neotropical
V. Neotropical	1. Chile (o América Templada Sur)	Transición con la Australiana
	2. Brasil	
	3. México (o América Norte Tropical)	Transición con la Neártica
	4. Antillas	
VI. Neártica	1. California	
	2. Montañas Rocallosas	Transición con la Neotropical
	3. Alegania (o este de los Estados Unidos)	
	4. Canadá	Transición con la Paleártica

Cuadro 2. Riqueza comparativa entre las regiones de Wallace (1876)

Regiones	Vertebrata		Mammalia			Aves		
	Familias	Familias peculiares	Géneros	Géneros peculiares	%	Géneros	Géneros peculiares	%
Paleártica	136	3	100	35	35	174	57	33
Etiópica	174	22	140	90	64	294	179	60
Oriental	164	12	118	55	46	340	165	48
Australiana	141	30	72	44	61	298	189	64
Neotropical	168	44	130	103	79	683	576	86
Neártica	122	12	74	24	32	169	52	31

Objeciones principales al sistema de regiones de Wallace

Wallace también incluyó en *The Geographical...* las principales objeciones que se habían hecho contra su sistema de clasificación. La primera era que Wallace había incluido a Japón dentro de la región Paleártica, a pesar que la herpetofauna japonesa tenía una marcada afinidad con la región Oriental. Se sabía que las serpientes, un grupo marcadamente tropical, no sobrepasaban los 62° de latitud norte. Wallace dio básicamente la misma explicación que ya había elaborado en su trabajo *On some anomalies in zoological and botanical geography* (Wallace, 1864), suponiendo una primera conexión de Japón con el norte asiático, que daba cuenta de las especies de batracios, aves y mamíferos que habitaban el archipiélago de Japón, así como de la ausencia de serpientes, que no habitaban la parte nororiental de Asia, la cual es notoriamente más fría que Europa. Posteriormente Japón se conectó con el sureste de Asia, de donde llegaron las serpientes desde la India. Éstas pudieron establecerse porque encontraron un área desocupada, mientras que los mamíferos, aves y batracios, que también habían llegado desde la India, se encontraron en Japón con una

fauna paleártica bien establecida que resistió la invasión. De esta manera podía explicarse el hecho notorio de que sólo las serpientes tuvieran un carácter tropical dentro de la fauna japonesa y se justificaba la inclusión de Japón en la región Paleártica.

También discutió de nuevo el caso problemático de los insectos de Sudamérica, que le había hecho notar Henry W. Bates. Algunas especies de la parte templada de Sudamérica tenían más afinidad con la región Australiana, especialmente con Tasmania y Nueva Zelanda, que con la entomofauna tropical propia de Sudamérica. Ello contradecía que la región Neotropical, compuesta por el sur de México, las Antillas, América Central y toda Sudamérica fuera una división natural. Ya anteriormente Hooker (1844-1860) había encontrado relaciones similares al estudiar la flora del hemisferio austral. Al abordar este caso problemático, Wallace señaló que había casos como el de algunas islas del Archipiélago Malayo en donde se presentaban mezclas de razas de diferente origen en las que predominaban los elementos alóctonos. Sin embargo, en esos casos, el criterio adecuado para asignar dichas áreas dentro del sistema de regiones biogeográficas era el de considerar las especies más antiguas por ser éstas las especies aborígenes. Los estudios geológicos mostraban que la región templada de Sudamérica era más reciente que la tropical, de modo que sus primeros pobladores se difundieron desde la región tropical que ya existía. Por esa razón las aves, los reptiles y los mamíferos de la porción austral templada sudamericana no eran sino modificaciones o especies representativas de sus contrapartes tropicales. En cambio, el caso difícil de la entomofauna podía explicarse por la dispersión de poblaciones provenientes de la región Australiana. Grupos como insectos y plantas, con medios de dispersión tan eficientes, pudieron transportarse hasta Sudamérica y colonizarla, llegando con el tiempo a desplazar a las especies originales. Al recurrir a las entomofaunas ancestrales, salvaba el estatus ontológico de la región Neotropical. Vale la pena hacer notar que Wallace mantuvo su consistencia al apelar a la dispersión como explicación, pues sólo lo hizo en aquellos casos problemáticos que se salían del patrón general, aunque ahora ya no le atribuía a la dispersión un efecto insignificante.

Quedaba por resolver un caso todavía más difícil: el de los marsupiales neotropicales relacionados con los australianos. Dado que los mamíferos no podían dispersarse a menos que hubiera una extensión terrestre, Wallace razonó que su presencia en Sudamérica no se podía explicar por migración a gran distancia, como en el caso de insectos y plantas. Al igual que en su artículo sobre las anomalías de la distribución (Wallace, 1864), desechó entonces la hipótesis de una extensa conexión terrestre en el pasado, porque si hubiese existido habría permitido el paso tanto de otros marsupiales como en general de cualquier clase de vertebrados terrestres, no tan sólo de un grupo particular de marsupiales. Tendría que haber muchos grupos en Sudamérica que mostraran afinidades con la fauna de la región Australiana, lo cual no sucedía. Apareció entonces la explicación que se volvería paradigmática en la biogeografía dispersionista: los marsupiales se originaron en el norte, desde donde se distribuyeron por toda la Tierra. Así lo indicaba el hallazgo de restos fósiles de estos antiguos mamíferos en el Eoceno de Europa; a esta explicación va a recurrir frecuentemente. Su implicación directa es que las formas nuevas se originan en el norte y que mediante oleadas sucesivas se expanden hacia el sur. Algunas de las formas antiguas sucumbieron ante los nuevos grupos, competitivamente superiores, quedando como relictos en las regiones aisladas del sur.

La idea de oleadas sucesivas de grupos norteños que se difunden hacia el sur requería una geografía estable en sus rasgos generales. Así, le resultó conveniente para su sistema la tesis darwiniana de una superficie terrestre cuyos principales rasgos son permanentes. Por tanto, la distribución actual puede explicarse mediante dispersiones (o 'transmisiones', como a veces las denominó Wallace) a lo largo de las mismas conexiones terrestres que existen actualmente, acaso con modificaciones menores, pero no a través de grandes conexiones hipotéticas, de las cuales no hay evidencia clara. Como complemento del esquema aceptó algunos transportes ocasionales a gran distancia. Aquí Wallace le asignó mayor importancia a la dispersión que ocurría de manera gradual y continua, no a la dispersión que salvaba de una vez grandes distancias. Concibió a la dispersión como un proceso

principalmente de expansión, al igual que lo había hecho Lyell, quien al hablar de los incesantes cambios que ocurren en la superficie terrestre, razonaba que debían haber causado cambios importantes en las estaciones, extinguiendo localmente a las poblaciones, de modo que sólo por las capacidades de migración y expansión de los seres orgánicos, estas áreas se volvían a poblar. Vale recordar que para Lyell, la dispersión se entendía como un proceso cuyo fin no era aumentar las áreas de distribución de los organismos ni mezclar los habitantes de diferentes provincias, sino que servía para evitar las extinciones locales.

Taxonomía y Biogeografía

En la conformación del modelo dispersionista hay un aspecto que merece destacarse. Wallace consideró que ninguna investigación sobre las leyes y causas que determinan la distribución geográfica sería satisfactoria a menos que se tuviera un conocimiento aceptable de las afinidades entre los grupos. Dedicó el capítulo V de *The Geographical...* a argumentar esta idea. Llamó la atención sobre el error al que podía inducir un parecido superficial entre los grupos, produciendo falsas anomalías de distribución. La regla general de la biogeografía es la distribución limitada, mientras que las distribuciones cosmopolitas o indefinidas son la excepción. Así, en principio habría que sospechar de la naturalidad de un grupo si muestra una distribución azarosa³⁵. Como en ese entonces no se había desarrollado un método claro y explícito para establecer relaciones taxonómicas con base en la historia evolutiva (genealogía

³⁵ Un caso que ilustra este argumento puede encontrarse en Futuyma (1986), autor de un libro estándar del neodarwinismo, en el que refiere el gran problema que anteriormente representaba explicar la extraña distribución de dos géneros de lacertilios de muy poca vagilidad, que se creía estaban estrechamente relacionados. Uno era *Heloderma* (el escorpión o monstruo de Gila), con representantes en las zonas áridas del suroeste de Estados Unidos y México, y el otro *Lanthanotus*, habitante de Borneo. Sin embargo, los análisis taxonómicos posteriores revelaron que la afinidad era falsa. *Lanthanotus* se relacionaba más bien con los varanos del Viejo Mundo. Dentro de los enfoques actuales de biogeografía histórica, la biogeografía de la vicarianza (Nelson y Platnick, 1981) exige también hipótesis cladísticas sólidas como requisito previo a la reconstrucción de la geografía del pasado. En cambio la panbiogeografía (Craw *et al.*, 1999) acepta que las relaciones biogeográficas por sí mismas sugieren relaciones taxonómicas.

de los linajes), Wallace tuvo que recurrir a la autoridad de los especialistas aunque aclaró que en muchos grupos apenas se conocían las afinidades.

La segunda parte de *The Geographical Distribution of Animals* está dedicada a la distribución de los animales extintos. Su objetivo es reconstruir paso a paso los cambios en la distribución de las formas de vida principales y deducir a partir de ellos los cambios físicos que los han causado. Wallace razonó que en esa reconstrucción sólo serían de interés los fósiles relacionados con las familias y los géneros actuales, pues serían los únicos que podrían dar información sobre el área de origen. Por esa razón restringió su análisis a los fósiles de mamíferos del Terciario. Descartó a las aves, considerándolas inapropiadas por dos razones, primero, por presentar un registro fósil pobre y segundo, porque sus hábitos vagabundos dificultan el precisar las áreas en que surgieron.

Además de tomar a los fósiles como evidencia fáctica, Wallace se basó en un supuesto teórico para determinar la localidad de origen. Supuso, al igual que Darwin, que los grupos nuevos se originaban en el área más extensa, que es donde se presentan las poblaciones más numerosas, y por tanto, las áreas donde existe la mayor cantidad de variación y la mayor probabilidad de que surjan nuevas formas con caracteres que les permitan eludir la competencia con sus predecesores. Wallace admitía que sus hipótesis sobre el lugar de origen de las familias de mamíferos debían tomarse con carácter provisional, debido a la carencia de información paleontológica en varias de las regiones zoológicas. También admitía que la determinación del lugar de origen, basada principalmente en los estratos de mayor antigüedad en los que se han hallado fósiles de la familia y en algunos casos también por la mayor diversidad de géneros, es un asunto incierto, pues siempre existe alguna posibilidad de encontrar restos más antiguos en otras áreas. En un trabajo posterior en el que indagaba las áreas de origen de diversos grupos de animales (Wallace, 1879), volvió a expresar el valor relativo de los fósiles. Le pareció obvio que la edad geológica de los restos de cualquier tipo animal en un área dada no eran indicio confiable del período de su primera aparición en esa área, ya que

mientras que ese grupo no se hiciera más numeroso, habría poca probabilidad de que sus restos se preservaran o se descubriesen ³⁶.

Los centros de origen nortños

Después de hacer una amplia revisión de la información paleontológica, Wallace encontró que con excepción de los camélidos, originarios de Norteamérica, prácticamente todas las demás familias surgieron en el Viejo Mundo. Declaró en seguida la superioridad de la fauna nortña: todos los principales tipos de vida animal parecen haberse originado en los grandes continentes templados del norte³⁷:

In the northern, more extensive, and probably more ancient land, the process of development has been more rapid, and has resulted in more varied and higher types (Wallace, 1876: 174).

En cambio, los continentes sureños han estado aislados y sujetos a migraciones ocasionales en las épocas de acercamiento o unión con las tierras septentrionales. En el sur se han producido variaciones divergentes en los grados de organización inferior, los cuales a fin de cuentas derivaron de los tipos originales nortños o de los de algún antiguo continente del Mesozoico o el Paleozoico. Explicó con condescendencia que la semejanza entre la fauna de Sudamérica con la de Australia, y en menor grado con la de Madagascar, condujo a creer que estas tierras distantes estuvieron anteriormente unidas. Sin embargo, después de repensarlo, le parecía una hipótesis con poco fundamento. Más bien podría pensarse que todas las tierras sureñas estuvieron más o menos cercanas a los grandes continentes nortños,

³⁶ A pesar de que Wallace se percató claramente de las limitaciones de la información paleontológica, en la literatura taxonómica y biogeográfica posterior era común considerar a los fósiles como la 'prueba dura' para dirimir aspectos filogenéticos y biogeográficos (v. gr. Darlington, 1957; Simpson, 1961; Keast, 1977). Fue hasta el surgimiento del enfoque cladista que se hizo la misma crítica que Wallace había hecho un siglo atrás al uso del criterio paleontológico para determinar estados de carácter ancestrales y áreas de origen (v. gr. Patterson, 1981; Grande, 1985; Ridley, 1986).

³⁷ El origen de los grupos dominantes en áreas grandes y agrestes en el norte concordaba con la deducción que podía hacerse a partir del mecanismo de selección natural. Parecía una solución simple y elegante acorde con diferentes tipos de evidencia biogeográfica.

lo que explicaría de manera más simple la semejanza entre ellas. Este es el nuevo modelo que ahora presenta Wallace. La separación fundamental no es entre norte y sur, sino entre este y oeste, entre el Viejo y el Nuevo Mundo. Los grandes continentes norteños forman el centro principal de la evolución y es precisamente allí donde han surgido los tipos faunísticos principales.

Las formas superiores de vida, surgidas en el hemisferio norte, han emigrado sucesivamente para colonizar los continentes meridionales. Australia por ejemplo, recibió su fauna de mamíferos marsupiales cuando formaba parte del continente del Viejo Mundo, aunque se aisló antes de recibir mamíferos placentarios que sustituyeron a los marsupiales. Sudamérica, que una vez estuvo aislada de Norteamérica, desarrolló sus propios perezosos y armadillos, y posteriormente se unió con Norteamérica, enviando sus megaterios al norte y recibiendo grandes gatos y mastodontes en el intercambio. Generaba así escenarios y crónicas que concordaban con sus postulados.

The Geographical Distribution of Animals representa la culminación de los esfuerzos de Wallace por forjar una ciencia de la zoogeografía rigurosa y coherente. Es también un resumen admirable de una enorme cantidad de datos distribucionales interpretados bajo una teoría unificada que explicaba los distintos rasgos zoológicos, tanto actuales como pasados, de los continentes e islas con base en la historia geológica, la evolución y la dispersión. Comprometido con la doctrina de la permanencia de los continentes y océanos, que fue la base de las seis regiones zoogeográficas del mundo, Wallace ideó un modelo en el que los agentes ya conocidos de la dispersión animal eran suficientes para determinar el lugar de origen probable y la subsiguiente historia geográfica de los géneros y familias más importantes, sin recurrir a grandes cambios en la geografía física. De acuerdo con esto, puede decirse que Wallace terminó supeditando su modelo biogeográfico a su modelo evolutivo. Parecería que su afán por la coherencia, en especial por la teoría de la evolución por medio de la selección natural, determinó que hiciera a un lado los hechos, la evidencia y el fundamento científico de ‘verdad por correspondencia’, criterios que en Sudamérica y sus primeros años en Indonesia lo habían llevado a

otras teorizaciones. El estudio de la distribución geográfica de los organismos simplemente no podía desligarse del proceso de evolución. El mecanismo del proceso de evolución que él defendía concordaban con su nueva interpretación de los hechos. Como lo afirmaría en su trabajo sobre la biogeografía de las islas (Wallace, 1880), no había ninguna rama de la Historia Natural sobre la cual la teoría de la evolución hubiera arrojado tanta luz como sobre la distribución geográfica de animales y plantas.

Ya bajo el nuevo modelo, Wallace explicó los casos de distribuciones disyuntas no mediante continuidad terrestres, sino mediante dispersión, competencia y selección natural. Unos años después de la publicación de *The Geographical Distribution of Animals*, escribió un artículo para refutar a Sclater (Wallace, 1879). Según Sclater, la discontinuidad espacial entre formas genéricas y específicas contradecía el principio evolucionista según el cual la identidad de estructura era, sin excepción, una indicación de que descendían de un ancestro común. Afirmaba además que la distribución de las formas genéricas y específicas se ceñía a un canon de continuidad. Según Wallace, las disyunciones representaban los reductos de géneros que en un tiempo fueron competitivamente exitosos. Estas formas originalmente tuvieron un área de distribución amplia y continua, aunque después fueron desplazadas por otras especies más exitosas. Así, sólo quedaron algunas de las especies del antiguo género en ciertos lugares donde la competencia no era tan intensa o donde las condiciones les eran excepcionalmente favorables. Wallace arguyó que en realidad las discontinuidades no eran excepcionales, sino que más bien había una gradación desde la continuidad completa del área ocupada por una especie o por un género hasta casos como el de la urraca azul de España, que tiene una forma representativa en Japón, sin especies relacionadas en toda la enorme extensión que las separa. Si bien se mira, son más comunes los casos de discontinuidad en mayor o menor grado que los casos de continuidad completa. Así, la discontinuidad de muchos géneros y grupos superiores, lejos de ser una violación al curso normal de la naturaleza, como pensaba Sclater, era el resultado inevitable del proceso natural de extinción. Aún más, los procesos de surgimiento, expansión y decaimiento al que se ven sujetas las especies no necesariamente deben cumplir esa secuencia, de modo que

algunas especies antes de extinguirse pueden volver a florecer, complicando todavía más los patrones de distribución geográfica.

Ocurre que en casos como el de la urraca azul, que parecen excepcionales y únicos, siempre hay otras especies que comparten la misma distribución disyunta. Ello sugiere que las condiciones físicas son similares en las áreas disyuntas. Es así que en su nuevo modelo, Wallace reevalúa y pondera el papel de las condiciones físicas. Ya no se requiere explicar las distribuciones discontinuas mediante continuidad previa, sino por expansiones de los géneros, extinción en la porción media del área de distribución y condiciones físicas favorables en los extremos. En el nuevo modelo, las 'anomalías' biogeográficas han sido asimiladas; cuando se interpretan a la luz de la teoría de evolución por selección natural y se les añaden escenarios apropiados, dejan de ser anomalías.

Los casos de formas distribuidas en el occidente de África con especies parecidas en el oriente de África o de Asia, los explicó básicamente del mismo modo: todas estas formas tuvieron su origen en una fuente común situada en el norte, desde donde se difundieron tanto al suroeste asiático como al oriente de África; después de haberse expandido, fueron extinguidas por nuevas formas norteñas dominantes.

Esta idea del origen común entre los habitantes de los hemisferios norte y sur ya la había manejado Darwin por el tiempo de la publicación de *On the origin...* En una carta que le envió a Hooker, le decía:

The view that I should have looked at a perhaps most probable (though it hardly differs from yours) is that the whole world during the Secondary ages was inhabited by marsupials, araucarias (Mem. -Fossil wood of this nature in South America), Banksia, etc.; and that these were supplanted and exterminated in the greater area of the north, but were left alive in the south (en Darwin, F. 1972: 453).

En el nuevo modelo, se abría un abanico de explicaciones posibles: la distribución orgánica actual es el resultado de procesos de difusión, dispersión, extinción, condiciones climáticas y competitividad diferencial. Pero si las áreas de distribución actuales de los diversos grupos de plantas y animales es multicausal, también se abre la perspectiva de explicaciones casuísticas. Cada especie, género, familia, en fin, cualquier taxón, tendría una historia espacial particular.

La explicación que da sobre la distribución de los lemúridos es muy diferente de la que había dado en su trabajo sobre la zoología geográfica del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Ya no recurre a continentes hipotéticos hundidos, sino a extinciones en áreas intermedias:

After what has been now advanced, the distribution of the lemurs (which forms Mr. Sclater's fifth case) will offer little difficulty. Every indication points to this being a group of great antiquity, and to its having been once very widely spread. Its still existing remnants are scattered from Sierra Leona to Celebes, and from Natal to Eastern Bengal and South China; and thirteen genera. Still more important is the proof of their extreme antiquity afforded by the recent discovery, in the Eocene deposits of the South of France, of a skull of an unmistakable lemur, allied to one of the still living forms of West Africa known as the 'Potto'; while several other fossils of the same age are also believed to belong to lemurine group. In North America, too, abundant remains have been found in the Lower Eocene deposits, which are believed to be intermediate between lemurs and the South American marmosets. This clear evidence both as to the antiquity and the wide range of the lemurs render it quite unnecessary to postulate any special changes of sea and land to account for their actual distribution. Inhabiting Europe in Eocene times, they were probably spread over the whole northern continent, and would as easily migrate southward into their present habitats as the hedgehogs, the civets, the chevrotains, or the porcupines, which have all a somewhat similar, but far more extensive distribution. Like the Centetidæ, the

lemurs find Madagascar best suited to them, more no doubt from the absence of competitive forms than from any peculiar physical conditions. On the great continents they are usually scarce, and are protected by their nocturnal habits and by frequenting dense forests. They thus continue to survive in the midst of creatures of a higher type and more recent origin than themselves, and, together with the opossums of America and some of the smaller marsupials of Australia, seem to have handed down to us a sample of the forms of life which flourished in the earliest tertiary or even in mesozoic times (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 7-8).

Wallace elaboró entonces una solución de compromiso, admitiendo solamente cambios verticales de escala fina, que, por un lado, no transgredían la tesis permanentista sustentada por Darwin y por otro podían explicar racionalmente anomalías notorias. En este trabajo, Wallace resumió su explicación permanentista. Al referirse a la distribución zoológica y sus anomalías, concluyó:

... it has been shown, I trust, that the only mode of explaining the existing distribution of living things is by a constant reference to those comparatively slight but often important changes of sea and land, which the most recent researches show to be alone probable; and, what is still more important, by recognising the undoubted fact that every group of animals whose distribution is discontinuous is now more or less in a fragmentary condition, and has, in all probability, once had a much more extensive range, to which its present distribution may offer no clue whatever. Who would ever have imagined, for example, that the horse tribe, now confined to Africa and Asia, formerly ranged over the entire American continent, north and south, in great abundance and variety, or that the camel tribe, now confined to Central Asia and the Andean region of South America, formerly abounded in North America, whence in fact our existing camels were almost certainly derived? How easy it is to imagine that analogous causes to those which have so recently exterminated the horses of America and Europe might have acted in a somewhat different direction, and have led to the survival of horses in

South America and Africa, and their extermination elsewhere. Had this been the case, how strong would have been the argument for a former union of these two continents; yet we now know that these widely separated species would be merely the relics of a once dominant group which had occupied and become extinct in all the northern continents (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 9-10).

En síntesis, los casos anómalos de distribución zoológica que tanto habían intrigado a los estudiosos de la distribución orgánica, podían ahora resolverse con base en tres principios generales planteados por Wallace: cambios evolutivos, geográficos y climáticos:

During the evolution of existing forms of animal life, we may picture to ourselves the production of successive types, each in turn increasing in variety of species and genera, spreading over more or less extensive regions of the earth's surface, and then, after arriving at a maximum of development, passing through various stages of decay, dwindling to a single genus or a single species, and finally becoming extinct. While the forms of life are thus, each in turn, moving on from birth to maturity and from maturity to decay and death, the earth's surface will be undergoing important physical changes, which will sometimes unite and sometimes separate contiguous continents or islands, leading now to the intermingling, now to the isolation, of the progressing or diminishing groups of animals. Again, we know that climates have often changed over a considerable portion of the earth, so that what was at one time an almost tropical region has become at another time temperate, and then even arctic; and these changes have, it is believed, been many times repeated, leading each time to important changes, migrations, and extinctions of animal and vegetable life.

It is by the combined effect of these three distinct sets of causes, acting and reacting on each other in various complex ways, that have been produced those curious examples of erratic distribution of species and genera which have been so long a puzzled to the naturalist, but which

have now, it is believed, been shown to be the natural and inevitable results of the process of animal development, combined with constant changes in the geography and in the climate of the earth (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 9).

Wallace siguió apoyando el sistema de Sclater hasta el final. En su último trabajo sobre zoogeografía (Wallace, 1894), reafirmó lo que él consideraba la naturaleza esencial así como el propósito y la utilidad de las regiones zoológicas. Concibe al estudio de la distribución geográfica como una parte del estudio del problema de la evolución. Para él, la distribución de los seres organizados sobre la superficie terrestre sencillamente es ininteligible sin la premisa de la evolución. La intención principal del artículo era refutar dos críticas que le parecían no sólo erróneas, sino potencialmente destructivas para el avance del estudio de la distribución:

1. Las regiones de Sclater no servían para ilustrar la distribución de todos los grupos de animales terrestres y por tanto se requerían conjuntos diferentes de regiones.
2. Para que un área alcanzara el *status* de región, era condición indispensable que poseyera grupos peculiares de rango superior a género, sin importar el tamaño del área en relación con otras regiones ni la pobreza de su fauna en conjunto.

Wallace hacía notar que la primera crítica implicaba que los especialistas de cada grupo deberían tener su propio sistema de regiones, y que cualquier otro sistema, construido según la distribución de otro grupo diferente, no les sería de ninguna utilidad. Wallace demuestra lo absurdo de esta postura tomando como ejemplo la distribución de los mamíferos, uno de los grupos mejor conocidos. Dentro de ellos, los edentados difieren totalmente de la distribución de los ungulados. En cuanto a los primeros, Sudamérica es más importante que todas las demás regiones juntas; sin

embargo, es tan pobre en ungulados que aunque se juntara con Norteamérica, tendría muy poca importancia en comparación con cualquiera de las otras regiones. Así, el construir un sistema de regiones para cada orden de mamíferos no sólo sería inútil para aclarar los patrones de distribución, sino también para hacer comparaciones. Para Wallace es claro que sin un sistema de regiones que sirva como referencia general para todos los naturalistas, simplemente no se puede hacer biogeografía comparada. Ciertamente, el elaborar sistemas de regiones para cada grupo particular cancelaría la posibilidad de encontrar patrones generales de distribución.

Pero no sólo por ello carecería de sentido elaborar sistemas particulares de regiones. Desde otro punto de vista práctico, es fácil imaginar lo absurdo que sería tener 50 ó 100 sistemas diferentes, cada uno con sus propios nombres y límites. Ello impediría, según Wallace, cualquier estudio inteligente de la distribución orgánica, pues el interés principal y la importancia que tiene esta materia deriva de su relación con la teoría de la evolución orgánica:

Laws of distribution can only be arrived at by comparative study of the different groups of animals, and for this study we require a common system of regions and a common nomenclature (Wallace, 1894, en Smith, 2002: 4).

Los principios de la distribución ya han sido entendidos en términos generales; lo que resta, señala Wallace, es explicar las particularidades en los diferentes grupos y explicar las dificultades y anomalías. Las anomalías sólo pueden detectarse mediante la comparación de la distribución de diferentes grupos, mediante un sistema común de regiones.

En síntesis, puede decirse que las regiones de Sclater sirven a tres propósitos principales:

1. Permiten hacer estudios comparativos de la distribución orgánica.
2. Permiten la comunicación entre los naturalistas.

3. Permiten detectar anomalías.

Hay que destacar que Wallace no restringió a propósitos meramente utilitarios la ventaja de las regiones de Sclater. En este trabajo postrero las reivindicó como las divisiones naturales de la superficie terrestre, caracterizadas por arreglos particulares de plantas y animales, y definidas por barreras constantes y permanentes.

Como se ha visto en apartados precedentes, a lo largo de su extensa investigación sobre la distribución orgánica, Wallace pasó de asignarle a la dispersión un papel meramente subsidiario hasta considerarla como un fenómeno causal relevante de los patrones actuales de distribución. Aquí, sin embargo, parecía volver a su antigua idea, a la tradición de De Candolle y Lyell, que consideraba a la dispersión como explicación solamente de los casos excepcionales:

Now the only real interest of the study of geographical distribution lies in its giving us a clue to the causes which have brought about the very divergent and often conflicting distribution of the various species, genera and higher groups, and by thus being able to explain most of the anomalies of distribution. These causes we can trace, in many cases, either to geographical or climatal changes in the past, which temporarily removed the barriers that now exist or interposed others that are now absent; or, on the other hand, to the recent extinction of groups in certain regions where the formerly abounded; or, again, to the very different powers of dispersal possessed by different organisms, which enable some groups to spread easily where others are stopped by an insurmountable barrier. Now it is usually this last phenomenon, of varying powers of dispersal, that has led the students of certain groups to urge that the old-established regions do not serve their purpose. But when a group can more or less easily traverse the barrier between two regions, however permanent that barrier may be, the fact enables us to explain the exceptional distribution of that group, but it does not render the established regions less natural, or require a

fresh set of regions, which would certainly not be natural in any broad sense, to explain them (Wallace, 1894, en Smith, 2002 : 5-6).

En los grupos que no se adaptan a las regiones de Sclater, siempre ocurre que una porción de especies e incluso de géneros sí se limitan a las viejas regiones. Sin embargo, al abordar la segunda crítica, es decir, que las regiones de Sclater no son del mismo rango, pues no todas poseen grupos peculiares a nivel de familias y órdenes, Wallace sostuvo que ello no era importante, pues no había que olvidar que el único propósito de estas divisiones era: “to facilitate the study of the geographical distribution of all land animals.” (Wallace, 1894: 7 en Smith, 2002).

En síntesis, afirmaba Wallace, las regiones deben ser tanto útiles como naturales en el mayor grado posible, para lo cual deben cumplir varias características:

1. Deben estar basadas en las grandes divisiones geográficas de la Tierra, pues hay buenas razones para creer que tales divisiones han sido estables y permanentes durante considerables períodos geológicos.
2. Deben ser ricas y variadas en *todos* los principales tipos de vida animal.
3. Deben tener un alto grado de individualidad, ya sea por la *posesión* de numerosas especies, géneros o familias peculiares o bien por la completa *ausencia* de géneros o familias que sean abundantes y estén ampliamente extendidos en las regiones adyacentes.

Wallace concluyó que las regiones de Sclater eran las que en lo general mejor cumplían con estos requisitos y que sólo estaban sujetas a modificaciones de detalle. El párrafo final resume bien la concepción de las regiones como una solución de compromiso entre conveniencia y naturalidad:

Zoological regions are those primary divisions of the earth's surface of approximately continental extent, which are characterised by distinct assemblages of animal types. Though strictly natural, in the sense already pointed out, they have no absolute character as equal independent

existences, since they may have been different in past ages, but are more or less conventional, being established solely for the purpose of facilitating the study of the existing geographical distribution of animals in its bearing on the theory of evolution. There is thus, in my opinion, no question of who is *right* and who is *wrong* in the naming and grouping of these regions, or of determining what are the *true* primary regions. All proposed regions are, from some points of view, natural, but the whole question of their grouping and nomenclature is one of convenience and of utility in relation to the object aimed at (Wallace, 1894, en Smith, 2002 : 8).

En el modelo final de Wallace una de las premisas básicas fue la permanencia de océanos y continentes. Después de la expedición del *Challenger*, había buenas razones para pensar que las cuencas oceánicas nunca se habían elevado para formar continentes, no al menos durante los últimos períodos geológicos. En una carta que Wallace envió a Thiselton-Dyer a principios de 1881, le expresaba que, de haber conocido su escrito antes (se refería al trabajo de Thiselton-Dyer, *Geographical Distribution of Plants*), lo habría citado en su último libro “in support of the view of the northern origin of the Southern flora by migration along existing continents.” (en George, 1964). Le expresa su acuerdo por sostener la tesis permanentista:

It is intensely interesting to me, both because it so clearly brings on Darwin's views and so judiciously expounds his arguments – even when you intimate a difference of opinion – but especially because you bring out so clearly and strongly his views on the general permanence of continents and oceans, which to-day, as much as ever was insisting upon. I may just mention here that none of the people who still insist on former continents where now are deep oceans have ever dealt with the almost physical impossibility of such a change having occurred without breaking the continuity of terrestrial life, owing to the mean height of the land, and its area nearly six times the mean height of the land of the existing continents would be required to build up even *one small*

continent in the depths of the Atlantic or Pacific! I have demonstrated this, with a diagram, in my "Darwinism" (Chap. XII), and it has never been refuted or noticed, but passed by as if it did not exist! (en George, 1964: 90).

Ya se ha dicho que Darwin se opuso constantemente a que se recurriera al cambio geográfico para resolver cada caso problemático de distribución orgánica. Siempre sostuvo la permanencia de los continentes y los grandes océanos, dando al geólogo norteamericano James Dwight Dana (1845) el crédito por haber sido el primero en afirmar que la forma general de los continentes y océanos había quedado definida desde los primeros tiempos de la historia geológica de la Tierra.

Medio siglo después, Thiselton-Dyer (1909) sostenía que la moderna investigación física tendía a confirmar este punto de vista. El centro de gravedad no coincidía con el centro geométrico, de lo cual se deducía que la tierra quedó moldeada en un período primitivo de plasticidad. Bajo esta premisa, la dispersión se volvió cada vez más importante. Para Darwin, quien mantenía desde mediados del siglo XIX una posición permanentista, era por ello importante experimentar con la dispersión de semillas. Encontró que, contra la opinión corriente, las semillas podían resistir el agua salada o permanecer muchas horas en el buche de las aves sin perder su vitalidad. Tales experimentos provenían del linaje de Lyell (1830-1833) así como de observaciones naturalistas desde el siglo XVIII.

Había una muy buena razón para que Darwin prefiriera la dispersión a gran distancia y rechazara los puentes terrestres. Antes de que se realizara la expedición del *Challenger*, Darwin había rechazado las hipótesis extensionistas porque, además de las propias distribuciones disyuntas, nadie había propuesto evidencia independiente que las apoyara. Se requería una causa visible, una *vera causa* que pudiera explicar las distribuciones disyuntas y pudiera oponerse contra la extravagante doctrina de las creaciones múltiples. Si la dispersión no era una causa efectiva, razonaba Darwin,

quienes admitían un solo centro de origen tendrían que admitir extensiones continentales.

Así, en la primera década del siglo XX, el modelo dispersionista, iniciado por Darwin y apuntalado por Wallace, finalmente había quedado establecido. En gran medida, su aceptación se debió a su gran poder explicativo. Thiselton-Dyer (1909) lo expresó sucintamente:

It explains how physical barriers separate and form botanical regions, how allied species become concentrated in the same areas, how, under similar physical conditions, plants may be essentially dissimilar, showing that descent and not the surroundings is the controlling factor, how insular floras have acquired their peculiarities; in short, how the most various and apparently uncorrelated problems fall easily and inevitably into line (Thiselton-Dyer, 1909: 8).

¿Cuáles eran las razones que habían permitido el afianzamiento de la tesis permanentista? La respuesta la había resumido Wallace en su libro *Darwinism* (Wallace, 1889). En el capítulo dedicado a la biogeografía, expresó con toda claridad su confianza en la teoría de la evolución para explicar cabalmente la distribución orgánica:

The theory which we may now take as established – that all existing forms of life have been derived from other forms by a natural process of descent with modification, and that this same process has been in action during pass geological time – should enable us to give a rational account not only of the peculiarities of form and structure presented by animals an plants, but also of their grouping together in certain areas, and their general distribution over the earth's surface (Wallace, 1889: 338).

Este capítulo constituye un excelente resumen de la versión final del modelo biogeográfico de Wallace. Expresa una concepción equilibrada que si bien privilegia a la dispersión, también acepta los cambios geográficos como causa de la distribución

orgánica actual. Señaló que otro factor importante había sido el cambio climático, con calentamientos y enfriamientos globales, los cuales hay que tomar en cuenta antes de especular sobre posibles migraciones para explicar casos de distribuciones disyuntas. Es, en síntesis, el intento final que hizo Wallace por resolver la tensión entre sus ideas permanentistas y extensionistas.

Wallace planteó que para entender la distribución de los seres organizados, incluso los casos más problemáticos, era necesario conocer dos aspectos:

1. Cuál ha sido la naturaleza y los límites de los cambios que han ocurrido en la superficie de la tierra; qué barreras han aparecido y cuáles han desaparecido, especialmente durante el período Terciario y finales del Secundario, cuando aparecieron los grupos superiores de organismos.
2. Cuáles son los límites extremos de dispersión que poseen los grupos principales de animales y plantas.

Para decirlo en breve, se requeriría conocer tanto los cambios geográficos como las capacidades dispersoras de los organismos. Sin embargo, aclara que los cambios geográficos no son ilimitados y refuta a Lyell, quien nunca pudo ser convencido completamente por Darwin sobre la permanencia y constancia de océanos y continentes. Si bien Lyell siempre rechazó los cambios abruptos o catastróficos, se mantuvo fiel a su creencia de que en un tiempo profundo, la acumulación de cambios lentos y graduales podían modificar notablemente los rasgos de la superficie terrestre. De esta manera, Lyell terminó afirmando en la última edición de sus *Principles* que:

Continents, therefore, although permanent for whole geological epochs, shift their positions entirely in the course of ages. (Lyell, 1872, en Wallace, 1889: 342)

Al respecto, Wallace comentaba que esa había sido la opinión ortodoxa hasta que los sondeos oceánicos permitieron conocer la naturaleza del fondo marino. El profesor Dana fue el primero en dudar de esa tesis y Darwin, en su *Journal of*

Researches (Darwin, 1845), había hecho notar que todas las islas de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, eran de naturaleza volcánica o coralina, excepto las Seychelles y St. Paul's Rock. Posteriormente se corroboró que tampoco éstas eran excepciones. Consideraba un hecho comprobado por la exploración biogeográfica el que ninguna isla oceánica posee mamíferos ni anfibios aborígenes. Por ello, debe concluirse que nunca ninguna de las áreas ocupadas por océanos ha estado ocupada por continentes, al menos en los períodos geológicos conocidos.

Después de la exploración del *Challenger* se demostró que los sedimentos terrestres acarreados hacia el mar por los ríos (con excepción de materiales flotantes como la piedra pómez) se depositan cerca de la costa a una distancia proporcional a su fineza. Grava y arena se depositan a unas cuantas millas de la costa, el limo hasta las 50 millas y los materiales más finos no sobrepasan en los casos extremos, las 300 millas. Más allá de esa distancia, el piso oceánico está cubierto de un material lodoso producto de los restos de los organismos marinos. Además, existe esparcido por los fondos oceánicos, material expelido por los volcanes y rocas transportadas por icebergs. Así, en un estrecho cinturón que bordea los continentes, se encuentran rocas sedimentarias, con las mismas secuencias de estratos de los afloramientos terrestres, pero en cambio, en el piso oceánico no se ha encontrado nada similar. Puede entonces concluirse que el piso de las grandes cuencas oceánicas jamás ha sobresalido del nivel del mar, y que las formaciones marinas que pueden encontrarse expuestas sobre la tierra emergida nunca se originaron en el fondo profundo, sino siempre cerca de los continentes.

Pero además de estas evidencias geológicas que refutan la tesis de la alternancia de mares y océanos sobre la superficie terrestre, existe un impedimento mecánico. La masa de agua es mucho mayor que la de tierra, de modo que si un continente se hundiera y por simple balance una masa igual de piso oceánico se elevara para compensar el hundimiento, nunca alcanzaría a sobresalir encima del nivel del mar.

Wallace precisó entonces los cambios que pueden aceptarse:

When we speak of the permanence of oceanic and continental areas as one of the established facts of modern research, we do not mean that existing continents and oceans have always maintained the exact areas and outlines that they now present, but merely, that while all of them have been undergoing changes in outline and extent from age to age, they have yet maintained substantially the same positions, and have never actually changed places with each other. There are, moreover, certain physical and biological facts which enable us to mark out these areas with some confidence (Wallace, 1889: 346).

We shall find on examination that this view of the general permanence of the oceanic and continental areas, with constant minor fluctuations of land and sea over the whole extent of the latter, enable us to understand, and offer a rationale explanation of, most of the difficult problems of geographical distribution; and further, that our power of doing this is in direct proportion to our acquaintance with the distribution of fossil forms of life during the Tertiary period. We must also take due note of many other facts of almost equal importance for a due appreciation of the problems presented for solution, the most essential being, the various powers of dispersal possessed by the different groups of animal and plants, the geological antiquity of the species and genera, and the width and depth of the seas which separate the countries they inhabit (Wallace, 1889: 350).

Abordó los dos casos cruciales que ya había tratado en su artículo de 1864 para demostrar la hipótesis general de la difusión de las formas dominantes desde los continentes septentrionales hasta los australes: el de los marsupiales, completamente ausentes en Asia, Europa y África y presentes en Australia, Nueva Guinea y Sudamérica, y el de los tapires, que existen en Sudamérica y Malasia. El registro fósil revelaba restos de marsupiales en el Eoceno tardío de Europa y Norteamérica así como restos de tapires en el Mioceno y Plioceno de Asia y Europa. Ello hace innecesarias las

hipótesis sobre puentes continentales, pues ambos casos pueden explicarse por difusión desde un centro de origen norteño. Estos dos casos resultaban pruebas cruciales de la difusión desde el norte, pues la capacidad de dispersión tanto de marsupiales como de tapires es de lo más limitada, de modo que si incluso ellos fueron capaces de difundirse, con mayor razón pudieron haberlo hecho otros grupos mejor dotados para dispersarse.

De nuevo criticó la hipótesis de Lemuria:

Yet nothing is more common than for students of this or that group to assert that the theory of oceanic permanence is quite inconsistent with the distribution of its various species and genera. Because a few Indian genera and closely allied species of birds are found in Madagascar, a land termed "Lemuria" has been supposed to have united the two countries during a comparatively recent geological epochs; while the similarity of fossil plants and reptiles, from the Permian and Miocene formations of India and South Africa, has been adduced as further evidence of this connection. But there are also genera of snakes, of insects, and of plants, common to Madagascar and South America only, which have been hold to necessitate a direct land connection between these countries. These views evidently refute themselves, because any such land connections must have led to a far greater similarity in the productions of the several countries than actually exists, and would besides render altogether inexplicable the absence of all the chief types of African and Indian mammalia from Madagascar, and its marvelous individuality in every department of the organic world (Wallace, 1889: 354).

Wallace apeló al principio del actualismo para preferir la concepción permanentista:

Having arrived at the conclusion that our existing oceans have remained practically unaltered throughout the Tertiary and Secondary period of geology, and that the distribution of the mammalia is such as might have

been brought about by their known powers of dispersal, and by such changes of land and sea as have probably or certainly occurred, we are, of course, restricted to similar causes to explain the much wider and sometimes more eccentric distribution of other classes of animals and of plants. In doing so, we have to rely partly on direct of dispersal, afforded by the land organisms that have been observed far out at sea, or which have taken refuge on ships, as well as by the periodical visitants to remote islands; but very largely on indirect evidence, afforded by the frequent presence of certain groups on remote oceanic islands, which some ancestral forms must, therefore, have reached by transmission across the ocean from distant lands (Wallace, 1889: 354-355).

Wallace interpretó entonces de otra manera la ausencia de ciertos organismos en ciertas áreas. No es que la dispersión sea un fenómeno de poca importancia o que no se hayan dispersado nunca, como lo pensaba en la etapa de su concepción extensionista, cuando se sorprendía de que las Célebes, que eran idóneas para recibir organismos por dispersión, no tuvieran formas de los alrededores. Ahora pensaba que la dispersión ocurre constantemente, por lo que la ausencia de especies en un área solo significa que no pudieron adaptarse a las nuevas condiciones, pues existen las que él llama ‘barreras orgánicas’, es decir, las especies residentes impiden que se establezcan las especies invasoras. Puso como evidencia a favor los casos de las islas Azores y las Bermudas, con registros consignados de individuos vagabundos que arriban constantemente.

Ya en un artículo anterior, Wallace (1880b) había consignado 22 tipos de aves en las Azores, de los cuales sólo uno era peculiar, mientras que todos los demás eran idénticos a los de aves europeas. Este hecho parecía a primera vista intrigante, dada la lejanía de las Azores respecto al continente europeo, pero los residentes de este archipiélago sabían bien la razón: había migraciones continuas. Este pequeño grupo de islas está situado en un mar muy tormentoso, con vientos que soplan desde cualquier dirección, especialmente durante primavera y otoño. Los vientos dominantes provienen de América, aunque no se encuentra ninguna especie americana en las Azores. El hecho

interesante, consignado por los habitantes, era que después de cada gran tormenta, invariablemente se veían algunas aves nuevas en las islas, que no se habían visto antes. Generalmente se les veía por poco tiempo y muy rara vez persistían. Pero también con las tormentas llegaban individuos de algunas de las especies residentes, manteniendo con ello la continuidad entre las especies continentales europeas y las del archipiélago. Una evidencia adicional de que estas islas habían sido pobladas por dispersiones era que los tres grupos que componen el archipiélago (occidental, central y oriental), tenían más especies europeas en el orden inverso, es decir, según su mayor cercanía con Europa.

Entonces Wallace le concedió a la dispersión un peso incluso mayor al que le había asignado Darwin. Al referirse a la distribución de ciertas especies de plantas que habitan tanto la región templada del norte como las montañas de los continentes australes, Darwin había buscado la causa en un cambio climático ocurrido en el pasado. El descenso de la temperatura permitió que las formas norteñas pasaran por las tierras bajas tropicales. Pero ahora era Wallace quien refutaba a Darwin con el mismo argumento con que éste había refutado anteriormente sus ideas extensionistas: no existe una partícula de evidencia a favor de que haya ocurrido un descenso de las temperaturas en las tierras tropicales; no existe evidencia alguna en Brasil de que haya ocurrido una glaciación; las supuestas morrenas y glaciares que habían encontrado Agassiz y Hartt habían resultado falsas.

Así, Wallace descartó la glaciación como causa de ciertas anomalías y las explicó por dispersión. De una concepción inicialmente extensionista, Wallace terminó siendo más dispersionista que el propio Darwin.

Las formas que habitan montañas de la región templada del norte, tanto en América como en Asia y Europa, más las formas relacionadas de los picos montañosos de los continentes meridionales, son esencialmente el mismo caso de las islas oceánicas y por tanto pueden también explicarse por dispersión, sin necesidad de recurrir a la hipótesis del enfriamiento de la región tropical, que además, de haber ocurrido, hubiera tenido un efecto devastador, causando la extinción masiva de las formas tropicales. Si se

han comprobado reiteradamente dispersiones de especies a las Azores y se considera que la distancia entre Europa y este archipiélago no excede la que existe entre el sur de África y Madagascar, no debería sorprender que haya especies similares en las montañas de estas dos áreas.

Además, Wallace razonó que la distribución de especies vegetales estrechamente relacionadas en picos montañosos distantes se debe a la anemocoria y no a la ornitocoria. Si bien parece razonable suponer que las aves apartadas de los continentes por tormentas se verían en la necesidad imperiosa de aterrizar en cualquier isla que encontraran por azar, resulta absurdo pensar que al dispersarse por áreas continentales cruzaran de un solo vuelo las grandes distancias entre picos montañosos, cuando tendrían la posibilidad de bajar a tierra en cualquier tramo intermedio. Además, la probabilidad de que las aves dispersen semillas adheridas a su cuerpo es infinitesimal, mientras que la dispersión a la que están sujetas por causa de tormentas, huracanes o tornados es constante y regular, y por tanto, mucho más efectiva. Mientras que sólo unas cuantas semillas podrían dispersarse ocasionalmente adheridas a las aves, las transportadas por el viento serían incontables.

Al final del capítulo, Wallace concluía que mediante los principios que había establecido se podían entender todos los casos principales de distribución. Los casos aparentemente difíciles y las anomalías surgen por ignorancia de algunos de los factores esenciales que intervienen, como son el desconocimiento de la distribución del grupo en tiempos geológicos recientes o de los modos particulares de dispersión. Por ejemplo, mientras que se encuentran lagartijas prácticamente en todas las islas oceánicas, en cambio no se hallan batracios ni serpientes, y se ignora cómo es que las primeras se han dispersado superando la barrera del océano, que resulta insuperable para los otros grupos. Estableció así los lineamientos del programa de investigación que habrían de seguir los biogeógrafos neodarwinistas por cerca de un siglo.

La distribución orgánica en las islas

A Wallace siempre le llamó la atención la biogeografía de las islas. Probablemente ello haya influido en su viraje al modelo dispersionista, pues es claro que los procesos de dispersión y colonización son mucho más relevantes en este tipo de ecosistemas. Sin embargo, las islas constituyen una parte proporcionalmente muy pequeña de la superficie terrestre, además de que los problemas de distribución que presentan son particulares, de modo que centrarse en las islas dejaba de lado los aspectos más importantes de la distribución de los animales a nivel mundial.

En 1871 Wallace dio una conferencia en la *Entomological Society* sobre las entomofaunas de las islas, refiriéndose particularmente a los escarabajos de Madeira. Aunque no conocía directamente los insectos de esta isla, se había familiarizado con ellos por un trabajo de Wollaston que había pasado desapercibido. Wallace hizo una reconstrucción de la historia de la colonización de la isla siguiendo las ideas de Darwin. Su tesis era que muchas islas habían sido colonizadas por migraciones aleatorias a través del mar. Ya había abandonado su idea anterior, que explicaba las faunas insulares por el contacto que alguna vez habían tenido las islas con los continentes.

Sus ideas sobre la biogeografía de las islas las expuso en su libro *Island life* (Wallace, 1880a) y de manera resumida en un artículo (Wallace, 1880b). Clasifica a las islas en tres tipos, según su origen: (1) islas continentales recientes, (2) islas continentales antiguas y (3) islas oceánicas. Las islas continentales se han separado de un continente, ya sea en tiempos recientes o remotos; en cambio, las islas oceánicas nunca han estado unidas a un continente, sino que se han formado en medio del océano. Desde el punto de vista geológico, las islas continentales son similares a los continentes, con formaciones variadas que normalmente incluyen rocas estratificadas de diferentes edades. Las islas oceánicas por su parte son siempre o volcánicas o coralinas.

La diferencia entre las islas continentales recientes y antiguas es la profundidad del mar que las rodea. Las primeras están rodeadas por mares someros que no sobrepasan los 200 metros; las segundas, por mares profundos, sin importar la distancia que las separa del continente. Por su parte, las islas oceánicas generalmente están en medio de los océanos y están rodeadas por mares muy profundos.

Cada uno de estos tipos de islas tiene características zoológicas particulares. Las islas continentales recientes siempre poseen los mismos animales que habitan el continente vecino, en especial mamíferos, aves y reptiles; contienen a los órdenes y familias más importantes y en general poseen las mismas especies o bien especies estrechamente relacionadas. Las islas continentales antiguas poseen un conjunto de animales diferentes a los del continente. Siempre poseen mamíferos, aves y reptiles, pero carecen de muchas de las familias y órdenes de los continentes mientras que poseen otros peculiares, ausentes en el continente. Las islas oceánicas no tienen mamíferos terrestres y los anfibios y reptiles también están ausentes o si acaso pobremente representados. Poseen especies de aves que son parecidas a las del continente. Estos patrones se explican por un principio simple: el tiempo de aislamiento es proporcional a la cantidad de divergencia.

Esta clasificación y las descripciones de los mapas de islas permitieron discernir un punto importante dentro del modelo dispersionista: se podía aceptar la unión entre continentes e islas continentales en épocas anteriores por causa de movimientos exclusivamente verticales en ciertas áreas, tanto de subsidencia como de elevación (la posibilidad de movimientos horizontales ni siquiera se discutía). En cambio, la fauna y la flora de las islas oceánicas, que jamás habían estado unidas a continente alguno, sólo podían explicarse por dispersión a gran distancia, ya que al conocerse la naturaleza del sedimento de las grandes cuencas oceánicas, se rechazó tajantemente cualquier hipótesis sobre emersiones a gran escala que formaran puentes o de hundimientos de continentes enteros.

La tesis general que terminó de elaborar Wallace en *The Geographical Distribution of Animals* la volvió a refrendar resumidamente al final de *Island Life* (1902, 3a. edición), obra que el propio Wallace presentaba como un suplemento de *The Geographical Distribution of Animals*:

The other important theory...- that of the permanence of oceans and the general stability of continents (*sic*) throughout all geological time, is as yet very imperfectly understood, and seems, in fact, to many persons in the nature of a paradox. The evidence for it, however, appears to me to be conclusive, and it is certainly the most fundamental question in regard to the subject we have to deal with; since, if we once admit that continents and oceans may have changed places over and over again (as many writers maintain), we lose all power of reasoning on the migrations of ancestral forms of life, and are at the mercy of every wild theorist who chooses to imagine the former existence of a now-submerged continent to explain the existing distribution of a group of frogs or a genus of beetles (Wallace, 1902: 10).

Wallace se había comprometido con un sistema que requería continentes estables por los que pudieran haber migrado las razas superiores en sentido norte-sur. Su teoría general sobre la distribución la expresó sucintamente al final de la tercera edición de *Island Life*:

That theory is, briefly, that the distribution of the various species and groups of living things over the earth's surface, and their aggregation in definite assemblages in certain areas, is the direct result and outcome of a complex set of causes, which may be grouped as "biological" and "physical". The biological causes are mainly of two kinds -firstly, the constant tendency of all organism to increase in number and to occupy a wider area, and their various powers of dispersion and migration through which, when unchecked, they are enabled to spread widely over the globe; and, secondly, those laws of

evolution and extinction which determine the manner in which groups of organisms arise and grow, reach their maximum, and then dwindle away, often breaking up in a separate portions which long survive in very remote regions (Wallace, 1902: 531-532).

Después de dedicar gran parte de su vida al estudio de la distribución orgánica, propuso un enfoque integral:

In concluding a work dealing with subjects which have occupied my attention for many years, I trust that the reader who has followed me throughout will be imbued with the conviction that ever presses upon myself, of the complete interdependence of organic and inorganic nature. Not only does the marvellous structure of each organised being involve the whole past history of the earth, but such apparently unimportant facts as the presence of certain types of plants or animals in one island rather than in another, are now shown to be dependent on the long series of past geological changes – on those marvellous astronomical revolutions which cause a periodic variation of terrestrial climates – on the apparently fortuitous action of storms and currents in the conveyance of germs – and on the endlessly varied actions and reactions of organised beings on each other. And although these various causes are far too complex in their combined action to enable us to follow them out in the case of any one species, yet their broad results are clearly recognisable; and we are thus encouraged to study more completely every detail and every anomaly in the distribution of living things, in the firm conviction that by so doing we shall obtain a fuller and clearer insight into the course of nature, and with increased confidence that the “mighty maze” of Being we see everywhere around us is “not without a plan (Wallace, 1902: 544-545).

Colonialismo y dispersionismo

El dispersionismo, como modelo de investigación en biogeografía histórica, surgió en pleno auge del Imperio Británico, durante un período de fuerte dominancia y expansión colonialista. No es casual, como ha hecho notar Craw (1992), que algunos de los términos adoptados por la biogeografía provengan del argot militar. 'región', por ejemplo, proviene del término latino *regere*, que significa mandar o reinar; 'provincia' deriva de la palabra latina *vincere*, que significa conquistar, y originalmente se refería a un territorio conquistado por el Imperio Romano. En el siglo XVIII, el naturalista alemán Johann Reinhold Forster, quien acompañó al capitán Cook en su segundo viaje de exploración a los mares del sur, atribuyó la miseria moral y material de los habitantes del extremo sur de América a un enfriamiento desigual de la superficie terrestre. El conde de Buffon, en su *Histoire Naturelle*, veía en el menor tamaño de los cuadrúpedos del Nuevo Mundo una evidencia de su degeneración, que tenía como causa posible el bajo nivel cultural de los aborígenes, quienes al no domesticar a sus animales, no los habían fortalecido. La empresa de cartografiar el mundo, así como el reconocimiento de sus recursos naturales a través de expediciones célebres, como las del *Resolution and Adventure*, la del *Erebus and Terror* o la del *Beagle*, llevaba un trasfondo ideológico implícito: el penetrar regiones vírgenes y delimitarlas con precisión, para poder así separar lo salvaje de lo habitable, lo primitivo de lo avanzado, lo incivilizado de lo civilizado (Craw, 1992).

Subyacente a los mapas delineados por los súbditos de la corona y de las rutas de dispersión seguidas por sus navíos, se escondía una profunda carga ideológica, en la cual la ciencia sirvió como un instrumento legitimador del colonialismo imperial. La mentalidad expansionista se manifestó variadamente con una retórica adornada de frases que bien podrían incluirse en una antología de la arrogancia:

El método más adecuado y productivo para recolectar escarabajos es aclarar los bosques de Auckland (Capitán Broun, entomólogo y primer gobernador de Nueva Zelanda (Craw, 1992).

Las producciones de la Gran Bretaña se sitúan mucho más alto en la escala del ser que las de Nueva Zelanda ... las producciones orgánicas de Nueva Zelanda ahora están cediendo ante las legiones de plantas y animales introducidos de Europa (Charles Darwin, en Craw, 1992).

Si aceptamos la configuración de la Tierra como permanente, una dispersión continua y progresiva de las especies del centro a la circunferencia, es decir, hacia el sur, parece inevitable. Si un observador se colocara en algún punto en el Canal de San Jorge, desde el que fuera visible una mitad del globo, vería la mayor cantidad posible de tierra extendiéndose bajo la forma de una especie de figura estrellada. La supremacía marítima de la raza inglesa quizá ha fluido desde la posición central de su morada. El que tal disposición haya facilitado una migración centrífuga de organismos terrestres es obvio de cualquier manera, y las condiciones climáticas que operan desde el polo suministrarían medios efectivos de propulsión (Thiselton-Dyer, en Nelson, 1978).

Wallace a fin de cuentas se formó dentro de esta ideología. Creía honestamente en la superioridad biológica y moral de la raza blanca, en particular de la inglesa. Había visitado colonias holandesas en el Archipiélago Malayo y creía que los holandeses habían ejercido una dictadura paternalista, o como él mismo lo llamaba, un 'despotismo paternal' que había cambiado para bien las costumbres de esos pueblos bárbaros, que antes tenían como costumbre adornar sus casas con las cabezas disecadas de sus enemigos y ahora, bajo la dirección de los colonizadores holandeses, se habían vuelto gente industriosa y apacible. Sin embargo, satisfecho con el *laissez faire* de Adam Smith, prefería el liberalismo con que se gobernaba a las colonias inglesas, dejando a los aborígenes seguir siendo bárbaros e incivilizados

antes que ejercer coacción alguna sobre ellos. Sólo se permitía valerse de la fuerza de la razón y la moral. Admitía, no obstante, que en el caso de razas con reconocida inferioridad mental, se justificaba ejercer cierto grado de despotismo por el propio bien de los indígenas. Eran como niños a los que, si se les dejara crecer con completa libertad, nunca aprenderían a comportarse con educación, por lo que era necesario ejercer cierto despotismo sobre ellos. Pensaba que los europeos tenían el derecho de gobernar pueblos salvajes así como el deber de mejorarlos, lo que justificaba implícitamente el despotismo e incluso la esclavitud.

Sin embargo, creía que los holandeses, desde un punto de vista práctico, habían tenido éxito mientras que los ingleses habían fracasado en su intento por civilizar a los pueblos bárbaros, debido a que los primeros no se habían saltado las etapas necesarias en el progreso de la civilización y los segundos habían querido civilizar a las razas inferiores de manera directa. Wallace creía firmemente en un principio del progreso tanto biológico como social. Imbuido de fe en el positivismo decimonónico afirmaba: “Si hay algo a lo que se aplique la gran ley de la continuidad del desarrollo es al progreso humano” (Wallace, 1869: 290).

A veces afloró en él la mentalidad racista de la época en algunos pasajes de sus trabajos, por ejemplo, hizo una clasificación esquemática y jerarquizada de los pueblos del Archipiélago Malayo: los papúas están en el nivel más bajo; les siguen los bugis y después otros pueblos del archipiélago ‘de piel casi tan blanca como la china’ y ‘con rasgos semieuropeos muy agradables’ (Wallace, 1869: 296). Parecería haber un indicador simple y lineal del grado de civilización: entre más blanca es la piel, mayor es el grado de evolución de las razas humanas: “The Red Indian goes down before the white man, and the New Zealander vanishes in presence of the English settler” (Wallace, en George, 1964, Part III: 7). A fin de cuentas, la distribución geográfica de la especie humanas se sujetaba a los mismos principios y procesos que operaban en las demás especies animales; las razas arias del septentrión, los bárbaros hiperbóreos, se expandían hacia el sur a expensas de las razas aborígenes.

Es difícil conciliar estas expresiones ideológicas con las que manifiesta al describir embelesado al ave real del paraíso, la *Paradisea regia*, a la que calificó como una de las maravillas de la creación. Al reflexionar sobre esa 'joya de la naturaleza' no accesible a la admiración humana por estar confinada a unas islas remotas, concluyó que paradójicamente se extinguiría con la llegada de la civilización. Wallace, el convencido creyente de la libre empresa, de la superioridad de la raza europea y de las bondades de la 'civilización', vislumbró su faceta siniestra, y concluyó con una refutación a la tesis bíblica de que las especies fueron creadas para el beneficio del hombre.

Conclusiones

Desde que se tuvo una visión global de la distribución de las formas orgánicas sobre la superficie terrestre, surgieron dos patrones que ineludiblemente atrajeron la atención de los estudiosos de la geografía de la vida. Uno era el de las grandes regiones de endemismo; el otro, las grandes disyunciones de grupos relacionados. Estos patrones han ejercido permanentemente una especie de fascinación sobre los biogeógrafos, y hacia la búsqueda de su explicación se ha canalizado el esfuerzo de varias generaciones de biogeógrafos bajo diferentes enfoques, desde Buffon, Augustin y Alphonse De Candolle, Sclater, Darwin, Wallace y Hooker, hasta Matthew, Cain, Darlington, Simpson, Mayr, Hennig, Croizat, Briggs, Nelson, Platnick, Humphries, Craw y Page, entre otros.

Ya en la primera mitad del siglo XIX los estudiosos de la distribución orgánica reconocían que los factores físicos no agotaban la explicación de los patrones biogeográficos, a pesar de la hagiografía neodarwinista que presenta a Darwin como el primero en refutar la creencia de que los factores físicos determinaban la composición biótica de las áreas. Tanto Darwin como Wallace retomaron una conclusión que había avizorado desde el siglo XVIII Buffon y desarrollada por Augustin De Candolle y el propio Lyell: la distribución orgánica no podía explicarse satisfactoriamente atendiendo sola a las condiciones ambientales. El concepto de *habitaciones*, acuñado por Augustin De Candolle reconocía claramente que el principal patrón biogeográfico era la existencia de regiones de endemismo y que los factores físicos eran insuficientes para explicar ese patrón.

Sin embargo, el concepto de regiones y de áreas de endemismo, provenientes tanto de la fitogeografía de De Candolle como de la zoogeografía de Sclater, estaban ligados a dos premisas: (1) el concepto metafísico de centros de creación, y (2) la permanencia de los continentes. Darwin admitió la segunda y rechazó la primera

desde el inicio de sus trabajos transformacionistas. Por su parte, Wallace rechazó al principio las dos, aunque terminó apegándose a las ideas de Darwin. De esta manera, aceptando la permanencia de los rasgos principales de la superficie terrestre y rechazando la idea de que había centros independientes de creación, durante la segunda mitad del siglo XIX se modeló la influyente escuela dispersionista. Una de las hipótesis comunes a mediados del siglo XIX suponía la existencia de grandes puentes ahora subsumidos para explicar los casos de distribuciones disyuntas; otra más las explicaba directamente por creaciones independientes. Extensionismo y Creacionismo eran así las explicaciones a las que tuvo que enfrentarse el dispersionismo. En tanto que provenía de una tradición que tenía como valores la búsqueda de causas verdaderas, el actualismo y el empirismo, el enfoque dispersionista/permanentista no podía aceptar ni al creacionismo, con su carga metafísica de intervenciones divinas directas sobre la naturaleza, ni al extensionismo y sus puentes hipotéticos, que se postulaban sin evidencia geológica sólida.

El modelo de selección natural que elaboraron Darwin y Wallace prometía un valor heurístico tan grande, que a los biogeógrafos de la tradición dispersionista les resultó secundario estudiar patrones antes que procesos. Ya desde el tiempo en que concluía *On the Origin...*, a Darwin no le importaban las regiones *per se* sino que su interés se centraba en las barreras que existían entre ellas como punto crítico de su explicación sobre la divergencia por separación geográfica (Camerini, 1993).

Bajo las premisas del cambio orgánico de Darwin y del cambio geográfico de Lyell, sería menester admitir que los conjuntos propios y particulares de cada región sólo tendrían una constancia relativa y que el patrón actual de regiones biogeográficas se iría desdibujando a través de los milenios hasta reemplazarse por otros. El permanentismo, sin embargo, aunque por un lado limitaba el cambio geográfico, por otro permitía salvaguardar la estabilidad de las regiones de Sclater, siempre tan apreciadas por Wallace.

La explicación de los patrones biogeográficos mediante causas geológicas, *v. gr.* puentes hipotéticos, sirvió indistintamente tanto al creacionismo de Sclater y Forbes como al transformismo de Wallace y a su primera explicación sobre las distribuciones disyuntas. Sin embargo, al final estos dos enfoques llegaron a ser incompatibles. Por un lado, desde el extensionismo surgieron explicaciones vicariancistas, como la de Hooker, que fueron desestimadas por el enfoque dispersionista.³⁸ En sus estudios de las floras australes, Hooker había llegado a la conclusión de que la similitud entre ellas podía explicarse por una disyunción primaria latitudinal que separó las floras de los hemisferios septentrional y austral, seguida de separaciones entre las tierras sureñas. Wallace (1876), siguiendo los principios darwinianos, rebatió vigorosamente esta idea, afirmando que cada una de las floras sureñas derivaba de dispersiones independientes de razas dominantes que procedían del norte. Ello implicaba que las relaciones florísticas eran más estrechas en un sentido norte-sur que en un sentido latitudinal, y que las afinidades entre las floras sureñas que había encontrado Hooker sólo eran casuales, mientras que éstas mantenían verdaderas relaciones genealógicas con sus contrapartes nortenas.

No obstante, las hipótesis puentistas requerían de una serie de supuestos gratuitos (véase la carta ya citada de Darwin a Hooker en Burkhardt, 1996: 135). Por otra parte, a la premisa permanentista del modelo dispersionista y a su ideal metodológico de buscar causas verdaderas, se le añadió, a partir de Darwin y Wallace, el principio de la selección natural como causa determinante de la distribución orgánica actual. El desarrollo de la explicación dispersionista/permanentista puede entenderse como una reacción contra la doctrina de la creación/diseño, con un rechazo explícito a: (1) las hipótesis extensionistas, de clara filiación catastrofista, (2) la idea de la adecuación perfecta entre organismos y sus circunstancias, (3) la concepción fijista de las especies, y (4) la idea de las creaciones múltiples e independientes, que en su versión extrema, consideraba que

³⁸ El enfoque vicariancista resurgió aproximadamente un siglo después bajo un nuevo marco conceptual a partir de la importante obra de León Croizat (1958; 1964), quien demostró empíricamente que la capacidad de dispersión y colonización de los diversos grupos de plantas y animales no guarda relación alguna con los patrones biogeográficos principales.

cada área de endemismo, ya fuera toda una región biogeográfica o una isla pequeña, era un centro de creación independiente. La emergencia del modelo dispersionista en la segunda mitad del siglo XIX significó una ruptura epistemológica (*sensu* Bachelard, 1968) respecto al modelo de creación/diseño que tuvo tanta influencia en la Inglaterra decimonónica.

Desde el modelo de Lyell hasta el de Wallace, se puede apreciar una cierta continuidad de conceptos y creencias, así como el apego a un patrón distintivo de explicación mediante leyes. Estos rasgos le confieren al dispersionismo una identidad propia. El modelo biogeográfico de Wallace se puede entender como la conclusión de un boceto que había delineado inicialmente Lyell.

El cambio en las concepciones biogeográficas de Wallace, desde su simpatía inicial por hipótesis extensionistas hasta su defensa decidida del modelo rival permanentista, se dio como consecuencia de su rechazo a las ideas creacionistas, su adhesión al modelo de explicación mediante leyes naturales y su apego a la tradición que buscaba *verae causae* como condición *sine qua non* para explicar los fenómenos naturales. En este cambio tuvo una influencia decisiva el desarrollo de la teoría evolutiva. La explicación sobre los patrones de la distribución fue asimilándose a la teoría transmutacionista de Darwin y Wallace. Más allá de la influencia personal de Darwin y de los meros datos de distribución, el cambio en las concepciones biogeográficas de Wallace parece explicarse mejor por su adhesión a la tradición de la *vera causa*. Al adoptar como propia la crítica que había hecho Darwin sobre la ausencia de evidencia fáctica de antiguas extensiones terrestres y de mecanismos que pudieran fragmentar los continentes, Wallace dimitió de su posición inicial.

Se ha afirmado que al adoptar el sistema de regiones de Sclater, Wallace se vio forzado a rechazar su concepción extensionista temprana para explicar los casos de distribuciones anómalas, es decir, disyuntas, ya que al sostener que había seis divisiones fundamentales de la tierra emergida, cada una con producciones naturales propias, no podía aceptar más que en el pasado hubieran existido grandes extensiones

terrestres, puesto que ello implicaba que las regiones actuales no eran sino meras configuraciones temporales, mudables y pasajeras (Fichman, 1977). Wallace podía aceptar pequeñas conexiones entre islas separadas de continentes por distancias cortas y mares someros, que para establecerse sólo requerían cambios ligeros en el nivel del mar, pero ya no podía aceptar conexiones hipotéticas extensas, pues desdibujarían las conspicuas regiones de Sclater. Las grandes divisiones primarias de la Tierra correspondían con los grandes rasgos permanentes de la tierra emergida, que se suponía eran los más estables, es decir, los que menos cambios habían sufrido durante los últimos períodos geológicos, por lo que la distribución de los distintos grupos sólo podía cambiar en detalles. Sin embargo, frente a esta opinión, podría afirmarse que la razón principal por la que Wallace se deslindó de su posición extensionista inicial, fue su convicción de que la evidencia geológica descubierta por la exploración del *Challenger* refutaba fehacientemente las hipótesis de conectividad histórica.

El esquema global que finalmente elaboró Wallace sobre la distribución orgánica consistió en ciclos de surgimiento y expansión de grupos dominantes en las regiones septentrionales, que desplazaban a grupos anteriores de menor capacidad competitiva. A su vez, los nuevos grupos dominantes terminarían siendo desplazados por otros mejor adaptados a las circunstancias de su tiempo. En la versión final de modelo de Wallace, la biogeografía quedó subordinada a la evolución por selección natural y competencia. Al igual que a las faunas dominantes a las que apelaban, las ideas darwiniano-wallaceanas terminaron por desplazar a las ideas rivales.

Nelson (1978) hizo la pregunta de por qué no se había seguido la propuesta de Sclater, quien había planteado que cada investigador, con el grupo de su especialidad, propusiera las regiones ontológicas en que se dividía la superficie terrestre. Sclater ciertamente planteó no sólo eso, sino además, propuso que se investigara la relación entre las áreas: "...but little or no attention is given to the fact that two or more of these geographical divisions may have much closer relations to each other than to any tirad..." (Sclater, 1858: 131). Según la interpretación de Nelson, la biogeografía perdió el rumbo cuando el enfoque dispersionista desechó la línea de investigación

propuesta por Sclater, quien en su sistema resumía el patrón más importante de la distribución orgánica. Sin embargo, hay que decir que la revisión de la obra biogeográfica de Wallace revela que retomó directa y explícitamente la propuesta de Sclater, aunque encontró que había grupos, principalmente de plantas e insectos, que no se adecuaban a sus regiones ontológicas. No entendía un método robusto ni evidencia para contender con tales preguntas. La convicción sobre la validez de las regiones de Sclater que mostró Wallace en sus trabajos sobre la zoología y la geografía física del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860, 1863) fue aminorándose a medida que se encontraban cada vez más grupos cuya distribución no se adecuaba al sistema de regiones de Sclater. Así, puede decirse que más que abandonar la propuesta de Sclater, Wallace la refutó empíricamente y después la consideró un artefacto de naturalidad y conveniencia, que debía tomarse de referente en la investigación biogeográfica, más aún cuando coincidía con los rasgos principales y permanentes de la geografía.

Ante la falta de evidencia a favor de la existencia de puentes hipotéticos en el pasado, la dispersión, que durante la primera etapa de construcción del modelo darwinista sólo servía para explicar las distribuciones anómalas, las raras distribuciones cosmopolitas y para repoblar las áreas cuando ocurrían extinciones locales, se había convertido entonces en una de las causas principales de los patrones biogeográficos. El mismo Lyell había ido cambiando su opinión movido por un principio de simplicidad: la dispersión resultaba menos especulativa que los puentes hipotéticos.³⁹ La distribución orgánica ya podía entenderse como el resultado de episodios múltiples, independientes y fortuitos de dispersión.

³⁹ "McAndrew told me last night that the littoral shells of the Azores being European, or rather African, is in favour of a former continental extension, but I suspect that the floating of the seaweed containing their eggs may dispense with the hypothesis of the submersion of 1,200 miles of land once intervening. I want naturalist carefully to examine floating seaweed and pumice met with at sea. Tell your correspondents to look out. There should be a microscopic examination of both these means of transport.- Believe me ever truly yours." (Carta de Lyell a Wallace. May 32, 1867. en George, 1964, Part III: 24-25).

Wallace, que intelectualmente siempre fue heterodoxo, se cuidó mucho menos que Darwin de apearse a los cánones prevaletentes de buena ciencia. Aunque se refirió explícitamente a la *vera causa*, al atribuir la subsidencia del área en las islas mayores del Archipiélago Indomalayo para la formación de cadenas volcánicas, en realidad emplea la expresión sin ningún rigor metodológico. Era bien sabido que un mismo efecto puede sugerir varias causas posibles (Martínez, 1997), de modo que el poder explicativo de los puentes para las distribuciones disyuntas no bastaba para aceptarse como *vera causa*. Las meras evidencias a favor de una hipótesis no la hacían epistemológicamente confiable. No hay nada que indique en Wallace un empleo de la *vera causa* como principio de indagación ni tampoco como principio de evaluación, *sensu* Guillaumin-Juárez (1997). Más que por demandas metodológicas, como la de evidencia independiente a la cual recurrió Darwin para desestimar las hipótesis puentistas, parece ser que Wallace viró de su posición inicial extensionista al permanentismo simplemente por razones de índole empírico. En particular, fueron dos hechos importantes los que influyeron en el giro de Wallace: (1) la naturaleza del fondo oceánico, de la cual se deducía que el fondo profundo de los mares nunca se había elevado para formar puentes ni continentes, y (2) la evidencia fáctica de las dispersiones, atestiguada recurrentemente por habitantes de islas oceánicas como las Azores y las Bermudas. La ausencia de una concepción genealógica clara, expresada en una metodología rigurosa, no le permitió cuestionar las relaciones fundamentales de especies y biotas.

Los cambios que manifestó Wallace en sus concepciones biogeográficas contradicen la idea de que la versión final de su modelo, concluido en sus rasgos generales desde 1876, haya seguido un desarrollo progresivo y lineal (*v. gr.* Marchant, 1916; George, 1964), y más bien reflejan la tensión entre su interés por buscar una regionalización natural de la Tierra por un lado, y su adhesión al modelo de migración y divergencia por otro. Si bien Wallace expresó su interés por hacer una regionalización ontológica de la superficie terrestre, como proponía Sclater, no quiso admitir la carga creacionista que tenía esta propuesta. Es por ello que resulta contradictorio el que fluctúe reiteradamente entre declarar que busca hacer una

regionalización natural de la superficie terrestre y considerar a las regiones zoogeográficas como artificios meramente convencionales de utilidad didáctica. Bajo esta última concepción, las áreas terminan relacionándose mediante criterios fundamentalmente fenéticos o estadísticos, es decir, mediante el número de taxones compartidos, antes que por sus relaciones genéticas, es decir, históricas.

Wallace estuvo convencido de que la distribución espacial de las formas orgánicas se vinculaba directamente con la comprensión de los procesos evolutivos. Su enorme obra representa el modelo más elaborado sobre distribución orgánica del siglo XIX. El derrotero que tomó la biogeografía neodarwinista durante la primera mitad del siglo XX, con su interés por buscar centros puntuales de origen y rutas de dispersión para cada taxón, así como su intento por relacionar áreas con base en el número de taxones compartidos, olvidó el claro sentido genealógico que Wallace quiso dar al estudio histórico de las áreas. Éste fue retomado hasta aproximadamente un siglo después, cuando volvió a resurgir el interés por hacer una regionalización biótica de la superficie terrestre con un criterio claramente genealógico. La emergencia de los modelos de la panbiogeografía y la biogeografía cladística en la segunda mitad del siglo XX coinciden en sostener que uno de los propósitos fundamentales de la biogeografía es desarrollar una clasificación natural, es decir, basada en relaciones genealógicas de las áreas con sus biotas, que son las que verdaderamente importan si lo que se desea es reconstruir la historia de la vida en sus patrones generales. Si bien estos enfoques recientes representan un avance conceptual y metodológico respecto al enfoque neodarwinista, hasta ahora no proporcionan sino un atisbo del tema que tanto apasionó a Wallace: la historia abrumadoramente compleja de la distribución orgánica en el tiempo y en el espacio.

Referencias

- Acosta, J. 1940. (1590). *Historia natural y moral de las Indias*. Edición de E. O'Gorman. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Bachelard, G. 1968. Epistémologie et histoire des sciences. *Revue de Synthèse*, 49-52 : 596-602.
- Bates, H. W. 1863. *The naturalist on the River Amazons*. John Murray. Londres.
- Bedall, B. 1968. Wallace, Darwin, and the theory of natural selection: A study in the development of ideas and attitudes. *J. Hist. Biol.*, 3(2): 261-323.
- Bedall, B. 1988a. Darwin and divergence: The Wallace connection. *J. Hist. Biol.*, 21(1): 1-68.
- Bedall, B. 1988b. Wallace annotated copy of Darwin's *Origin of Species*. *J. Hist. Biol.*, 21(2): 265-289.
- Berry, A. 2000. An ugly baby. *London Review of Books*, 22(10): 26-27.
- Bowler, P. J. 1989 (1983). *Evolution. The history of an idea*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Londres. 432 pp.
- Bowler, P. J. 1998 (1992). *Historia fontana de las ciencias ambientales* (versión al español de R. Elier). Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 463 pp.
- Brackman, A. C. 1980. *A delicate arrangement: The strange case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace*. Time Life Books, Nueva York.
- Briggs, J. 1974. Operation of zoogeographic barriers. *Syst. Zool.*, 23: 248-256.
- Briggs, J. C. 1984. *Centres of origin in biogeography*. Biogeography Monographs 1. Biogeography Study Group. University of Leeds. 95 p.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. *Biogeography*. Mosby, St. Louis.
- Browne, J. 1983. *The secular ark: studies in the history of biogeography*. Yale University Press. New Heaven y Londres. 273 p.
- Browne, J. 1995. *Charles Darwin. Voyaging. Volume I of a Biography*. Pimlico, London. 605 pp.
- Brundin, L. Z. K. 1988. Phylogenetic biogeography. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*, Chapman and Hall, Londres. Pp. 343-369.
- Bueno, A. y J. Llorente. 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto pp. 1-33. En: J. Llorente (ed.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bueno, A. y J. Llorente. 2001. Síntesis Histórica de la Biogeografía. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Pp. 1-14.
- Burkhardt, F. (ed.). 1998. *Charles Darwin's letters. A selection 1825-1859*. Canto. Cambridge University Press, Cambridge. 249 pp.
- Butterfield, H. 1931. *The Whig Interpretation of History*. AMS Press, New York.
- Camerini, J. R. 1993. Evolution, biogeography, and maps. An early history of Wallace's line. *Isis* 84: 700-727.
- Cain, S. A. 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Brothers, Nueva York y Londres.
- Craw, R. C. 1992. Reciprocal traces: from motherland to (m)otherlands. *The body of the land*: 15-20. Dunedin Public Art Gallery, Nueva Zelanda.

- Craw, R. C.; J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography, tracking the History of life*, Oxford University Press. Nueva York. 229 p.
- Christie, J. R. R. 1990. The development of the historiography of science. En: Olby et al. *Companion to the History of Modern Science*. Routledge Press, Londres.
- Crisci, J. V. y J. J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*. México, D. F. No. especial 6: 87-97.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1, 2a y 2b. Publicados por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. 1964. *Space, time and form: The biological sintesis*. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela.
- Croizat, L.; G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centres of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Dana, J.D. 1853. On the isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *Am. J. Sci. Arts*, (2) 16 (47): 153-167, 314-327.
- Darlington, P. J. Jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, Nueva York, Londres, Sidney. 675 p.
- Darwin, C. 1845. *Journal of researches into the Natural History and Geology of the various countries visited by H. M. S. Beagle*. Everyman, Londres.
- Darwin, F. 1972 (1903). *More letters of Charles Darwin*. 2 vols. London. Reprinted Nueva York, Johnson Reprint Corporation.
- De Beer, G. 1964. Biology before the Beagle, pp. 3-10. En: Appleman, P. (comp.). 1970. *Before Darwin: conventional scientific opinion on the fixity of species*. Norton Critical Editions.
- De Beer, G. 1971. "Charles Robert Darwin". In: *Dictionary of Scientific Biography*. Vol. III. Charles Scribner's Sons, Nueva York.
- De Candolle, A. P. 1820. *Essai elementaire de geographie botanique*. Paris & Estrasburgo.
- De Candolle, A. P. 1820b. *Géographie botanique*. En F. C. Levrault (ed.) *Dictionnaire des sciences naturelles*. Vol. 18, pp. 359-436. Levrault, Paris.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue. 1988. Phylogenetics systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317-338.
- Desmond, R. 1972. Hooker, Joseph Dalton, pp. 488-492. En: Gillepie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biographies*. Vol. VI. Charles Scribner's Sons, Nueva York.
- Earl, G. W. 1845. On the physical structure and arrangement of the islands in the Indian Archipelago. *J. Roy. Geogr. Soc.*, 15: 358-365.
- Egerton III, F. N. 1972. Forbes, Edward. En: Gillepie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biographies*. Vol. V. Charles Scribner's Sons, Nueva York. Pp. 66-68.
- Eiseley, L. 1978. *El siglo de Darwin*. Editores asociados, México, D. F. 246 p.
- Espinosa, D. y J. Lorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. CONABIO-Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 133 pp.
- Fichman, M. 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *J. Hist. Biol.*, 10(1): 45-63.
- Forbes, E. 1846. On the Connexion between the distribution of the existing Fauna and Flora of the British Isles and the geological changes which have affected their area. *Memoirs of the Geological Survey of England and Wales*. 1, 336-432.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer, Sunderland, Mass. 600 pp.
- Gadow, H. 1913. *The wanderings of animals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- George, W. 1964. *Biologist philosopher: A study of the life and writings of Alfred Russel Wallace*. Abelard-Schuman.
- Ghiselin, M. 1969. *The triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.

- Gould, S. J. 1977. *Ever since Darwin*. Pp. 147-152. Norton, Nueva York.
- Gould, S. J. 1986 (1980). *El pulgar del panda*. Pp. 59-69. Orbis, Barcelona. Traducción del inglés: Antonio Resines.
- Gould, S. J. 1992. *La flecha del tiempo. (Time's arrow, time's cycle, 1987)*. Versión al castellano de Carlos Acero Sáenz. Alianza Editorial, Madrid. 232 p.
- Grande, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a tie control refinement for historical biogeography. *Paleobiology* 11(2): 234-243.
- Gruber, H. E. y P. H. Barrett. 1974. *Darwin on Man: A psychological study of scientific creativity*. E. P. Dutton, Nueva York.
- Guillaumin-Juárez, G. 1997. Metodología y causas verdaderas en la Filosofía Natural (1672-1859). Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 314 pp.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Argentina. 353 p.
- Herschel, J. 1887 (1832). *A Preliminary Discourse on the Study of Natural Philosophy*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hodge, M. J. S. 1990. Darwin studios at work: a re-examination of three decisive years (1835-37). Pp. 249-274. In T. M. Levere and W. R. Shea (eds.), *Nature, Experiments, and the Sciences*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- Hooker, J. D. 1844-1860. *Botany of the Antarctic voyage of H. M. S. Erebus and Terror in the years 1839-1843*. Reeve Brothers, Londres.
- Hooker, J. D. 1860. *Flora Tasmaniae*. Introductory Essay. Reeve Brothers, Londres.
- Hooykas, R. 1963. *The principle of uniformity in geology, biology, and theology*. Leiden: E. J. Brill.
- Hull, D. 1975. Central subjects and historical narratives. *History and Theory*, 14: 253-274.
- Humboldt, v. A. 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Levrault, Paris. Facsimile edition of the first part only by the Society for the Bibliography of Natural History. Sherborn Fund Facsimiles I (1959).
- Humboldt, De A. 1874 (1849-1858). *Cosmos. Ensayo de una descripción física del mundo*. Tomo 1. Versión al castellano de B. Giner y J. Fuentes. Gaspar y Roig Editores, Madrid. 454 pp.
- Huxley, J. 1959. Clades and grades. *Systematics Association Publication*, N. 3. University Press, Oxford. 21-23.
- Janvier, P. 1984. Cladistics: Theory, purposes, and evolutionary implications. En: J. W. Pollard (ed.), *Evolutionary theory: Paths into the future*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Keast, J. A. 1977. Zoogeography and phylogeny: The theoretical background and methodology for the analysis of mammal and bird faunas. Pp. 249-312. En: Hecht, Goody and Hecht (eds.). *Major patterns in Vertebrate evolution*. Plenum Press. Nueva York.
- Kinch, M. P. 1980. Geographical distribution and the origin of life: The development of early Nineteenth-Century British explanation. *J. Hist. Biol.*, 13(1): 91-119.
- Kitcher, P. 2001. *El avance de la ciencia*. Inst. Inv.. Filosóficas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 578 pp.
- Knapp, S. 1999. *Footsteps in the forest. Alfred Russel Wallace in the Amazon*. The Natural History Museum. Londres.
- Kragh, H. 1989. *Introducción a la historia de la ciencia*. Critica-Grijalbo, Barcelona. 281 pp.

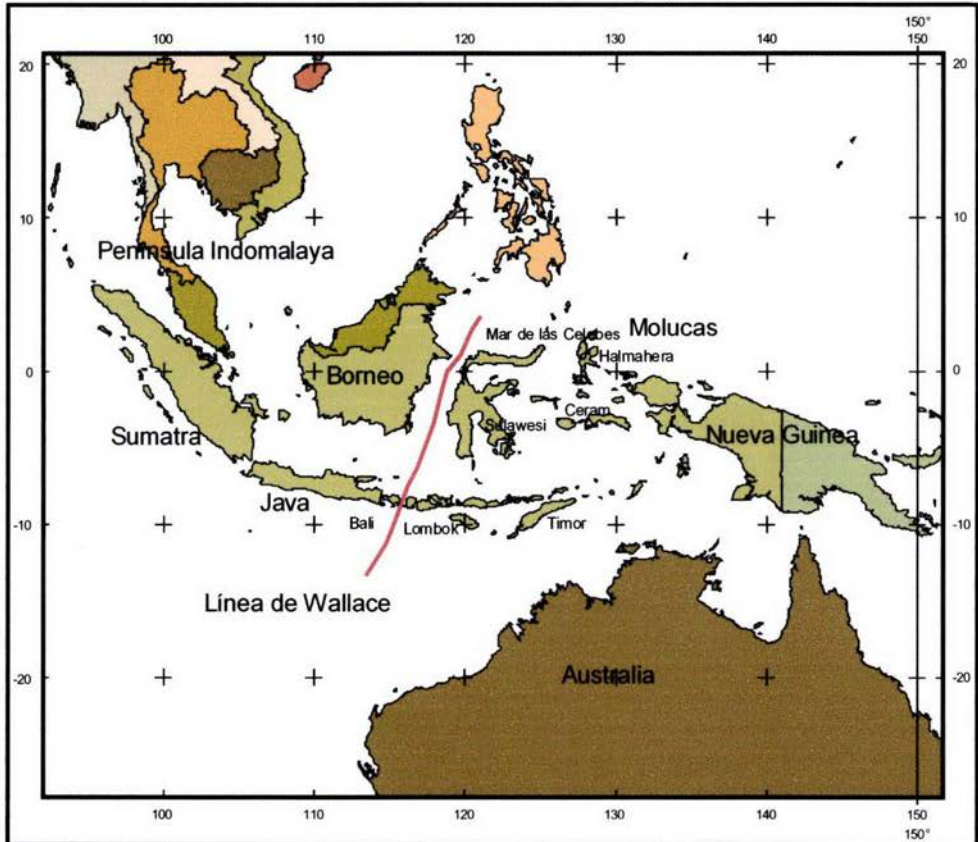
- Laudan, R. 1982. The role of methodology in Lyell's science. *Stud. Hist. Phil. Sci.*, 13(3): 215-249.
- Laudan, R. 1993. Histories of the sciences and their uses: a review to 1913. *Hist. Sci.*, xxxi: 1-34.
- Limoges, C. 1970. *La sélection naturelle: étude sur la première constitution d'un concept*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Lyell, C. 1830-1833. *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by references to causes now in operation*. 3 volúmenes. John Murray, Londres. Facsimile of the first edition of Lyell's. The University of Chicago Press, 1990, Chicago.
- Llorente, J. y D. Espinosa. 1991. Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia* 41(3): 1-18.
- Llorente, J.; N. Papavero y A. Bueno. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revta. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(91): 255-278.
- Marchant, J. 1916. *Alfred Russel Wallace: Letters and reminiscences* (2 vol.). Casell, Londres.
- Martínez, S. 1997. *De los efectos a las causas. Sobre la historia de los patrones de explicación científica*. Paidós Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 190 pp.
- Matthew, W. D. 1915. *Climate and evolution*. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318. Reimpreso (1939) en *Special Pub. New York Acad. Sci.*, 1.
- Mayr, E. 1976. *Evolution and the diversity of life: Selected essays*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge y Londres. 974 pp.
- Mayr, E. y P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Nueva York. 475 pp.
- McKinney, H. L. 1969. Wallace's earliest observations on evolution: 28 December 1845. *Isis* 60: 370-373.
- McKinney, H. L. 1972. Alfred Russel Wallace. Pp. 133-140. En: Gillespie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biographies*. Vol. XIV. Charles Scribner's Sons, Nueva York.
- McKinney, H. L. 1992. Introducción. En: A. R. Wallace. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez. de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 pp.
- Michaux, B. 2002. En: página web: <http://www.wku.edu/~smithch/index1>.
- Myers, A. A. y P. S. Giller. 1988. *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Myers, T. P. 1992. Introducción. En: A. R. Wallace. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez. de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 pp.
- Nelson, G. 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.*, 19: 373-384.
- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11: 269-305.
- Nelson, G. 1984. Cladistics and biogeography. En: Duncan, T. Y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. P. 273-293. Columbia University Press, Nueva York.
- Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series No. 119 (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co., Burlington, North Carolina.

- Oakley, F. 1961. Christian theology and the newtonian science: The rise of the concept of the laws of nature. *Church History* 30: 433-457.
- Ospovat, A. 1976. The distortion of Werner in Lyell's Principles of Geology. *Brit. Jour. Hist. Sci.*, 91-103.
- Papavero, N.; J. Llorente-Bousquets y O. Flores-Villela. 1994. Nacimiento de la teoría evolutiva de Wallace. En: N. Papavero y J. Llorente-Bousquets (eds.). *Principia Taxonomica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica*. Vol. V. Wallace y Darwin. UNAM, Fac. de Ciencias. México.
- Papavero, N. y J. Llorente (Eds.). 1994. *Principia Taxonomica, Vol. V. Wallace y Darwin*. UNAM, Fac. de Ciencias, México. 147 pp.
- Papavero, N.; J. Llorente y D. Espinosa. 1995. *Historia de la Biología Comparada*. Vol. 1. UNAM, México. 203 p.
- Papavero, N., D.M. Teixeira, J. Llorente-Bousquets. 1997. *História da Biogeografia no Período Pre-Evolutivo*. Ed. Pléiade, FAPESP, São Paulo, Brazil. 258 pp.
- Papavero, N.; D. M. Teixeira; J. Llorente y A. Bueno. (en prensa). *Historia de la biogeografía en el período preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Patterson, C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 195-223.
- Porter, R. 1976. Charles Lyell and the principles of the history of geology. *Brit. Jour. Hist. Sci.*, 9: 91-103.
- Prance, G. 1999. Foreword. En: S. Knapp. *Footsteps in the forest. Alfred Russel Wallace in the Amazon*. Natural History Museum. London.
- Raby, P. 1996. *Brigh paradice. Victorian scientific travelers*. Chatto and Windus. London.
- Richardson, R. A. 1981. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation. *Journal of the History of Biology*, 14(1): 1-41.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: The reformulation of cladism*. Longman, New York. 201 pp.
- Rudwick, M. J. S. 1972. *The meaning of fossils*. Macdonald. London.
- San Agustín. 1992. *La Ciudad de Dios*. (Versión de Editorial Porrúa, 11ª. Edición). Porrúa, México. 625 p.
- Schmarda, L.K. 1853. *Die geographische Verbreitung der Thiere*. 3 Vols. Wien: Carl Gerold & Sohn.
- Schuchert, C. 1932. Gondwana land bridges. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 43: 875-915.
- Schuchert, C. 1935. *Historical geology of the Antillean-Caribbean region*. John Wiley, New York.
- Sclater, P.L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Sclater, P. L. 1864. The mammals of Madagascar. *The Quarterly Journal of Science*, 1: 213-219
- Simberloff, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science. En: A. H. Brush y J. H. Clark, Jr. (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge. P. 411-485.
- Simpson, G. G. 1940. Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.*, 30: 137-163.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, N. York. 247 pp.
- Simpson, G. G. 1965. *The geography of evolution*. Clinton. Philadelphia and New York.
- Smith, R. 1972. Alfred Russel Wallace: Philosophy of Nature and Man. *The British Journal for the History of Science* 6(22): 177-199.
- Smith, C. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch>.

- Swainson, W. 1835. *A treatise on the geography and classification of animals*. Longman, Orme, Green & Longman, Paternoster Row and Taylor, Upper Tower, London. 366 pp.
- Templado, J. S. 1974. *Historia de las teorías evolucionistas*. Alambra, Madrid. 170 p.
- Thiselton-Dyer, W. 1909. The geographical distribution of plants. En: A. C. Seward (ed.). *Darwin and modern science. Essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of the Origin of species*. Cambridge University Press, Cambridge. 595 pp. Tomado de: www.bookrags.com/books/drwnm.
- Trabulse, E. 1985. *Historia de la ciencia en México: Siglo XVI*. CONACyT y Fondo de Cultura Económica, México.
- Van Osterzee, P. 1997. *Where worlds collide. The Wallace line*. Cornell University Press, Ithaca & London. 234 pp.
- Vuilleumier, F. 1999. Biogeography on the eve of the twenty-first century: towards an epistemology. *Ostrich*, 70(1): 89-103.
- Wallace, A. R. 1850. On the Umbrella Bird (*Cephalopterus ornatus*), "Ueramimbé," L. G. *Proc. Zool. Soc. London*, 18: 206-207.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London*, 20: 107-110.
- Wallace, A. R. 1853. *A narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro* Reeve and Co., London.
- Wallace, A. R. 1853b. *Palm trees of the Amazon and their use*. Van Voorst, London.
- Wallace, A. R. 1853c. On the Rio Negro. *Jour. Roy. Geog. Soc.*, 23: 212-217. En: <http://www.wku.edu/~smithch/>
- Wallace, A. R. 1854. On the insects used or food by the Indians of the Amazon. *Trans. Ento. Soc. London*, 2: 241-244.
- Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. *Ann. Mag. nat. Hist.* 2d. Ser., 16: 184-196 (trad. de Schmidt, W.; A. Bueno y J. Llorente en: Papavero y Llorente (ed.). 1994. *Principia Taxonomica, Vol. V. Wallace y Darwin*. UNAM, Fac. de Ciencias).
- Wallace, A. R. 1857. On the natural history of the Aru islands. *Ann. & Mag. N. Hist.* Ser. 2. Vol. xx. *Suppl.*
- Wallace, A. R. 1858. Note on the Theory of Permanent and Geographical Varieties. 1858. *Zoologist* 16: 5887-5888.
- Wallace, A. R. 1858b. On the Arru Islands. *Proc. Roy. Geog. Soc. London*, 2(3): 170-171.
- Wallace, A. R. 1859. Letter from Mr. Wallace concerning the Geographical Distribution of birds. *Ibis* 1(4): 449-454. En: C. Smith. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch/>.
- Wallace, A. R. 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *J. Proc. Linn. Soc. (Zool.)*, 4: 172-184.
- Wallace, A. R. 1863. *On the physical geography of the Malay Archipelago*. *J. Roy. Geog. Soc.*, 33: 217-234.
- Wallace, A. R. 1864. On some anomalies in Zoological and Botanical Geography. *Edinburgh New Philosophical Journal* 19: 1-15.
- Wallace, A. R. 1867. The reign of law. *Quarterly Journal of Science* 4(16): 471-488.
- Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago: The land of the Oang-utan and the bird of paradise*. Macmillan, London.
- Wallace, A. R. 1870. *Contributions to the Theory of Natural Selection. A series of essays*. Macmillan & Co., London & New York. 384 pp.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Vol. I. Macmillan and Co., London. 503 pp.

- Wallace, A. R. 1879. Animals and their native countries. *Nineteenth Century* 5(24): 247-259.
- Wallace, A. R. 1880a. *Island Life*. Macmillan, London.
- Wallace, A. R. 1880b. Islands, as illustrating the laws of the geographical distribution of animals. *Science Lectures for the People. Eleventh Series* (Manchester & London) 1: 1-18.
- Wallace, A. R. 1889. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. Macmillan and Co. London & New York.
- Wallace, A. R. 1894. What are Zoological Regions?. *Nature* 49: 610-613.
- Wallace, A. R. 1902. *Island Life. (3a. ed.)*. MacMillan and Co., London. 545 pp.
- Wallace, A. R. 1905. *My life: A record of events and opinions*. Volumes 1 & 2. Chapman and Hall. London.
- Wallace, A. R. 1992. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez. de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 pp.
- Wallace, A. R. 1997 (1890). *Archipiélago Malayo*. (Versión al español de Isabel Vericat). Colección Cien. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México. 669 pp.
- Whewell, W. 1847. *The philosophy of the inductive sciences*, 2 vols. Parker, London.
- Whewell, W. 1857. *History of the inductive sciences*. Parker, London.
- Zimmermann, E. 1777. *Specimen Zoologiae geographicae Quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Lugduni Batavorum (=Leiden).
- Zunino, M. y A. Zullini. 1995. *Biogeografía*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano. 310 p.

Línea de Wallace



1000 0 1000 2000 Kilometros