



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**EL DESARROLLO DEL MODELO BIOGEOGRÁFICO
DISPERSIONISTA EN LAS PRIMERAS DÉCADAS DEL
SIGLO XX, CON ESPECIAL REFERENCIA AL
TRABAJO DE WILLIAM DILLER MATTHEW.**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

SANTILLAN MANJARREZ JAZMIN DE JESUS



DIRECTOR DE TESIS: Dr. A. ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

México D.F.

Mayo de 2011



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

CARRERA DE BIOLOGÍA

ASUNTO: ASIGNACIÓN DE SINODALES

ESTIMADOS MAESTROS:

La Dirección de la Facultad de Estudios Superiores "Zaragoza", los ha nombrado como Sinodales del Examen Profesional de la alumna:

SANTILLAN MANJARREZ JAZMÍN DE JESÚS

Quien presenta como trabajo recepcional: **El desarrollo del modelo biogeográfico dispersionista en las primeras décadas del siglo XX, con especial referencia al trabajo de William Diller Matthew.**

PRESIDENTE DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN

Ma Patricia Velasco de León

VOCAL DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ

A. Bueno

SECRETARIO M. en C. CARLOS PÉREZ MALVÁEZ

[Firma]

SUPLENTE M. en C. MANUEL FERIA ORTIZ

[Firma]

SUPLENTE BIÓL. GUADALUPE BRIBIESCA ESCUTIA

Gpe. Brubiesca

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarles.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
México, D. F., a 17 de enero de 2011.

[Firma]
Dr. CARLOS CASTLLEJOS CRUZ
JEFE DE LA CARRERA



c.c.p. Departamento de Control de Escolar
c.c.p. interesado

Dedicatorias

A mis papás Blanca y Roberto, a mis hermanos Sonia y Gerardo y a mi Tía Gema por haberme soportado este tiempo.

A Aristide por todas las cosas que hemos compartido, por estar conmigo, por su apoyo y por hacerme crecer como persona.

Agradecimientos

Al Dr. A. Alfredo Bueno Hernández, director de tesis, profesor de gran intelecto que me ayudó a realizar este trabajo.

A los sinodales: Dra. Ma. Patricia Velasco de León, M en C. Carlos Pérez Malvárez, M en C. Manuel Feria Ortiz y a la Biol. Guadalupe Bribiesca Escutia, por sus atentas observaciones para un mejor trabajo.

A todos mis amigos del Museo de Zoología en especial: Aracely, Marianita, Lupe, Laura por haber hecho más agradable mi estancia allí.

A todas mis amigos que estuvieron conmigo desde el primer semestre y a lo largo de la carrera: Karina, Aracely, Sandra, Paulina, Mariana, Misael, Hilda, Blanca y Muñeca.

A la carrera de biología que es la mejor carrera que alguien pueda cursar.

Al proyecto PAPIIT IN 401110, por el apoyo que me otorgaron a lo largo de la realización de mi tesis.

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
La complejidad de la biogeografía	3
ATECEDENTES	5
El desarrollo del enfoque dispersionista.....	5
OBJETIVOS	9
DESARROLLO	10
Breve historia de las principales teorías para la explicación de las distribuciones disyuntas	10
Contribución de Darwin a la biogeografía	14
El desarrollo de la biogeografía de Darwin: Alfred R. Wallace	16
Una alternativa al modelo darwinista: La teoría Ortogenetista	19
Matthew y El Museo Americano de Historia Natural de Nueva York.....	23
Matthew y la biogeografía Neodarwiniana	27
El dispersionismo Newyorkino del siglo XX: La sombra de Matthew	34
DISCUSIÓN	41
CONCLUSIONES	44
BIBLIOGRAFÍA	46
ANEXO	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Evolución del caballo	21
Figura 2. La teoría bipolar	24
Figura 3. Región Holártica	28
Figura 4. Dispersión del hombre	32
Figura 5. William Diller Matthew	58

RESUMEN

La biogeografía es un campo multidisciplinario que va más allá del estudio descriptivo de las distribuciones geográficas de los organismos en el pasado y en el presente. Devela la historia de la vida en el planeta incluida la de la especie humana.

William Diller Matthew (1871-1930) desarrolló y contribuyó al enfoque dispersionista iniciado por Charles Lyell y continuado por Charles Darwin y Alfred R. Wallace. Tal modelo biogeográfico derivó en una serie de premisas, tales como: (1) El cambio climático es un factor importante en la evolución de los vertebrados terrestres.; (2) Las teorías de alternancia de climas húmedos y uniformes con áridos y zonales están exactamente de acuerdo con el curso de la evolución de los vertebrados terrestres; (3) Las principales líneas de migración en las épocas geológicas pasadas han sido radiales a los centros holárticos de dispersión; (4) Los cambios geológicos son fundamentales para entender la distribución actual de los vertebrados terrestres; (5) Las especies más evolucionadas serán aquellas que se encuentren en el área de origen, mientras que las más primitivas serán las más alejadas de ésta; (6) La negación de puentes terrestres hipotéticos. Los rasgos principales de la superficie terrestre han permanecido sin cambios importantes desde el Terciario; (7) Islas continentales tienen un origen geológico muy distinto respecto con las islas volcánicas. El modelo de Matthew partió de tres premisas teóricas: la estabilidad de la corteza terrestre, el principio malthusiano de sobrepoblación y el origen monogénico de las especies. A partir del profundo conocimiento que tenía sobre el registro fósil, Matthew intentó demostrar cómo muchos grupos de vertebrados, cuyos representantes se encuentran ahora distribuidos en las zonas tropicales y en continentes sureños, eran los descendientes especializados de los tipos ya conocidos de fósiles que habitaban originalmente las tierras del norte desde el Eoceno, ubicando así a las extensas tierras septentrionales de Norte América y Eurasia como las áreas de evolución progresiva.

Los seguidores del trabajo de William Diller Matthew continuaron con este enfoque dispersionista, adoptando sus premisas, a sus propios trabajos. El dispersionismo desarrollado por Matthew se convirtió en la principal explicación para las distribuciones disyuntas a principios del siglo XX, siendo relevada varias décadas después (en los años de 1960 - 1970), por la comprobación de la expansión del lecho marino, la teoría de la deriva continental y la teoría de las placas tectónicas en la década de los sesenta.

INTRODUCCIÓN

La complejidad de la biogeografía

... biogeography is both taught and researched in two of the border traditional disciplines, namely biology and geography...

P. Stott, en Capítulo 1, pág 2 de: *Biogeography: recent advances and future directions*, 1984.

La curiosidad de saber el cómo y el por qué de las distribución geográfica de las plantas y de los animales (incluida la especie humana), fue un tema central para los naturalistas del siglo XIX, aunque desde el siglo XVIII, se había empezado a abordar y desarrollar el conocimiento sistemático sobre la distribución geográfica de los organismos, durante el período de expansión de los estados europeos.

El estudio formal de la biogeografía se remonta a trabajos de naturalistas como Carolus Linnaeus (1707-1778), el Conde de Buffon (1707-1788), Johann Reinhold Forster (1729-1798), Augustin de Candolle (1778-1841), Alexander von Humboldt (1769-1859), Edward Forbes (1815-1854), James Dwigth Dana (1813-1895), Sir Joseph Dalton Hooker (1817-1911), Philip Lutley Sclater (1829-1913), Asa Gray (1810-1888), Charles Darwin (1809-1882), Alfred Russel Wallace (1823-1913), Ernst Haeckel (1834-1919), Hermann von Ihering (1850-1930) y William Diller Matthew (1871-1930), quienes contribuyeron a sentar las bases de lo que hoy es la biogeografía (Lomolino *et al.*, 2004, .págs 5-12) .

La biogeografía es un campo multidisciplinario cuyo interés es mucho más amplio que el simple estudio descriptivo de las distribuciones geográficas de los organismos en el pasado y en el presente. Aborda también el estudio de las causas de la distribución biótica actual, y en ese sentido, ayuda a develar la historia de la vida en el planeta (MacDonald, 2003, pág. 1-3).

A principio del siglo XIX, gracias a Agustín de Candolle (1820), se dividió a la biogeografía en dos grandes ramas, al distinguir entre las causas físicas que influían en la distribución de los organismos, a las cuales llamó estaciones, y las causas históricas o habitaciones (Crisci, 2001, pág. 158; Morrone y Crisci, 1995, pág. 375).

Hoy en día se entiende que la distribución geográfica es el resultado de una serie de procesos diversos (Morrone, 2009, pág.14). Se han desarrollado diferentes enfoques para el estudio de la biogeografía, principalmente el enfoque dispersionista, que prevaleció poco más de un siglo (1858-1960). En décadas recientes se desarrollaron la biogeografía filogenética, la panbiogeografía y la biogeografía cladista (Morrone y Crisci, 1995, pág. 375). Se considera que los patrones biogeográficos son el resultado de tres procesos principales: la dispersión, la vicarianza y la extinción (Nelson y Platnick, 1981; Pielou 1992; Morrone, 2004, pág. 17).

Este trabajo está orientado a analizar desde el punto de vista histórico, cómo se constituyó el enfoque dispersionista a través del trabajo de uno de sus líderes principales, William Diller Matthew.

ANTECEDENTES

El desarrollo del enfoque dispersionista

El programa de investigación de la biogeografía dispersionista tuvo como uno de sus principales puntos de interés, la localización de los centros de origen de los diversos grupos. Desde Wallace hasta los biogeógrafos de la escuela de la llamada *Síntesis*, los estudiosos de la distribución geográfica de los organismos se preocuparon por desarrollar una serie de criterios para su localización (Cain, 1944; Morrone, 1995, págs. 377-378; Bueno y Llorente, 2000, pág.172; Crisci et. al., 2003, pág. 31; Morrone, 2009 pág. 39) Entre los principales criterios que utilizaron pueden mencionarse:

- El fósil más antiguo. Este criterio supone que es probable que el fósil más antiguo de un grupo haya habitado el centro de origen.
- Área de máxima diferenciación. Las áreas con mayor diversidad de un grupo serán su centro de origen. Este criterio supone que entre más tiempo transcurre, habrá una mayor diferenciación de taxones, con lo cual se tendrá un mayor número de subespecies, biotipos, etc.
- Área de mayor abundancia. Sería el área donde los organismos alcanzan su máxima reproducción o su mejor establecimiento. Esta idea se basa en el supuesto de que el centro de origen tiene todas las condiciones óptimas para que el desarrollo de la población sea el mejor, mientras que en los alrededores del centro de origen, la optimación de las condiciones decrece, con la consiguiente disminución de la abundancia de individuos.
- Grado de evolución. La especie más evolucionada de un grupo revelará el centro de origen. Este criterio supone que las especies sinapomórficas desplazan a las especies pleisomórficas a lugares más alejados del foco de origen.
- Tamaño corporal máximo. El centro de origen se localiza por la máxima talla de los individuos. Supone, al igual que el criterio de mayor abundancia, que en el área de origen se encuentran los individuos

físicamente más desarrollados debido a que en ese espacio encuentran las condiciones óptimas para su desarrollo.

- Dominancia genética. Se refiere al área donde se presenta la mayor frecuencia de genes dominantes.
- Rutas migratorias. Según este criterio, que se aplica más a los vegetales que a los animales, el centro de origen de un grupo se encuentra siguiendo el área de donde proceden las aves que dispersan las semillas de un taxón vegetal determinado.

Sin embargo estos criterios no fueron aceptados por todos los dispersionistas, como fue el caso de Stanley A. Cain (1902-1995) quien en su libro *Foundations of plant geography* (1944) cita trece criterios para la localización de los centros de evolución, los cuales cuestionó severamente, ya que presentaban demasiadas inconsistencias, e inclusive algunos criterios llegaban a contradecirse. Cain los consideraba como acríticos, apriorísticos y de un uso vago (Bueno, 1991, págs. 16-17); por lo tanto no eran confiables.

Aún así Matthew prosiguió con el enfoque dispersionistas iniciado por Lyell (Bueno y Llorente, 2006, pág. 549), continuado por Charles Darwin y desarrollado por Alfred Russel Wallace. Su trabajo representa un rompimiento con las ideas ortogenetistas del influyente Henry Fairfield Osborn, quien fuera su maestro en el *American Museum of Natural History of New York*.

Matthew se inició primero en el campo de la paleontología. No obstante, su interés por estudiar las distribuciones disyuntas lo convirtió en uno de los primeros líderes neodarwinistas en el campo de la biogeografía. Su trabajo fue central para desarrollar la llamada escuela neoyorkina de la zoogeografía (Morrone, 2009, pág. 33). Realizó numerosos trabajos que reconstruían las rutas de dispersión de diferentes grupos de mamíferos desde los centros norteños de evolución. Con base en el modelo permanentista de Darwin, Matthew elaboró mapas de migraciones de las especies a lo largo del tiempo con el fin de explicar cómo habían llegado a ocupar su área de distribución actual.

El trabajo de Matthew se puede resumir en siete puntos principales: (1) El cambio climático es un factor importante en la evolución de vertebrados terrestres siendo así la causa principal de la distribución presente; (2) Las teorías de alternancia de climas húmedos y uniformes con áridos y zonales, elaborado por Chamberlin, están exactamente de acuerdo con el curso de la evolución de los vertebrados terrestres; (3) Las principales líneas de migración en las épocas pasadas geológicas han sido radiales con respecto a los centros holárticos de dispersión; (4) Los cambios geológicos son fundamentales para entender la distribución actual de los vertebrados terrestres; dichos cambios han ocurrido bajo un modelo permanentista de la superficie terrestre, según el cual, la configuración de océanos y continentes no ha cambiado sensiblemente en las épocas geológicas recientes; (5) Las especies más evolucionadas serán aquellas que se encuentren en el área de origen (Bueno y Llorente, 2000, pág. 170), mientras que las más primitivas serán las más alejadas de ésta. (6) La negación de puentes terrestres hipotéticos, evocados por otros autores, a los cuales Matthew consideraba improbables e innecesarios para la explicación de la distribución geográfica actual. Por el contrario, según Matthew, los hechos conocidos señalan claramente la permanencia del mismo patrón de continentes y océanos continentales desde épocas geológicas pasadas (Morrone, 2009, pág. 33) Los rasgos principales de la superficie terrestre han permanecido sin cambios importantes desde el Terciario; y (7) Las islas continentales tienen un origen geológico muy distinto respecto con las islas volcánicas. Mientras las islas continentales guardan gran semejanza faunística y floral con el continente más cercano, las islas volcánicas poseen una fauna y flora muy particular que no comparte con el continente más cercano a ella.

Con base en una extensa cantidad de datos sobre la distribución geográfica de los organismos, Matthew se empeñó en demostrar su tesis central, en la cual: todas las regiones del sur habían sido pobladas por migrantes provenientes de un centro norteño de evolución. Su trabajo representa el segundo gran esfuerzo, después de Wallace, por elaborar un modelo explicativo con base en la síntesis entre biogeografía y evolución darwinista.

Biogeógrafos posteriores a Matthew, principalmente George G. Simpson (1902-1984), Philip J. Darlington (1904-1983) y Ernst Mayr (1904-2005), se apoyaron en su trabajo y continuaron con la tradición dispersionista en Nueva York. Se dedicaron sobre todo a elaborar historias particulares para cada grupo de organismos.

OBJETIVOS

- Analizar los fundamentos teóricos y empíricos que empleó Matthew para desarrollar su versión dispersionista de la biogeografía así como la influencia de su obra sobre la escuela dispersionista norteamericana.
- Indagar sobre el impacto de las ideas biogeográficas de Matthew sobre autores posteriores.

DESARROLLO

Breve historia de las principales teorías para la explicación de las distribuciones disyuntas

Uno de los patrones biogeográficos que atrajo poderosamente la atención de los naturalistas de la segunda mitad del siglo XIX fue el de las distribuciones disyuntas. Para tal patrón anómalo se propusieron varias explicaciones o teorías:

1. **La creacionista**
2. **La extensionista**
3. **La evolución paralela**
4. **La permanentista**

- Según la explicación **creacionista**, la misma especie podía ser creada en diferentes tiempos e inclusive en diferentes áreas. Esta posición suponía la intervención directa de un poder sobrenatural en los hechos y fenómenos del mundo. La explicación creacionista refería dos versiones principales. En la primera consideraba la dispersión como la explicación definitiva para las distribuciones actuales. La segunda suponía que la misma especie había sido creada en diferentes áreas ya que solamente en esas áreas encontraba las condiciones adecuadas para su existencia.

Se considera a la idea creacionista como la más antigua. Existe desde la aparición del primero de los libros que integran la *Biblia*, el *Génesis*, donde se describe cómo Dios creó el mundo y a todos los seres vivientes:

“Y creó Dios los grandes monstruos marinos, y todo ser viviente que se mueve, que las aguas produjeron según su género, y toda ave alada según su especie. Y vio Dios que era bueno. Y Dios los bendijo, diciendo: Fructificad y multiplicaos, y llenad las aguas en los mares, y multiplíquense

las aves en la tierra. Y fue la tarde y la mañana el día quinto. Luego dijo Dios: Produzca la tierra seres vivientes según su género, bestias y serpientes y animales de la tierra según su especie. Y fue así. E hizo Dios animales de la tierra según su género, y ganado según su género, y todo animal que se arrastra sobre la tierra según su especie. Y vio Dios que era bueno”.

Como describe el *Génesis*, en el quinto y sexto día de la creación Dios creó a los animales tal y como los conocemos. Acorde a la idea dispersionista, después de este acto de creación, las especies se dispersaron, quedando así el Paraíso o Edén como el principal foco de vida, desde donde las especies así como el propio hombre se propagaron, aunque hubo posteriormente otros centros secundarios, como el monte Ararat o la torre de Babel. Linneo fue uno de los principales naturalistas defensores de esta teoría (Browne, 1983; Morrone y Crisci, 1995, pág. 378). El monte Ararat, a pesar de no ser el primer centro de dispersión, cobró gran importancia ya que el *Génesis* lo cita como el lugar en el cual las especies se fueron dispersando, después de un gran diluvio, para posteriormente ocupar su área actual. Se puede considerar a la historia de Noé narrada en la *Biblia* como la primer teoría biogeográfica propuesta y la que más tiempo prevaleció (Papavero y Teixeira, 2001, pág. 1016). Esta idea resurgió con más fuerza en el siglo V, después de que San Agustín (354-430) reafirmara la teoría del diluvio, en su obra *De Civitate Dei*.

La segunda posición creacionista afirmaba que la misma especie había sido creada de manera independiente en dos áreas separadas, ya que en esas áreas encontraban las condiciones óptimas para su existencia, dejando grandes porciones de tierra intermedia en donde las condiciones no les eran favorables. Fue Louis Agassiz (1807-1873) quien defendió esta versión, sosteniendo que una misma especie podía ser creada en diferentes áreas, y que los taxones de categoría superior, al igual que las especies, poseían caracteres propios e inmutables de su nivel y sus variaciones sólo ocurrían en características secundarias, mientras que nunca cambiaban las

características esenciales. Para Agassiz, la más clara manifestación del plan divino de Dios se daba en cada pieza de la naturaleza.

- La segunda explicación para las distribuciones disyuntas, fue **la extensionista**: en el pasado habían existido grandes porciones terrestres actualmente hundidas que habían permitido la difusión de los organismos a otras áreas. Esta idea fue apoyada en el siglo XIX, por naturalistas como Edward Forbes y Joseph D. Hooker. Antes de ellos, ya otros naturalistas habían discutido el significado de los puentes terrestres, como el escolástico Justus Lipsius (1547-1606) (Bueno y Llorente, 2000, pág. 163), pero fue el ensayo de Forbes en 1846 el que trató el tema de la distribución de la fauna y flora británica y los cambios geológicos, el que atrajo la atención de la comunidad zoológica y botánica. Forbes postuló la existencia de cinco antiguos puentes terrestres, con lo cual pudo explicar no solo la similitud entre la flora y fauna británica con la continental, sino también las biotas presentes entre los continentes de Europa con el de Norteamérica (Fichman, 1977, págs. 45-46). Estos puentes no sólo conectaban a Europa con Norteamérica, sino a África con Suramérica, Australia también con Suramérica, a la India con la isla de Madagascar y Samoa con las islas de Hawaii.

Hooker pensaba que la única explicación para explicar la similitud de la flora y fauna en los continentes sureños, era que alguna vez en el pasado estuvieron conectados por tierra. Los puentes terrestres a los que hizo referencia, se situaban en los océanos Atlántico e Índico (Cox y Moore, 2010, pág.15).

Los naturalistas que estuvieron a favor de esta teoría según Mayr (1982), tenían un aspecto en común: la subestimación de la dispersión pues desconocían la gran capacidad de dispersión que llegan a presentar las plantas y animales (Mayr, 1982, pág. 450).

- La tercera explicación, apoyada entre otros por Angelo Heilprin (1853-1907), Richard Lydekker (1849-1915) y Karl Alfred von Zittel (1839-1904), era la tesis de **la evolución paralela**, la cual afirmaba que el proceso de evolución podía originar la misma especie en diferentes áreas

independientemente. Rechazaron la explicación alternativa de la dispersión. Consideraban que la presencia de fósiles de caballos en ambos lados del Atlántico no podía explicarse por simple migración y propusieron la hipótesis de que los caballos habían evolucionado independientemente en dos áreas. Heilprin inclusive llegó a afirmar que la misma especie no solo podía evolucionar independientemente en distintas áreas sino en épocas geológicas diferentes (Bowler, 1996, pág. 375).

- La cuarta explicación, apoyada entre otros por Charles Darwin y Ernst Haeckel, era **la permanentista**, que sostenía que la configuración de tierras y océanos había permanecido estable, al menos en un pasado geológico reciente. Darwin, quien había adoptado el modelo de explicación de los fenómenos naturales mediante leyes, rechazó la explicación creacionista lo mismo que las hipótesis extensionistas, argumentando que no había ninguna evidencia geológica de que en el pasado los fondos oceánicos hubieran emergido por encima del nivel del mar. La naturaleza rocosa de las islas oceánicas refutaba la hipótesis de que fueran los relictos que quedaban después de estos hundimientos. También rechazó la tesis de la evolución paralela, la cual era diametralmente opuesta a la tesis monogénica adoptada por el propio Darwin, quien se percató de que si se aceptaba la evolución independiente de la misma especie, perdía todo el sentido la búsqueda de centros de origen y de rutas de dispersión. De esta manera, la única *vera causa* que pudo encontrar Darwin para las disyunciones fue la dispersión, la cual se convirtió en uno de los elementos principales de su modelo biogeográfico.

Contribución de Darwin a la biogeografía

Darwin usó la distribución biogeográfica de las especies como el argumento duro a favor de su tesis de la descendencia con modificación. Los patrones biogeográficos adquirirían sentido si se interpretaban como el resultado de procesos naturales, como la migración, el aislamiento y la divergencia, haciendo innecesaria la intervención divina. Las similitudes entre las especies insulares y las del continente más cercano eran el aspecto paradigmático que empleó Darwin. A través de los trabajos de Augustin de Candolle y de Charles Lyell, Darwin sabía que la distribución de los organismos no se explicaba solamente con base en un determinismo ambiental, sino que era el resultado de procesos históricos. Le llamó particularmente la atención el caso de las distribuciones disyuntas, es decir, especies idénticas o muy semejantes que habitaban áreas muy alejadas entre sí.

Darwin insistió tenazmente en la permanencia de los continentes y océanos, así como en el origen monogénético de los taxones. Solo aceptaba como única explicación de tales distribuciones, el transporte pasivo accidental a través del océano, por ejemplo mediante “balsas naturales” o aves, o bien por los propios medios de los organismos o transporte activo, como el vuelo o las estructuras aladas que tenían ciertas semillas. Las especies se originaban una sola vez en un área determinada, de extensión reducida, y desde allí se dispersaban hasta ocupar su área de distribución actual. Desde esta perspectiva, las explicaciones como la creacionista, la extensionista y la de evolución paralela resultaban absurdas.

Usando la distribución biogeográfica de las especies, Darwin defendió la idea de que la vida se había originado en un solo centro y partiendo de éste, las especies se dispersaron. Esta nueva explicación unió a geólogos y paleontólogos, quienes siguieron el modelo biogeográfico de Darwin y se interesaron por trazar los mapas de las migraciones de las especies a lo largo de los períodos geológicos. Así trataron de explicar cómo los diferentes integrantes de la flora y fauna habían alcanzado finalmente las áreas que actualmente habitaban.

Darwin ubicó en el norte a los centros de origen de los grupos dominantes. En los talleres del norte, afirmó, se forjaban las razas más competitivas (Bowler, 1996, pág.401). Esta idea se fue puliendo durante la discusión evolucionista que se dio en las últimas décadas del siglo XIX. Se argumentó que bajo las condiciones de estrés climático ocurrían los episodios de evolución progresiva, mientras que en los trópicos, las poblaciones se estancaban. Darwin arguyó que en el norte había una superficie terrestre mayor lo cual inducía a un mayor aumento en la población, lo que provocaba que hubiese una competencia más intensa y esta a su vez diera paso a una presión a los organismos para poder sobrevivir (Darwin, 1963, pág. 181).

En el siglo XX el paradigma dispersionista fue desarrollado gracias a las ideas de Darwin. Al conocer del centro de origen de alguna especie se podía construir su historia biogeográfica (Morrone y Llorente, 2003, pág. 42).

El desarrollo de la biogeografía de Darwin: Alfred R. Wallace

A principios del siglo XIX se fue haciendo popular la idea según la cual los grandes continentes norteños, *i.e.* Eurasia y Norte América, constituían un poderoso centro de evolución progresiva.

Posteriormente Wallace promovió la tesis de la superioridad de las faunas septentrionales, idea propuesta desde el siglo XVIII por Georges Louis Leclerc, Conde de Buffon, quien se había referido la degeneración de los habitantes del Nuevo Mundo. Wallace argumentó que en el norte, el proceso de desarrollo había sido más veloz, provocando una evolución más rápida y la diversificación de tipos superiores, además de ser el lugar de origen de la mayoría de los órdenes de animales. (Wallace, 2004, pág. 168). Aunque admitió que Sudamérica había sido un centro de evolución menor mientras estuvo aislada de Norteamérica, la causa principal de los patrones biogeográficos era la migración de los grupos dominantes desde el norte hacia el sur.

Para Wallace la distribución geográfica de muchos grupos de especies se podía explicar por medio de migraciones que tuvieron origen en un centro norteño, y así explicó la distribución geográfica de muchos taxones. Afirmó que los animales se multiplicaban tan rápidamente que siempre trataban de expandir su área de distribución, por lo cual, de haber una elevación de tierra debido a procesos geológicos, ésta sería rápidamente poblada por varias especies de las cuales sólo las más fuertes y adaptadas se mantendrían.

Argumentó que la distribución de mamíferos ofrecía la mejor guía para dividir la tierra en regiones, ya que estos organismos eran los que tenían menos probabilidad de ser transportados accidentalmente a través de los océanos y de esa manera desdibujar las principales barreras biogeográficas. También pensaba que una taxonomía exacta era vital para enfrentar y discutir los problemas biogeográficos, por lo cual usó el registro fósil para fundamentar y reforzar su teoría sobre el origen y migración de las especies desde un centro norteño de evolución.

Algunos de los principios que manejó Wallace, (Brown y Lomolino, 1998; Huggett, 2004, pág. 296) fueron, **a) Distancia:** La similitud entre dos regiones biogeográficas no está necesariamente en función de la distancia que las divide; **b) Clima:** Afecta fuertemente la similitud entre dos regiones biogeográficas. Los paleoclimas especialmente los de un pasado reciente, tienen mucha influencia en la distribución de la biota actual. Se pueden identificar dos fases de cambios climáticos importantes, la primera son los periodos de glaciaciones, que llegaron hasta zonas templadas, y la segunda los periodos de calor, que se extendieron hasta regiones árticas. Existen evidencias contundentes de que ambas fases tuvieron lugar en algún momento de la historia de la Tierra. Estos cambios en el clima se deben de tomar en cuenta para poder explicar las migraciones y distribuciones actuales de los organismos (Wallace, 2007, pág. 101); **c) Dispersión:** El registro fósil ofrece evidencia positiva sobre este proceso. La dispersión se ve afectada principalmente por la competencia, la predación y el clima, estos factores bióticos y abióticos son los que han determinado la modificación y distribución de los animales y plantas. La dispersión a gran distancia es la razón principal de la colonización de las islas lejanas; **d) Reunificación de las masas de tierra:** Cuando dos masas principales se juntan (por un puente terrestre), la competencia llevará a la extinción. Wallace comenzó con algunas ideas extensionistas para explicar la distribución de los animales (1855, 1857, 1860, 1863), esta posición la mantuvo por algunos años, sin embargo desde el año 1864 hizo un cambio total y siguió un modelo permanentista (Bueno y Llorente, 2005, pág. 19), como el que siempre siguió Darwin. Admitiendo solo pequeñas oscilaciones verticales del nivel del mar; **e) Especiación:** Ocurre a través del aislamiento geográfico con la subsecuente modificación en los climas y hábitats locales; **f) Extinción:** Es uno de los procesos biológicos más importante. Se ve generalmente favorecida con la existencia de factores bióticos como la competencia y factores abióticos como los periodos de glaciaciones. La dispersión provoca disyunciones. En ocasiones, las distribuciones discontinuas son el resultado de extinciones en áreas intermedias o de hábitats irregulares. Una disyunción en el género es más

antigua que una de una especie, y así sucesivamente para los taxa superiores.

g) Islas: Las biotas de las islas son importantes porque la relación que se da entre la distribución, especiación y adaptación es más fácilmente observada en estas. Pueden ser clasificadas como islas continentales de reciente separación del continente, islas continentales de no tan reciente separación del continente e islas remotas del océano. Cada tipo alberga un tipo de biota diferente.

Wallace estableció los fundamentos de la biogeografía moderna, y muchos de sus postulados fueron retomados y reforzados tanto en el siglo XIX como en el XX (Huggett, 2004, pág. 295).

Uno de los seguidores más importantes de Wallace fue William Diller Matthew, quien no sólo tomó como base las ideas de Wallace sino que las consolidó con su obra principal "*Climate and Evolution*" (1915).

Una alternativa al modelo darwinista: La teoría Ortogenetista

A finales del siglo XIX, el estudio de la paleontología en Norteamérica se acrecentó (Rainger, 1991, pág. 219) debido principalmente a Edward Drinker Cope (1841-1897) y Henry Fairfield Osborn (1857-1935), quienes eran paleontólogos muy reconocidos.

Cope poseía una percepción diferente acerca de la evolución. Según su visión la teoría evolutiva propuesta por Darwin en *El origen de las especies* (1859), no podía tomarse como la única explicación de la evolución. La concepción de Cope sobre la evolución tenía un enfoque lamarkista, la interacción que existían entre un individuo y su ambiente era la causa principal de la evolución por lo cual defendía arduamente la idea de que los caracteres adquiridos a lo largo de la vida de un organismo eran heredables a su progenie (Stanley, 1986, pág. 91). Por lo tanto estaba en desacuerdo total con la ley de la selección natural, propuesta por Darwin y Wallace, como argumento explicativo para la descendencia con modificación. A su parecer, la ley de la selección natural tenía efectos negativos, pues era restrictiva, conservativa o incluso destructiva de algo que ya había sido creado. Mas bien, la evolución para Cope tenía otro modo de actuar, sólo bastaba con observar detenidamente las primeras etapas de desarrollo de los tipos más perfectos, los cuales eran representados o imitados con mayor o menor éxito por organismos inferiores (Cope, 1871, págs. 594, 598-599). Estos taxones se habían desarrollado solamente hasta cierta etapa, siendo rebasados después en complejidad por otros y éstos a su vez por otros más, en un modelo de evolución lineal, conocida posteriormente como ortogénesis.

El discípulo de Cope, Osborn, estuvo completamente a favor de la ortogénesis. Sin embargo no puso tanto reparo a la selección natural y la considero como un principio universal para explicar la supervivencia del más apto y como la única elucidación para conocer el origen de los caracteres útiles y adaptativos, complementándola con el principio Lamarckiano:

“I regard natural selection as a universal principle, explaining the “survival of the fittest” individuals and natural groups, and as the only explanation that can be offered of the origin of one class of useful and adaptive characters. I supplement this by the Lamarckian principle as explaining the “origin of the fittest” in so far as fitness includes those race variations which correspond to the modification in the individual spring from internal reactions to the influences of environment” (Osborn, 1889, pág, 271).

Después de 1890 y luego de que su colega William Berryman Scott (1858–1947) hiciera mención de las ideas del alemán Wilhelm Waagen (1841-1900), Osborn adoptó la teoría de la mutación y el principio de la irreversibilidad evolutiva de Waagen, mejorando algunos aspectos, haciéndola más comprensible y acorde a sus propias ideas (Rainger, 1991, pág. 226). Publicó en 1922 “Orthogenesis as Observed from Paleontological Evidence Beginning in the Year 1889”, donde menciona a la ortogénesis como el mecanismo que da pie al origen de nuevos caracteres.

“When it comes to the origins either of the new characters or of the new proportions quite different is the attitude of observers of mechanical evolution; no evidence whatever has been forthcoming from the same fifty-two years of close observation and research as to the causes of origin, at the same time the models of origin of all mechanical character are indubitably orthogenetic” (Osborn, 1922, pág. 135).

En varios de sus trabajos trató de demostrar la ortogénesis, basándose en el registro fósil. En uno de sus últimos esfuerzos para ejemplificar la ortogénesis, utilizó al *Titanotheres* o *Brontotherium* (pariente del rinoceronte), donde trató de establecer la supuesta evolución lineal que presentaba, pues según él, su evolución era un claro ejemplo de que existe una continuidad filogenética de la adaptación germinal y de una reacción en respuesta a los cambios seculares

del hábitat y del ambiente (Osborn, 1930. pág. 3). Osborn daba una explicación para el mecanismo de evolución a partir de un concepto neolamarquista.

Osborn no dudó en sesgar los trabajos de sus colegas para apoyar a la ortogénesis, como fue el caso de algunos trabajos de William Diller Matthew *e.i.* "The Evolution of the Horse" (1926), en el cual Osborn trata de darle un enfoque lineal a la evolución del caballo (Figura 1).

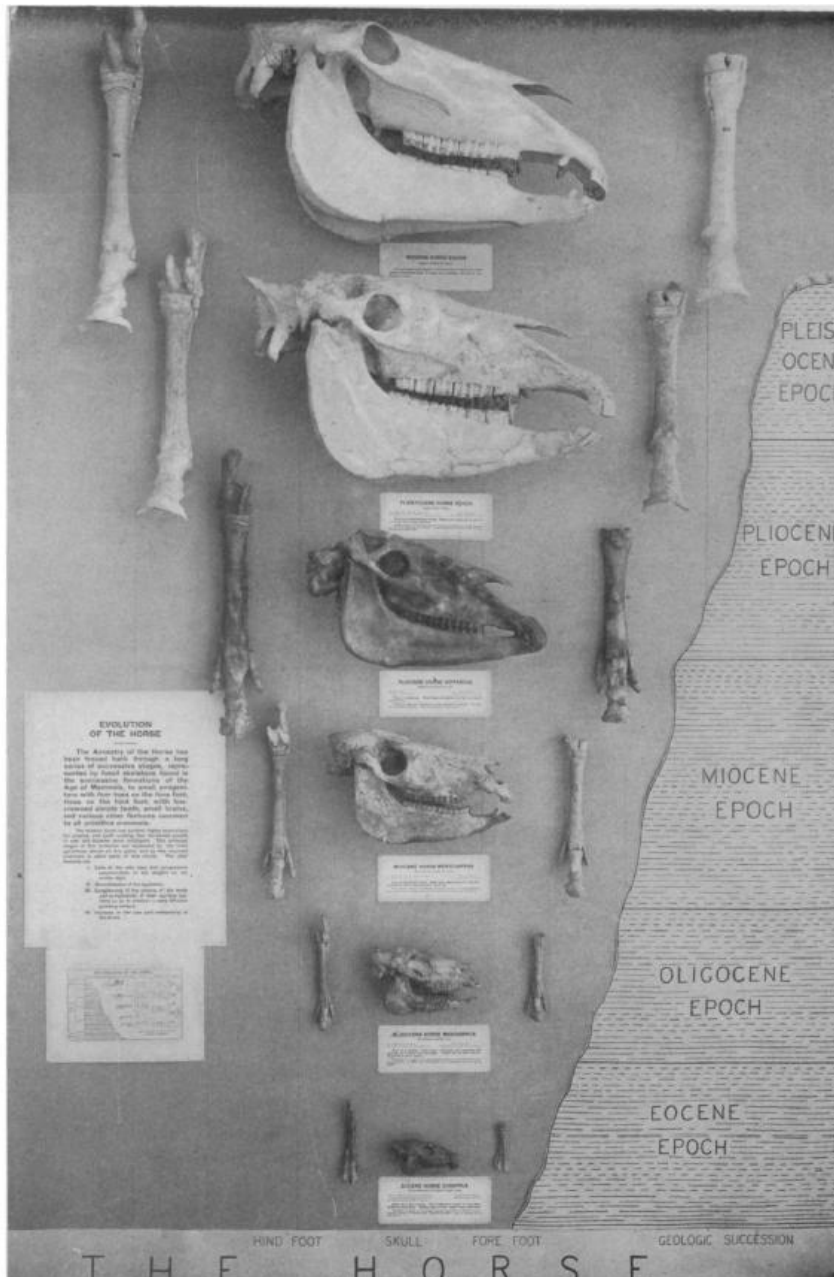


Figura 1. Evolución del caballo. Diagrama de las principales etapas de evolución de las patas traseras, el cráneo, y las patas delanteras del caballo, dentro de los horizontes del Terciario. Según Matthew, bajo la tutela de Osborn. Tomado de "Evolution of the horse", 1926 de W.D. Matthew.

El intento de Osborn por desarrollar un modelo explicativo para la teoría ortogenetista, fue de los más importantes del siglo XX. Sin embargo su esfuerzo para desacreditar al darwinismo fue fallido (Bowler, 1985, pág. 149). Eventualmente, Osborn se limitó a afirmar que sólo el registro paleontológico podría develar el misterio del origen de las especies, ya que el tiempo que se empleaba para experimentar en un laboratorio nunca sería el suficiente, para esclarecer tal enigma.

Cope y Osborn no se dedicaron exclusivamente al desarrollo de la teoría ortogenetista sino también hicieron varias contribuciones biogeográficas para apoyarla.

Aunque ya varios paleontólogos de finales del siglo XIX, tanto de América como de Europa, habían tratado de contestar por qué existía una notable similitud entre las faunas de ambas costas del Atlántico, no habían tenido mucho éxito. Fue con Cope que se logró concretar uno de los primeros estudios sobre los depósitos fosilíferos que compartían los Estados Unidos de América y el norte de Europa (Inglaterra y Francia). La conclusión de estos estudios fue que los restos de la fauna pasada eran prácticamente iguales en ambos continentes en el Eoceno Temprano. Este paralelismo encontrado en la fauna incluía géneros de reptiles, aves y mamíferos (Cope, 1877, págs. 95-96).

Por otra parte Osborn también hizo estudios estratigráficos, para poder resolver algunos asuntos biogeográficos. Como el de poder descifrar la distribución histórica de los organismos.

Matthew y El Museo Americano de Historia Natural de Nueva York (AMNH)

Edward D. Cope y Henry F. Osborn trabajaron en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. Fue este último quien en 1895 invitó a Matthew a formar parte de su equipo de trabajo como su asistente en el área de paleontología, en el departamento de vertebrados de dicho museo.

Durante los primeros años del siglo XX, Osborn dedicó gran parte de su trabajo al uso de la paleontología para resolver problemas biogeográficos y a descubrir rutas de migración en el pasado, actuando como coordinador de un proyecto entre paleontólogos europeos y estadounidenses, cuya finalidad era encontrar correlaciones estratigráficas a ambos lados del Atlántico. El propósito era precisar la secuencia temporal de la vida.

Uno de los mayores logros profesionales de Osborn fue su libro "*The Age of Mammals*" en 1910, que resultó una contribución importante para la ciencia (Gregory, 1935, pág. 454), en el cual parecía simpatizar con la teoría bipolar, según la cual, también los continentes sureños, en particular África, habían actuado como centros de evolución importantes.

"One of the greatest triumphs of recent biological investigation is the hypothetical reconstruction of a great southern continent, to which the name Antarctica has been given, through the concurrence of evidence derived from botany, zoology, and paleontology. This tends to support the bipolar theory"(Osborn 1910, pág.75).

Desde su trabajo "Faunal relation of Europe and America" de 1900 y posteriormente en su libro de 1910, se refirió a la reconstrucción del continente sureño como un gran triunfo de la investigación e inclusive hizo un mapa reconstruyendo al continente Antártico, al cual le asignó una elevación teórica de 3040 metros sobre el nivel del mar al que pudo ser alguna vez un gran

continente en el Polo Sur, posiblemente conectado con Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda.

Excluyó a África debido a que el océano entre ambos continentes es demasiado profundo. Ello cerraba la posibilidad de que alguna vez hubieran estado unidos (Osborn, 1900, págs. 565-566) (Figura 2).

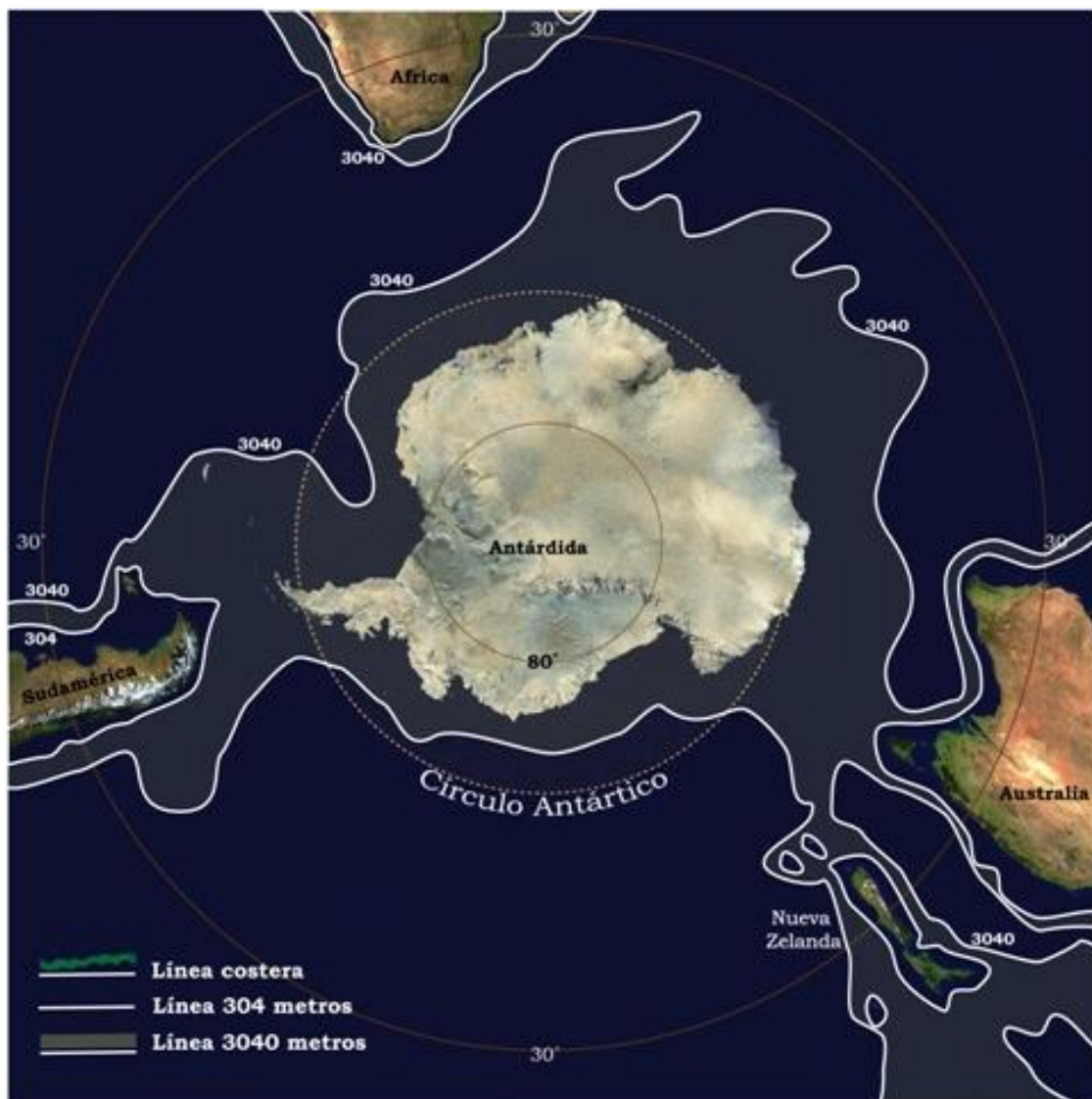


Figura 2. La teoría bipolar. Digitalización del mapa hecho por Osborn publicado en 1900. Vista del polo sur, presentando la elevación teórica de 3040 metros para mostrar la conexión entre Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda.

La teoría bipolar se basaba en la misma lógica que relacionaba los episodios de evolución progresiva con los períodos de estrés climático. Si se aceptaba que en el norte habían surgido los tipos más competitivos, los cuales habían sido capaces de sobrevivir a las condiciones más adversas, habría también que aceptar que lo mismo ocurrió en las tierras cercanas al Polo Sur.

Sin embargo, en páginas posteriores se retractaba y defendía la concepción de un sólo centro de origen norteño, situado en la región Holártica, desde el cual se habían dispersado todos los mamíferos. (Bowler, 1996, págs. 377,384, 395, 414-415).

Osborn pensaba que para impulsar la paleontología de vertebrados, era necesario buscar la resolución de los problemas biogeográficos relativos al proceso y al patrón que presentaba la evolución, o para decirlo de otra manera, habría que esclarecer la relación entre la herencia y el desarrollo, orientando hacia este fin no sólo su trabajo sino también los de sus colegas. Entre estos se encontraba W. D. Matthew y William King Gregory (1876 -1970), quienes se dedicaron a la búsqueda de respuestas para problemas biogeográficos.

Aunque en un principio Matthew se vio atraído hacia el estudio de la herencia por Osborn, pronto se invirtieron los papeles gracias al gran avance y nuevas interpretaciones que dio Matthew con respecto a las distribuciones geográficas, Osborn tuvo que aceptarlas.

Así pese a que Osborn al inicio del siglo XX había sugerido que África y el continente antártico habían servido como los mayores centros de diversificación y distribución de los animales, no prestó más importancia hacia ese tema, y fue W. D. Matthew quien se dedicó de lleno al tema y se comprometió a recabar información sobre listas de floras y faunas, analizando el clima del pasado así como sus cambios, con el fin de determinar el origen y distribución de las principales familias de vertebrados. En sus primeros trabajos acerca de distribución geográfica, se reflejaba la influencia de Osborn, lo que se podía observar claramente en los primeros mapas que realizó (Rainger, 1991, págs. 221, 232-233).

William Diller Matthew representó la transición entre dos eras de la paleontología americana, la primera fue la de la síntesis evolucionista pre-moderna, representada por su superior, Osborn (principios del siglo XX), y la segunda la síntesis evolucionista moderna, representada entre otros por G. G. Simpson (segunda mitad siglo XX), quien fuera sucesor de Matthew no solo en el AMNH de Nueva York sino también de gran parte de su trabajo (Laporte, 1993, pág. 109)

Matthew y la biogeografía Neodarwiniana

Desde que colectó fósiles de mamíferos en Suramérica, Darwin estuvo impresionado por el desarrollo histórico de la fauna regional o continental así como de sus relaciones. Pero fue Matthew quien dio atención más detalladamente a este tema. Logró así establecer la historia evolutiva de un gran número de mamíferos del Cenozoico ya que poseía un gran conocimiento sobre temas de geología y estratigrafía lo cual era inusual en esa época.

En su estudio sobre la biogeografía del Terciario, que posteriormente se convirtió en "*Climate and Evolution*" (1915), Matthew siguió las ideas de Wallace, en particular la de las sucesivas olas de migraciones provenientes del centro de evolución septentrional. Aunque en ese sentido era un modelo muy Darwiniano de la historia de la vida, Matthew no estuvo de acuerdo con el estricto gradualismo darwiniano, al igual que otros paleontólogos de Norteamérica. Él vio un carácter episódico del proceso que no se podía explicar en términos estrictamente uniformitarista ni gradualista. El punto era que en esas olas sucesivas de migraciones, ocurrían apariciones relativamente repentinas de grupos nuevos y más evolucionados, relacionados con episodios de estrés climático (olas de frío) inducidos por eventos geológicos. Este carácter episódico de la teoría de Matthew estuvo directamente inspirado por la geología de Thomas Chrowder Chamberlin (1843-1928) (Bowler, 1996, pág. 370). Sin embargo para Matthew, el centro norteño de donde surgían las especies más dominantes no solo abarcaba el norte de Eurasia, como afirmaba Wallace, sino que también incluía al norte de América; las dos áreas unidas constituían la llamada región Holártica. (Figura 3)

No obstante, no siempre pensó que todas las especies habían surgido en el Norte. En un principio como su mentor Osborn, daba crédito a que algunas familias procedían de la Antártica, aunque este pensamiento no duró mucho, y pronto se convirtió en un gran defensor de la idea de un origen norteño desde donde se habían dispersado los organismos (Rainger, 1991, pág. 233). Estas ideas quedaron plasmadas no solo en su trabajo, sino en las mentes de sus allegados.



Figura 3. Región Holártica (Norte de Eurasia y Norte de América). Matthew propuso la Región Holártica como el centro de evolución y dispersión de los organismos.

La tesis central de su *Climate and Evolution* (1915), era dar una explicación de cómo el cambio que ha sufrido el clima juega un papel muy importante sobre la distribución actual que presentan los organismos, en su evolución orgánica. Las temperaturas bajas promoverán que las especies sean más fuertes y evolucionadas comparadas con las que habitan en continentes sureños (Wilson, 2010, pág. 1)

Otro de los temas que trató fue el de las rutas de migraciones en las épocas geológicas pasadas, las cuales estaban determinadas por barreras naturales.

Con su vasto y profundo conocimiento sobre los fósiles Matthew, intentó demostrar que muchos grupos de vertebrados, cuyos representantes se encuentran ahora distribuidos en las zonas tropicales y en continentes sureños, eran los descendientes especializados de los tipos de fósiles ya conocidos que habitaban originalmente las tierras del norte desde el Eoceno. Su deducción, después de un amplio estudio con especies de mamíferos, fue que estas formas se originaron en el hemisferio norte, y que posteriormente se habían extendido en dirección al sur hasta los trópicos y las tierras meridionales, mientras que el linaje original se había extinguido en su área natal, el Norte (Gregory, 1930, pág. 643).

Diferentes grupos de mamíferos representados en los depósitos fosilíferos de Norte América, como artiodáctilos, perisodáctilos, proboscídeos, carnívoros placentarios, lagomorfos y esciúridos, no se encontraban en los de Sudamérica. Ello era una evidencia a favor del origen nortero de los mamíferos modernos.

Se había establecido además que la tierra había pasado por períodos recurrentes de enfriamiento desde su pasado remoto. En las últimas décadas del siglo XX Agassiz hizo varios estudios sobre glaciares, encontrando pruebas de que en el pasado se habían tenido una mayor área de extensión que la actual (Agassiz, 1870, págs. 550-551). Esta teoría proponía que en el Pleistoceno había existido una edad de hielo que cubrió desde el Polo Norte hasta los bordes del mar Mediterráneo y el mar Caspio (Ross, 2004, pág. 602).

Bajo el razonamiento de que las razas más fuertes surgían en condiciones ambientales severas, se asociaron los episodios de evolución progresiva con los períodos de enfriamiento. La evolución era un proceso discreto más que continuo, porque reflejaba la alternancia de climas fríos y cálidos de la historia de la tierra. Los grupos favorecidos se expandirían hasta donde fuera posible, extinguiendo o desplazando a los grupos aborígenes (Matthew, 1930, pág. 36). Matthew creía que la exploración del registro fósil eventualmente confirmaría el origen norteño de la mayoría de los grupos taxonómicos, en el que se incluía al hombre y a la dispersión que había sufrido a través del tiempo.

Como seguidor del modelo permanentista de Darwin y Wallace, Matthew explicó la colonización de los organismos en áreas disyuntas por medio de migraciones accidentales a través de los océanos. Descartó la teoría bipolar pues aquellos que habían adoptado la idea fijista de los continentes, consideraban que la teoría bipolar era simplemente redundante, ya que no se contaba con un área suficientemente extensa en el hemisferio polar meridional, para que el efecto de evolución fuera tan intenso como en el “poderoso norte” (Bowler, 1996, pág. 396).

Asimismo su posición a favor de la teoría permanentista lo llevó a desaprobador la teoría de la Deriva Continental, desarrollada en 1912 por Alfred Wegener (1880-1930).

Matthew aceptó como única explicación para las distribuciones disyuntas la dispersión activa o pasiva. Defendió la idea de las “balsas naturales” propuesta por Darwin, para explicar la colonización de islas por mamíferos. Matthew ofreció como evidencia de la estabilidad relativa de los continentes, el hecho de que las islas continentales mostraban una gran similitud faunística con las del continente más cercano. Ello indicaba que dichas islas, que estaban separadas del continente adyacente por mares someros, como era el caso de las Islas Británicas con Europa que habían estado unidas con el continente durante los períodos de ligero levantamiento terrestre. Por el contrario, las islas oceánicas poseían una fauna muy peculiar y diferente a la de los continentes más cercanos, lo cual podía explicarse únicamente como el resultado de

migraciones accidentales, ya que los fondos marinos profundos nunca se habían levantado por encima del nivel del mar. Inclusive, argumentó que el marsupial mas grande de Australia había derivado de pequeños ancestros, los cuales habrían sido capaces de sobrevivir en aquella espesa masa de vegetación durante su largo viaje a través del océano, así como a los subsecuentes peligros de las nuevas tierras (Gregory, 1930, pág. 643).

Se opuso a quienes con la mayor ligereza construían “puentes terrestres” hipotéticos, que atravesaban los océanos cuando y donde hiciera falta, con el fin de explicar así la presencia de los mismos grupos en costas oceánicas opuestas. Matthew desmintió la validez no sólo de todos los supuestos “puentes terrestres” hundidos a través de los océanos Atlántico y Pacífico, los cuales habían sido evocados por varios autores como Forbes y Hooker, sino además la supuesta antigua conexión del sur de Nueva Zelanda, Australia y Sur America, con el continente Antártico, como antes había llegado a afirmar su jefe Osborn. Matthew decía que los argumentos a favor de la distribución de plantas y animales por medio de puentes trasatlánticos no poseían evidencia sólida (Matthew, 1920, pág.17). Solo admitió que habían ocurrido pequeñas oscilaciones del nivel del mar en un plano vertical para concluir que aunque la tierra hubiera sufrido períodos de hundimiento y elevación, las principales masas continentales han permanecido prácticamente intactas, por lo menos desde el Terciario.

En la Figura 4 se muestra la dispersión propuesta por Matthew para los organismos desde su centro de origen en la región Holártica, desde donde partían hacia el Sur. Desde el norte los organismos habían llegado a África por migraciones sureñas, a Australia través de Asia sudoriental, a America del Norte por medio del estrecho de Bering y a Sudamérica a través de America del norte cruzando el istmo centroamericano. Aunque esta idea ya había sido propuesta años atrás por Ernst Haeckel, quien la había utilizado para explicar la distribución de la especie humana, Matthew también trataba de explicar con esta teoría la dispersión que habían sufrido a través del tiempo todos los grupos de animales. Sin embargo, llama la atención que el mapa que presenta en el trabajo de 1915, lo ilustra exclusivamente con la especie humana y sus diferentes razas.

Al colocar en el centro de dispersión nortño a la raza caucásica, Matthew deja en claro que es la raza más evolucionada.

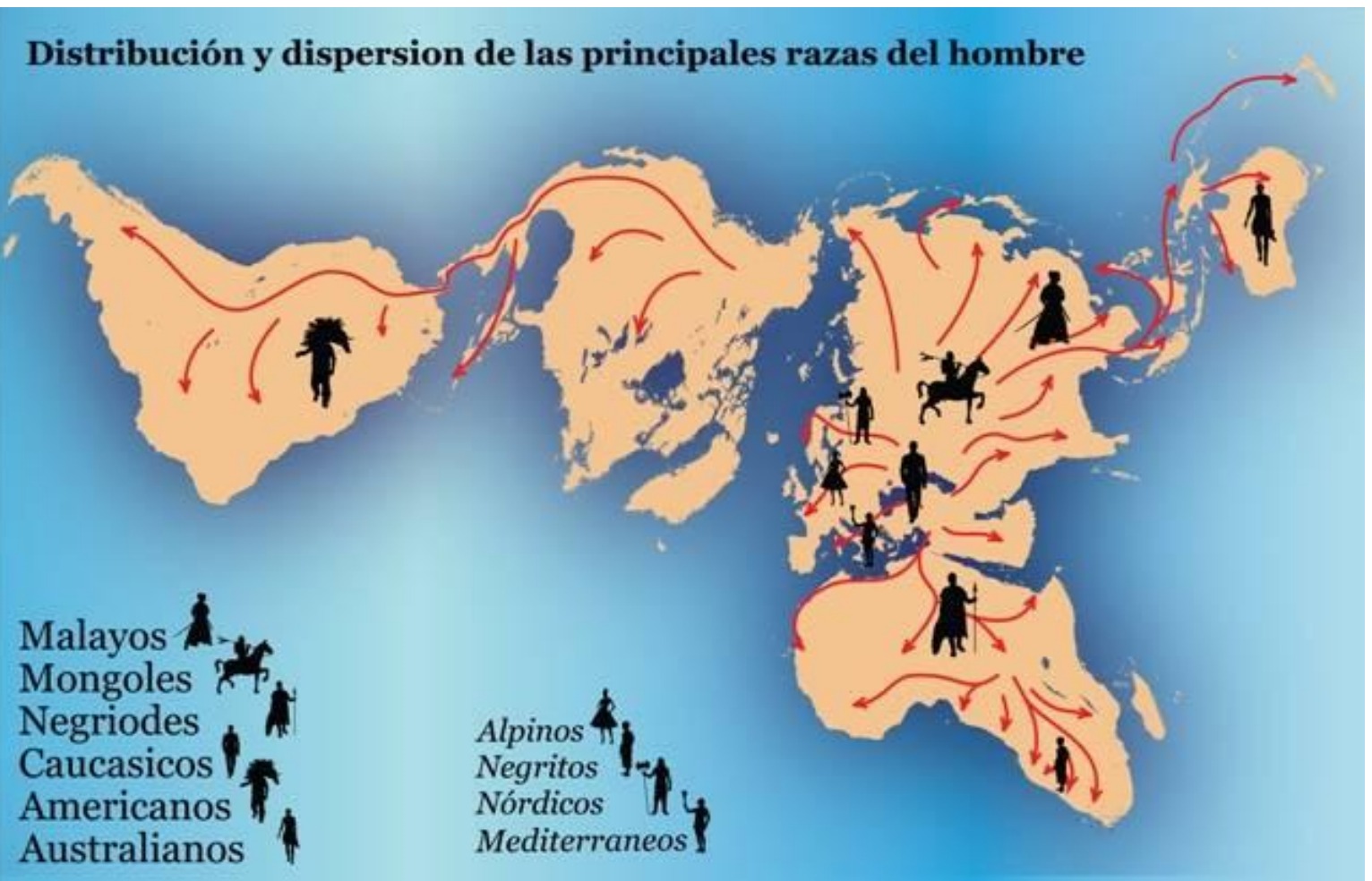


Figura 4. Dispersión del hombre. Mapa de Matthew de 1915 publicado en "Climate and Evolution", donde plasma su concepción de la dispersión, ejemplificada por la humana. Donde el centro de origen del hombre se da en Eurasia, del cual se dispersara a los demás confines de la Tierra.
(Se ha sobrepuesto la simbología de las distintas razas humanas para ilustrar su eurocentrismo.)

Matthew profundizó en temas como la ubicación geográfica de los centros de dispersión de diversos grupos de mamíferos, con base en sus investigaciones sobre el registro fósil así como en una gran cantidad de gráficos sobre las distribuciones de organismos a través del tiempo y del espacio (Eiseley, 1941, pág. 299). Su aporte principal a la biogeografía se puede resumir así:

Clima

El cambio climático es un factor importante en la evolución de vertebrados terrestres. Para Matthew las apariciones relativamente repentinas de grupos más evolucionados, se relacionaban directamente con las olas de frío que sufrían las especies dominantes.

Alternancia de climas

Las teorías de alternancia de climas húmedos y uniformes con áridos y zonales están exactamente de acuerdo con el curso de la evolución de los vertebrados terrestres, inspirada por la geología desarrollada por Chamberlin.

Migración

Las principales líneas de migración en las épocas pasadas geológicas han sido radiales a los centros holárticos de dispersión. La migración está influenciada o delimitada por barreras naturales.

Cambios geológicos

Los cambios geológicos, al provocar cambios climáticos, son fundamentales para entender la distribución actual de los vertebrados terrestres.

Centros de origen

Las especies más evolucionadas se encontrarán muy cercanas al área de origen, mientras que las más primitivas serán las más alejadas de ésta, no un sentido puro de distancia sino más bien de la inaccesibilidad de algunas áreas. Esta región será el centro de dispersión de las especies.

Puentes terrestres

La negación de puentes terrestres hipotéticos. Desvaneció por completo la idea puentista, al dejar en claro que no existieron masas de tierra que conectaron en un pasado los continentes sureños ni entre ellos mismos ni con el viejo mundo.

Los rasgos principales de la superficie terrestre han permanecido sin cambios importantes, por lo menos desde el Terciario. Únicamente han ocurrido ligeras variaciones en un plano vertical. Matthew usó como principales pruebas la geología de las islas

Islas

Las islas continentales poseían una flora y fauna muy parecida al continente más cercano, estas dos áreas están separadas por mares someros. Por tanto en un pasado geológico estuvieron unidas. En las islas continentales se encuentran los grupos con un nivel igual de “perfecto” o evolucionado que del continente más cercano, simplemente porque estas especies tienen poca probabilidad de habitar en islas remotas (Matthew, 1916, pág. 686), por su “reciente aparición”.

Mientras las islas oceánicas poseían una biota muy particular y sumamente diferente a la de los continentes más cercanos, debido a que el mar que las separan son mares profundos que en ningún tiempo se habían levantado por encima del nivel del mar. La naturaleza rocosa de las islas oceánicas refuta la hipótesis de que fueran los relictos que quedaban después de hundimientos.

El modelo biogeográfico dispersionista que desarrolló Mathew a partir del trabajo de Wallace fue heredado a sus colegas y seguidores del AMNH. Dejó de lado las explicaciones de los creacionistas múltiples que pensaban que las especies podrían surgir varias veces en lugares distintos y de los puentistas que evocaban desde corredores biológicos hasta puentes trasatlánticos para la explicación de las distribuciones disyuntas (Llorente et al., 2001, pág. 10; Espinosa et al., 2005, pág. 19).

Durante la primera mitad del XX, la tradición Darwin-Wallace, sobrevivió y continuó gracias a su máximo exponente que fue Matthew (1915). Con él se inició una ola de biogeógrafos, que siguieron sus pasos en el camino del dispersionismo, entre ellos, Goerge Sprague Myers (1938); Ernst Mayr (1946); Karl P. Schmidt (1955); Philip Darligton (1957, 1959, 1965); George Gaylord Simpson (1965) (Crisci et. al., 2003, pág. 31; Williams y Ebach, 2008, pág 109), entre otros.

Estos naturalistas sucesores a Matthew, influenciados por su trabajo, lograron concretar la historia de la mayoría de los mamíferos de Europa, Norte América y Suramérica, así como las relaciones faunísticas entre Eurasia-Norteamérica y Norteamérica-Suramérica, dando por sentado que los principios generales de la biogeografía histórica y sus métodos especiales, tales como la cuantificación de las semejanzas de la fauna, son derivados de una larga tradición de Darwin y Matthew (Simpson, 1961, pág.1684; 1965, pág. 57).

George Gaylord Simpson (1902-1984)

Fue tal vez el principal difusor de la ideas de Matthew, en el departamento de paleontología de vertebrados del AMNH; Desde que Simpson formó parte de la expedición a Texas en 1924 como asistente de campo de Matthew, se hizo gran seguidor de sus ideas en sus diferentes tópicos. Al irse Matthew del AMNH para unirse a la Universidad de California, Berkeley, en 1927, Simpson le sucede en el puesto de curador de fósiles vertebrados en el departamento de paleontología (Williams y Ebach, 2008, pág. 93).

Simpson se convirtió en gran defensor de las ideas de su predecesor sobre todo de la concepción dispersionista. Apoyó la idea de que especies provenientes del norte (especialmente mamíferos) habían poblado tierra sureña (Pascual, 2006, pág. 225).

Al igual que su maestro, Simpson valoró la evidencia del registro fósil como la información para reconstruir la historia biogeográfica. Propuso la idea de que la forma más pleiomórfica de un taxón revelaba su centro de origen. Esta última sentencia era para él una verdad irrefutable que nunca cuestiono (Nelson y Ladiges, 2001, pág. 397).

Así como Matthew, Simpson defendió la posición permanentista. Desestimó la teoría de la deriva continental, argumentando que de acuerdo a la información obtenida del registro fósil, era prácticamente imposible de creer. Simpson hizo hincapié en esta idea en su trabajo "Tertiary Land Bridges" de 1946.

"Some geologists, particularly a few of the advocates of continental drift, have postulated continental connections of a sort and at times and places indicated as practically impossible by the zoological data" (Simpson, 1946, pág, 256).

Sesenta años después de su primera publicación, Simpson seguía proclamando el libro de *Climate and Evolution* (1915), como uno de los estudios más importantes, en lo referente a la paleogeografía y a la biogeografía histórica (Nelson y Ladiges, 2001, pág. 397).

Philip J Darlington, Jr. (1904-1983)

El desarrollo del enfoque dispersionista mantuvo su continuidad con el trabajo del entomólogo Philip J. Darlington Jr. En su opinión, el primer gran zoogeógrafo había sido Darwin, quien mostró al mundo, en su libro "*The Origin of Species*" (1859), cómo la evolución y la distribución geográfica están íntimamente relacionadas, solamente seguido en importancia por el libro de *Climate and Evolution* de Matthew (1915).

“Darwin was the first important evolutionary zoogeographer. ... in *The Origin of species*... The next really important treatment of the subject was by Matthew (1915) in *Climate and Evolution*” (Darlington, 1959, pág. 488).

No obstante, Darlington mantuvo diferencias importantes respecto a las ideas de Matthew. En su trabajo de 1959 “Area, Climate and Evolution”, Darlington critica a la idea de Matthew sobre la influencia del estrés climático en la evolución de los nuevos tipos progresivos. Darlington hizo una interpretación diferente a la de Matthew sobre las ideas de Darwin. Aunque mantuvo la idea de que el proceso de evolución ocurría más intensamente en las grandes áreas, afirmó que éstas debían de tener clima favorable, al contrario de Matthew.

Otro punto que estuvo en desacuerdo fue desde donde se habían esparcido las especies ya que a diferencia de Matthew, quien pensaba que las especies del norte migraron al sur, Darlington pensaba que habían surgido en el centro de los trópicos del Viejo Mundo concretamente en los continentes de África y Asia. Aunque al igual que Matthew, decía que en el lugar donde se encuentren las especies más novedosas se podrá encontrar el centro de origen (Crisci y Morrone, 1992, pág. 174).

No obstante la explicación de Darlington mantiene la dispersión como el factor causal de los patrones biogeográficos.

Acepta que los continentes y las zonas climáticas permanecieron constantes desde el Terciario tardío, Pleistoceno y el Reciente, afirmando que en la época del Pleistoceno el clima era más frío que el actual y que después de éste, el clima fue más caluroso que en nuestros días.

Tanto Darwin como Matthew pensaban que la dispersión de animales y plantas obedecía un patrón general, según el cual, los grupos dominantes evolucionaban sucesivamente en ciertos puntos y se desplazaban posteriormente en ciertas direcciones. Darwin hizo notar el movimiento general tanto de plantas como de animales desde el norte hacia el sur, así como desde

los continentes hacia las islas, concluyendo que en las áreas grandes como Eurasia se encuentran las especies de un nivel mayor de perfección y dominantes en comparación con las especies sureñas. Por su parte, Matthew obtuvo su evidencia principal del registro fósil, para proponer un movimiento de especies de norte a sur, Darlington no estuvo de acuerdo con el modelo de Matthew. Sostuvo que las especies dominantes evolucionaban en los trópicos del Viejo Mundo y en climas favorables y estables (Darlington, 1959, págs.488-490).

Darlington se refiere al trabajo que realizó Matthew sobre el estudio de fósiles de mamíferos, al cual califica de bueno e influyente.

“His work on fossil mammals was extensive and very good, and his ideas about the permanence of continents and the histories of islands were right and deservedly influential”. (Darlington, 1959, Area, Climate and Evolution. pág. 488)

Sin embargo, mientras que Matthew atribuyó al clima severo la evolución de los grupos dominantes, Darlington se adjudicó a sí mismo una interpretación más apegada a las ideas biogeográficas de Darwin. Concluyó así que el principal patrón de dispersión había sido desde las masas continentales de mayor extensión hacia las de menor extensión, y desde los climas más favorables hacia los más fríos y menos estables.

Ernst Mayr (1904-2005)

El ornitólogo de origen alemán Ernst Mayr también apoyó el modelo biogeográfico dispersionista. Su influencia como uno de los líderes principales de la *Síntesis*, fue muy grande entre los biogeógrafos del siglo XX.

A pesar de compartir las ideas dispersionistas con sus colegas del AMNH de Nueva York, no las aprendió de la escuela norteamericana sino de Erwin Stresemann (1889-1972), discípulo de Otto Kleinschmidt (1870-1954), quien fuera uno de los primeros biogeógrafos, en Alemania.

Quizá por ello se adhirió fácilmente a las ideas biogeográficas de Matthew. Mayr dice que los trabajos de Matthew tuvieron influencia en él (Mayr, 1998, pág. 454) Sin embargo, Mayr difirió de Matthew en un punto muy importante, al sostener que en los centros de origen no se encontraban las especies más novedosas sino las más antiguas (Mayr, 1970, pág. 227).

George Sprague Myers (1905-1985)

G. S. Myers fue un ictiólogo discípulo de Karl Patterson Schmidt (1890-1957), quien a su vez fue uno de los discípulos de Matthew. (Morrone 2009. p37). Se integró al AMNH de Nueva York primero como voluntario y después como asistente de curador en 1922. Educado dentro de la tradición dispersionista, en su trabajo “Notes on phallostethid fishes” en 1938 siguió los paradigmas de Matthew sobre la dispersión desde el norte, (Williams y Ebach, 2008, pág. 87). Consideraba que el trabajo de Matthew había tenido una fuerte influencia, aunque no era conocido por un público más amplio. Glorificó el ensayo de Matthew (1915) como la contribución más importante después de la de Wallace sobre el tema de distribución geográfica de los animales. Sus alabanzas al trabajo de Matthew sólo fueron superada por Darlington en su trabajo de 1959 “Area Climate and Evolution” (Darlington, 1959, pág. 488; Nelson y Ladiges, 2001, pág. 399).

Sin embargo en 1963 la sombra de las ideas de Matthew sobre la estabilidad de los continentes desapareció por completo, cuando Myers aceptó y se puso a favor de la teoría de la deriva continental.

Debido a la tradición que se mantenía en el Museo de Historia Natural de Nueva York, que era mayoritariamente el de una escuela dispersionista, la teoría de Leon Croizat (1894-1982) o Panbiogeografía en los años 50, no recibió la atención necesaria.

El rechazo que alguna vez había sufrido la teoría de la deriva continental se modificó drásticamente debido a hechos importantes como:

- 1) La comprobación de la expansión del fondo oceánico.
- 2) La teoría de la tectónica de placas, en los años de 1960 (Pelayo, 2009, pág.36; Okolodkov, 2010, pág. 8.).
- 3) Evidencia paleomagnética. La divergencia en las trayectorias de imantación de los minerales de las rocas en relación a los polos geográficos. (Almeida et. al., 2001, pág.179).

Estos puntos dieron un giro de 180° a la biogeografía a finales del los años sesentas.

DISCUSIÓN

Queda claro que la biogeografía es un campo multidisciplinario, que incluye el análisis de las causas de la distribución biótica, que ayuda a comprender la aparición y evolución de los organismos en la vida del planeta, incluyendo a la especie humana. La distribución geográfica de los organismos se ha explicado básicamente de dos maneras, una apela a las condiciones físicas y otra a las causas históricas. Aunque actualmente se considera que los patrones biogeográficos son el resultado de tres procesos principales: la dispersión, la vicarianza y la extinción (Nelson y Platnick, 1981), el modelo dispersionista fue dominante durante cerca de un siglo.

Algunos hechos contundentes a favor de las ideas de Matthew, fueron las pruebas que se expusieron en algunos trabajos sobre estratigrafía, entre ambas costas del atlántico, en los cuales, quedo asentado que los organismos que las habitaron poseían una edad cronológica similar. Algunos de estos estudios fueron realizados por Cope y después por Osborn, y en algunos participó el mismo Matthew.

En este tiempo ya se aceptaba que habían ocurrido glaciaciones, y que éstas habían cubierto buena parte de las tierras cercanas a los polos. Ya desde 1837, Louis Agassiz (1807-1873), había explicado la existencia y el mecanismo de las glaciaciones, publicando posteriormente su libro "*Étude sur les glaciers*" (1840), con lo cual Matthew tuvo más de un argumento para afirmar que las especies dominantes se habían originado en el norte. Su razonamiento fue que las evidencias geológicas mostraban que tanto los organismos que existieron en un pasado, tanto en el norte de Eurasia como en el de Norteamérica eran de la misma edad geológica y como ambos continentes norteños habían sufrido estrés climático, provocado por las glaciaciones, los episodios de evolución progresiva se habrían dado en esta región Holártica que abarcaba a Norteamérica y Eurasia. Desde allí los organismos, impulsados por su instinto natural incontrollable de expandirse (Malthus 1817. pág 4), se empezaran a dispersar con dirección al sur.

Es innegable la influencia que tuvieron las ideas de Darwin y Wallace en el modelo dispersionista que desarrolló Matthew. El argumento de Matthew para afirmar que las razas competitivamente superiores se originaban en el norte fue que la evolución no ocurre con el mismo ritmo en toda la superficie terrestre, ni siquiera en toda el área de un mismo continente. Por tanto, la evolución debe ocurrir en un área relativamente limitada, desde la cual las nuevas especies deben dispersarse, desplazando a las especies antiguas a regiones más distantes. La evolución, por tanto, debe ocurrir con mayor fuerza en una región particular. Esta región será el centro de dispersión de las especies. Las especies que evolucionen en esa área serán las más avanzadas y las más distantes, no en un sentido de distancia, sino de inaccesibilidad por aislamiento, serán las más primitivas (Matthew, 1915 en *Foundation of biogeography*, 2004, pág. 235).

Los seguidores de Matthew se encontraban principalmente en el AMNH en Nueva York, lo que contribuyó a la desaprobación de la teoría de la deriva continental de Alfred Wegener a principios del siglo XX, pues en el museo se seguía un modelo dispersionista y permanentista, tradición que había apoyado Matthew.

George G. Simpson dedicó gran parte de su trabajo a realzar y dar a conocer el trabajo de Matthew, ya que consideraba que la labor de su mentor fue una de las más importantes para la biogeografía histórica. Defendió arduamente también su posición permanentista, hasta que fue prácticamente insostenible esta teoría.

George S. Myers, quien al inicio de sus estudios concordaba con las ideas dispersionistas de sus antecesores y colegas, siguió los paradigmas de Matthew sobre la dispersión desde el norte. Reconoció que el trabajo de Matthew tuvo efecto importante pero solo en los zoogeógrafos. Posteriormente aceptó que el ensayo de Matthew representaba la contribución más importante después de Wallace sobre la distribución geográfica de los animales, sentencia que luego fue referida por Darlington, quien también destacó el trabajo de Matthew como el trabajo más importante después del propio Darwin.

Sin embargo más tarde el mismo autor aceptó favorablemente la teoría de la deriva continental, negando las teorías de Matthew sobre la estabilidad de los continentes.

Así, los trabajos de Matthew y las evidencias empíricas en las que se basó para emitir su teoría fueron de gran importancia para fundamentar la versión dispersionista de la biogeografía y representaron las bases para el estudio y desarrollo de esta disciplina, las cuales tuvieron una influencia definitiva sobre autores posteriores, quienes se apoyaron en sus aportaciones y postulados, aceptándolos o rechazándolos pero siempre bajo el modelo dispersionista de Matthew.

Cuando se aceptó generalizadamente el postulado del origen norteño de las faunas dominantes, la escuela de biogeógrafos dispersionistas estableció el modelo de investigación predominante en la biogeografía: (a) Encontrar los centros de origen (b) Encontrar las rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución. Ya que los medios de dispersión de los organismos son diferentes y como la dispersión es al azar, las historias biogeográficas de los taxa serán también diferentes (Morrone, 2000, pág. 43). Entre los grupos que se estudiaron se encontraba la especie humana.

Sin embargo en la década de los sesentas la teoría de la deriva continental se fortaleció con el avance en paleomagnetismo que permitió desarrollar la teoría la expansión del fondo oceánico, junto con la teoría de la tectónica de placas. Que han permitido actualmente establecer las distribuciones geográficas (Pérez, 2006, pág.541).

CONCLUSIONES

La llegada de Matthew al departamento de paleontología de vertebrados en el Museo Americano de Nueva York, causó que se diera un enfoque diferente y novedoso a muchos de los temas. Matthew superó el trabajo de Osborn sobre correlación y distribución geográfica y pronto abarcó aspectos que iban más allá de los problemas estratigráficos.

Llama la atención que a pesar de su apego al modelo darwinista, Matthew rompió con el principio de gradualidad estricta.

Después de la teoría de distribución orgánica propuesta en primera instancia por Darwin y Wallace, y posteriormente desarrollada también por Matthew, la dispersión jugó un papel principal para la explicación del movimiento de los organismos a gran distancia.

Finalmente, la biogeografía dispersionista llegó a superar las explicaciones de los biogeógrafos puentistas y de los creacionistas múltiples, manteniéndose como la explicación principal durante poco más de un siglo.

El dispersionismo surgió con base en tres premisas fundamentales: el origen monogénico de las especies, la permanencia de la superficie terrestre y la dispersión de los organismos como resultado del principio de sobrepoblación malthusiano. Matthew intentó apoyar con evidencia fósil la tercera, ubicando a las extensas tierras septentrionales de Norte América y Eurasia como las áreas de evolución progresiva.

Su modelo fue de gran impacto e influencia para los biogeógrafos posteriores, los cuales dejaron a un lado las ideas de Osborn y otros naturalistas, los cuales tenían una visión lamarckista, sin fundamento empírico sobre la evolución y la herencia.

Los allegados a las ideas de Matthew defendían a la dispersión como la principal teoría para la explicación de la distribución actual. Asimismo apoyaron una premisa teórica, el permanentísimo y una propuesta metodológica, la búsqueda de centros de origen. Todos ellos estuvieron convencidos que el

trabajo de Matthew fue un gran aporte a la ciencia biogeográfica y que fue de gran influencia para el desarrollo de sus propios trabajos.

Simpson fue el principal difusor de las ideas de Matthew. Defendió su posición permanentista apoyado por el registro fósil. Trató de localizar, tanto como pudo, los centros de origen de especies.

Por su parte Darlington siguiendo a Matthew dio un gran peso al factor del clima para explicar la evolución y distribución de las especies. Aunque para Darlington el clima debía ser favorable para que se propiciara la evolución contrario a Matthew.

Mayr incorporó y siguió algunas ideas de Matthew y dedicó gran parte de su trabajo a la localización de centros de origen, aunque invirtió el criterio de Matthew para localizar a las especies apomórficas o plesiomórficas.

Myers, al igual de Matthew estaba convencido en un principio del origen norteño de las especies, así como de la permanencia de los continentes. Sin embargo al comprobarse la teoría de la deriva continental fue de los primeros en apoyarla y olvidar su posición permanentista.

Así el modelo dispersionista desarrollado por Matthew prevaleció por muchos años hasta quedar rebasado con la aceptación de la teoría de la deriva continental y la tectónica de placas, en los años sesentas.

BIBLIOGRAFÍA

1. Agassiz L. 1870. The Former Existence of Local Glaciers in the White Mountains. *The American Naturalist*. Vol. 4, No 9, pp. 550-558
2. Almeida-Leñero Lucia, Carlos Pérez-Malvaez, Monica Vizcaíno-Cook y Rosaura Ruiz Gutiérrez. 2001. La Teoría de Weneger acerca del desplazamiento horizontal de los continentes. En: Llorente B. J, y Morrone J. J. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Prensas de Ciencias 1º edición. México. 277 pp.
3. Bowler Peter J. 1985. *El eclipse del Darwinismo*. Labor universitaria. 1º edición Barcelona. 288 pp.
4. Bowler P. J.1996. *Life`s splendid Drama*. The University of Chicago. E. U. A.. pp. 525
5. Brown James H. y Mark V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates. 2ª edición. pp. 691
6. Browne Janet. 1983. *The Secular Ark: Studies in the History of Biogeography*. Yale University Press. E.U.A. pp 273.
7. Bueno Hernández A. Alfredo. 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*. UNAM, México
8. Bueno H. A. y Jorge Llorente B. 2000. Una visión histórica de la Biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia* Vol.22, Nº 2 pp161-184
9. Bueno H. A. y J. Llorente B. 2005. La Obra Biogeográfica de Alfred Russell Wallace. Parte II: El modelo extensionista y la inflexión al permanentismo. pp 19-44. En: Llorente Bousquets J., *Regionalización biogeográfica e iberoamericana y tópicos afines: Primeras*. Las Prensas Ciencias, Fac. Ciencias, UNAM. México, D.F.

-
10. Bueno-Hernández, A. A. y J. Llorente-Bousquets. 2006. The other face of Lyell: Historical biogeography in the Principles of Geology. *Journal of Biogeography*, Vol.33, pp 549-559.
 11. Cain Stanley A. 1944. Foundations of plant geography. Harper and Brothers. New York y London.
 12. Crisci Jorge V. 2001. The Voice of Historical Biogeography. *Journal of Biogeography*, Vol. 28, N° 2, Special Issue: Historical Biogeography and Patterns of Diversity. pp. 157-168
 13. Crisci J. V., L. Katinas, P. Posadas. 2003. *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press. 1º Edición. E.U.A. 250 pp.
 14. Crisci J. V. y J. J. Morrone. 1992. A Comparison of Biogeographic Models: A Response to Bastow Wilson. *Global Ecology and Biogeography Letters*, Vol. 2 N° 5 pp 174-176
 15. Cope Edward D. 1871. The Law of Organic Development. *The American Naturalist*. Vol. 5, N° 8/9, pp 593-608
 16. Cope E. D. 1877. The Suessionian Fauna in North America. *The American Naturalist*. Vol. 11, N° 2 pp.95-99
 17. Cox C. Barry y Peter D. Moore. 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. John Wiley and Sons. 8ª edición. E.U.A. 506 pp.
 18. Darlington, Philip J. Jr. 1959. Area, Climate, and Evolution. *Evolution*, Vol. 13, No. 4 pp. 488-510
 19. Darwin Charles y Barroso Bonzón 1963. *El Origen de Las Especies Por la Seleccin Natural*. Edit. Ibéricas. Tomo 1. España. 680 pp.
 20. Eiseley Loren 1941. Review Climate, and Evolution by William Diller Matthew. *American Antiquity*, Vol. 6, N° 3 pp. 299-300.
 21. Espinosa O. David. et al. 2005. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. UNAM. México. 133 pp.

-
22. Fichman Martin. 1977. Wallace: Zoogeography and the Problem of Land Bridges. *Journal of the History of Biology*, Vol. 10 N°1. pp. 45-63.
23. Gregory William K. 1930. William Diller Matthew, Paleontologist. *Science, New Series*, Vol. 72, N° 1878, pp. 642-645
24. Gregory William K. 1935. Henry Fairfield Osborn. *Science, New Series*, Vol. 82, N° 2133, pp. 452-454
25. Huggett, Richard J. 2004. *Fundamentals of biogeography*. Routledge. 2ª edición. New York. 439 pp.
26. Laporte, Léo F. 1993. Review Life of an Evolutionist. *Science, New Series*, Vol. 260, No. 5104, pp. 109-110
27. Llorente B. J., N. Papavero y A. Bueno. 2001, Síntesis Histórica de la Biogeografía. En: Llorente B. J, y Morrone J. J. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Prensas de Ciencias 1º edición. México. 277 pp.
28. Lomolino, M. V., D. F. Sax y J. H. Brown. 2004. *Foundations of Biogeography*. The University of Chicago. Chicago. E. U. A. 1291 pp.
29. MacDonald, G. M. 2003. *Biogeography, Space and time life*. John Wiley y sons, Inc. Estados Unidos de Norteamérica. 518 pp.
30. Malthus, Thomas Robert. 1817. *An essay on the Principles of population; a view of its past and present effects, Vol. 1*. John Murray, 5ª edición. Londres. 507 pp.
31. Matthew, William Diller. 1915. *Climate and Evolution*. Capítulo .En Lomolino, M. V., D. F. Sax y J. H. Brown. 2004. *Foundations of Biogeography*. The University of Chicago. Estados Unidos de Norteamérica. 235 pp.
32. Matthew. W. D. 1916. The Origin of Pacific Island Faunas. *Science, New Series*. Vol. 43, No 1115. p. 686.
-

-
33. Matthew. W. D. 1920. Plato's Atlantis in Paleogeography. *National Academy of Sciences*. Vol. 6, No.1, pp. 17-18
34. Matthew, William Diller. 1926. The Evolution of the Horse: A Record and Its Interpretation. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 1, No. 2, pp. 139-185
35. Matthew, William Diller. 1930. The dispersal of land mammals. *Scientia*, Vol. 48, pp. 33-42
36. Mayr Ernst. 1970. *Populations, species, and evolution: an abridgment of Animal species and evolution*. Harvard University Press. 7ª edición. E. U. A.. 453pp
37. Mayr, Ernst. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press. 1ª reimpresión. E. U. A.. 974 pp.
38. Mayr Erest, William B. Provine. 1998. *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press. 1ª reimpresión. E. U. A.. 487 pp.
39. Morrone Juan. J. 2000. Entre el Escarnio y el Encomio: León Croizat y la Panbiogeografía. *Interciencia*. Vol. 25 No. 1. pp. 41- 47.
40. Morrone J. J. 2004. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. UNAM. México. pp. 199
41. Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with cases studies*. Columbia University Press. New York. 301 pp.
42. Morrone Juan. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol.26, pp. 373-401
43. Morrone J. J. y B. J. Llorente. 2003. *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Prensas de Ciencias 1º edición. México. 307 pp.
44. Nelson G., y P. Y. Ladiges. 2001 Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*, Vol. 49 N°3, pp. 389-409.
-

-
45. Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
 46. Okolodkov Yuri B. 2010. *Biogeografía marina*. 1ª edición. Universidad Autónoma de Campeche. Campeche, México. pp. 217
 47. Osborn, Henry Fairfield. 1889. The Palaeontological Evidence for the Transmission of Acquired Characters. *The American Naturalist*, Vol. 23, N° 271, pp. 561-566.
 48. Osborn, Henry F. 1900. The Geological and Faunal Relations of Europe and America During the Tertiary Period and the Theory of the Successive Invasions of an African Fauna. *Science*, Vol. 11, N° 276, pp. 561-574
 49. Osborn Henry F. 1910. *The age of mammals in Europe, Asia and North America*. The McMillan Company. New York. 635 pp.
 50. Osborn Henry F. 1922. Orthogenesis as Observed from Paleontological Evidence Beginning in the Year 1889. *The American Naturalist*, Vol. 56, N° 643, pp. 134-143
 51. Osborn Henry F. 1930. Paleontology versus Genetics. *Science, New Series*, Vol. 72, N° 1853 pp. 1-3.
 52. Papavero N y D Teixeira. 2001. Os viajantes e a biogeografia. *História, Ciências, Saúde*. Vol. 8 (suplemento), pp. 1015-1037.
 53. Pascual Rosendo. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 93, No. 2. pp. 209-230
 54. Pelayo Francisco. 2009. *El origen de los continentes y Océanos*. Critica. Madrid. 288 pp.
 55. Pérez-Malvaez Carlos, Alfredo Bueno H., Manuel Feria O, et al. 2006. Noventa y Cuatro años de la teoría de la deriva continental de Alfred Lothar Wegener. *INCI*. Vol.31, No.7, pp.536-543.

-
56. Pielou Evelyn Cristine. 1992. *Biogeography*. Krieger Pub. Co. 1ª reimpresión. pp. 351.
57. Rainger Ronald. 1991. Vertebrate Paleontology as Biology: Henry Fairfield Osborn and the American Museum of Natural History. Capítulo 7, en: Rainger R., K. R. Benson y J. Maienschein. 1991. *The American development of biology*. Rutgers University Press. 1ª edición. Pennsylvania. 380 pp.
58. Simpson George G. 1946. Tertiary Land Bridges. *Transactions of the New York Academy of Sciences Ser. Vol. 2 N° 8* pp 255-258.
59. Simpson G. G. 1961 Some Problems of Vertebrate Paleontology. *Science New Series* Vol. 133 N° 3465. pp 1679-1689
60. Simpson G. G. 1965. The geography and evolution: an essay on historical biogeography with special reference to mammals. Condon Lecture Series. Oregon. pp 249.
61. Slotten Ross A. 2004. *The Heretic in Darwin's Court: The Life of Alfred Russel Wallace*. Edit. Columbia University Press. Nueva York. E.U.A. 602 pp.
62. Stanley Steven M. 1986. *El nuevo cómputo de la evolución: fósiles, genes y origen de las especies*. Edit. Siglo XXI de España Editores. Madrid. pp. 273
63. Stott P. 1984. History of Biogeography Capítulo 1, en *Biogeography: recent advances and future directions*. De Taylor James A. Barnes y Noble Books. 1ª edición. New Jersey. 404 pp.
64. Wallace Alfred Russel. 1876. *The geographical distribution of animals*. En: En Lomolino, M. V., D. F. Sax y J. H. Brown. 2004. *Foundations of Biogeography*. The University of Chicago. E.U.A. 235 pp.
65. Wallace Alfred R. 2007. *Island Life*. Edit. Cosmo Inc. Nueva York, E.U.A. pp. 540

-
- 66.** Williams M. David, y Ebach C. Malte. 2008. *Foundations of systematics and biogeography*. Springer. New York. 309 pp.
- 67.** Wilson Edward O. 2010. Island Biogeography in the 1960's En: Losos Jonathan B. y Robert E Ricklefs. *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press. New Jersey E.U.A. pp.476

William Diller Matthew (Figura 5).

Nació el 19 de Febrero de 1871 en St. John, New Brunswick, Cánada, su padre George F. Matthew fue un aficionado a la geología y tuvo hasta cierto grado reconocimiento por parte de las autoridades en geología. Creció en un ambiente familiar donde el ánimo, el buen humor y los ideales de servicio eran de los aspectos más importantes. El joven Mathew poseía una vida sencilla y privada, aunque poco le tardo en aprender como lograr excelentes resultados con sus escasos recursos.

Se muda en 1889 a los Estados Unidos donde comienza sus estudios profesionales en la Universidad de Columbia, New York. A la edad de 23 años había completado su maestría y, ya pertenecía al departamento de geología en Columbia, su principal interés en aquel entonces era la cristalografía en trilobites y la estructura de rocas intrusivas y extrusivas en su ciudad natal. Completo su doctorado en 1895 con 24 años

Por su formación logro ser invitado por H. F. Osborn a formar parte de American Museum of Natural History de Nueva York, en 1895, como asistente científico en el aquel entonces joven departamento de paleontología. Tuvo como primer gran tarea ir a Philadelphia, para catalogar una gran colección privada de fósiles de vertebrados que había sido recolectada por el profesor E. D. Cope, y que había sido recientemente vendida al museo. Ese fue su primer contacto con el trabajo de vida de Cope. En los siguientes 35 años se dedicó a identificar el lote de catálogos que contenía decenas de miles de fósiles en su siempre creciente colección. Fue más cauteloso que Cope y fue mucho mas critico, ya que contaba con la ventaja de la gran reserva de material extra. Por lo cual corrigió, revisó y extendió el trabajo de Cope en muchos campos, conservando y fortaleciendo tanto como razonablemente se pudo con los resultados de Cope. Para empezar, en toda su extensa búsqueda sobre la clasificación de los carnívoros del Eoceno, se aferro tenazmente a la definición de la Creodonta, la cual había sido tan elaborada como para incluir las dos, la típica especialización en creodontes y sus tan diferentes especializaciones

relativas. Como Cope, él era un sólido defensor de la clasificación “método de grupo”, que se refería a la definición formal de grupos de organismos relacionados que poseían en común los caracteres citados en las definiciones, este método comenzaba con la oposición al “método filogenético”, el cual define “phyla” de acuerdo al supuesto que tiende a la evolución y el cual incluye inclusive al más temprano y pequeño diferenciado representante que no había aun adquirido todos los caracteres visibles de sus descendientes. Por ejemplo, la más temprana especie llamada “caballo” (*Eohippus*) está tan cercanamente relacionada con la más temprana especie llamada “tapir” (*Systemodon*) que incluso Matthew y su colega Walter Granger tuvieron dificultad para distinguir el molar de ciertas especies del *Eohippus* de ciertas especies del *Systemodon* (homología). Por estas y más evidencias William sostenía que estas dos especies estrechamente ligadas junto con muchas otras formas del Eoceno perisodactiles, debieron tener referencias en una familia “horizontal”.

Su progresivismo conservativo es encontrado en su más osado e importante trabajo conocido "*Climate and Evolution*" (1915). Como seguidor de Wallace, sobre la distribución geográfica de las especies, estuvo en oposición con aquellos que a la ligera reconstruyeron los “puentes terrestres”, que atravesaban los océanos en cualquier y cada una de las épocas con el fin de explicar la presencia de especies de plantas y animales relacionando costas opuestas oceánicas. De su vasto e íntimo conocimiento sobre los fósiles, fue capaz de demostrar que muchos grupos de vertebrados, cuyos representantes se encuentran ahora dispersos en tierras lejanas (zonas tropicales y en continentes sureños), son los descendientes especializados de los tipos ya conocidos de fósiles y de los cuales se sabe fueron los habitantes de tierras del norte en el Eoceno y en épocas posteriores.

Sus excelentes mapas de distribución eran las “proyecciones Nort-Polares” de las masas terrestres continentales, sobre las cuales trazó: primero, la distribución de los antecesores de caballos, tapires, rinocerontes, camellos, cerdos, rumiantes, perros, gatos, etc., en el Eoceno y épocas posteriores; todos los cuales eran conocidos solo en el hemisferio norte; segundo, la presente distribución de los dispersos y aislados representantes de muchas de estas familias en tierras tropicales y sureñas.

Su deducción fue que estas formas que se originaron en el hemisferio norte, y que se habían posteriormente extendidos en dirección al sur hasta los trópicos y en países sureños, mientras que el linaje original se había extinguido de su tierra natal en el norte.

Del lado de la geología Matthew adoptó la teoría de isostasia, al menos hasta donde fue desarrollada en ese tiempo. De acuerdo con esta teoría, los continentes y océanos están en equilibrio de tal modo que han ocurrido solo pequeñas oscilaciones del nivel; por lo cual, aunque la tierra estuvo a intervalos sumergida en mares someros, en otros tiempos los continentes emergían a niveles mas altos, pero las principales masas continentales seguía estando prácticamente intacta, por lo menos a través del periodos que cubrieron los registros de la vida de los vertebrados. Con el fin de explicar la primera colonización por los mamíferos de las islas continentales, incluidas Madagascar, Australia, Nueva Zelanda, siguió a Wallace sobre la evocación de la acción de las "balsas naturales", las cuales emergían en grandes cantidades provenientes de ríos continentales y cargando a veces con algunos pequeños mamíferos extraviados. Una en un millón o más de oportunidades, el argumentó, "este molde podría ser una hembra preñada cuya progenie pueda subsecuentemente colonizar la isla entera". Citó la evidencia que tiende a soportar la visión que inclusive el marsupial más grande de Australia había derivado con eficiencia de pequeños ancestros arbóreos, los cuales fueron posiblemente los únicos capaces de sobrevivir en aquellas frondosas y exuberantes masas de vegetación durante su largo viaje a través del océano y sus subsecuentes peligros que conlleva el llegar a una orilla extraña.

Por lo tanto Matthew vino a desmentir la validez no solo de todos los supuestos hundidos "puentes terrestres" a través de los océanos Atlántico y Pacífico los cuales habían sido evocados por varios autores, sino además la supuesta antigua conexión del sur de África, Australia y Sur America, con el continente Antártico.

La mejor parte de sus trabajos científicos fue la revisión de la fauna fósil de mamíferos, del Eoceno y muchos horizontes del Oligoceno y del Terciario tardío. A toda esta fauna William contribuyo con extensos reportes técnicos o

memorias. Su listado faunístico de los horizontes del Terciario del Occidente de Norte America, a través del cual plasmo el trabajo de sus antecesores y colegas. Aunque también hizo un gran trabajo en identificar miles de especímenes fósiles, en los que se basaba en su estudio personal, y del nivel geológico preciso del espécimen colectado en campo bajo su dirección. Siempre fue tan buen geólogo como paleontólogo y tuvo consideraciones geológicas presentadas adecuadamente en sus publicaciones.

Como resultado de su trabajo en campo y experiencia en museo, refuto con éxito la teoría de los depósitos de las supuestas “Cuencas de Lago” del Oeste, mostrando que los hechos paleontológicos y geológicos indicaban que estas formaciones eran causadas por los depósitos de vientos y de la planicie aluvial de playas. Su conclusión de que las formaciones del Eoceno Basal en Nuevo México y Wyoming representaban un gran periodo de tiempo (al cual nombro Paleoceno) entre el Cretáceo superior y el verdadero Eoceno, y este hecho fue confirmado tiempo después.

En un principio los grandes descubrimientos de Matthew acerca a la evolución de los mamíferos fueron poco conocidos, solo sus colegas más cercanos y pocos especialistas en el mundo los conocían, esto debido a la gran escasez de fósiles mamíferos, excepto en algunos museos, y a la técnica natural de la mayoría de sus trabajos, además de que la mayoría de investigadores no consideraban importante la ciencia de la paleontología. Prácticamente toda su carrera científica se desarrollo dentro de convincentes evidencias de la evolución, por lo que no fue sorpresa que cuando escribió para informar sobre sus resultados, lo hizo con mucha convicción y autoridad. Entre los trabajos de evolución más importantes está su popular “guía” sobre la evolución del caballo 2, y sus admirables artículos en la Sociedad Zoológica de Londres (1928), trabajos como la evolución de la familia del caballo y el perro, el sumario sobre la evolución de los mamíferos del Eoceno, y especialmente su libro de mano "*Outline and General Principles of the History of Life*"(1928).

En 1927 Matthew aceptó un llamado para la Universidad de California en el departamento de geología, siendo profesor de paleontología y director del museo de paleontología. Tuvo mucho éxito de convocatoria pues atrajo a un gran número de estudiantes interesados en sus lecturas a pesar de la dificultad

de sus cursos; también estimulo nuevas exploraciones y búsquedas; atrayendo a jóvenes promesas en el campo de la Paleontología, en los meses de verano el volvía a sus viejas colecciones en el AMNH para continuar y completar su monografía acerca de los mamíferos del Paleoceno. Sin embargo en medio de este éxito fue interrumpido por la primer indicación seria de una enfermedad a la cual sucumbió después de una ardua pelea contra ella, en 1930. (Gregory, 1930, págs. 642-645).

Cronología de sus trabajos y logros:

- 1894: Estudia la paleontología de vertebrados bajo la tutela Henry Fairfield Osborn.
- 1895: Obtiene el Doctorado en la universidad de Columbia.
- 1895-1898: Trabaja como asistente de Osborn en el departamento de paleontología en el Museo de Historia Natural, N.Y.
- 1898-1902: se convierte en asistente de curador de la paleontología en vertebrados.
- 1899 publica el artículo: *Is the White River Tertiary an Aeolian Formation?* En la revista: *The American Naturalist*
- 1902-1910: Se une como asociado de curador en el mismo departamento.
- 1911-1925: Oficialmente se vuelve un curador en paleontología.
- 1915: Publica la primera edición de "*Climate and Evolution*" en la revista: *Annals of the New York Academy of Sciences*
- 1922-1927: Jefe de curador en el Museo de Historia Natural
- 1924: Forma parte de la expedición a Texas al lado de George Gaylord Simpson
- 1926: Publica "*The Evolution of the Horse*" en la revista *Quarterly Review of Biology*.
- 1927: Se convierte en miembro de la Real Sociedad de Londres.
- 1927: Publica "*The Evolution of the Mammals in the Eocene*" en: *Proceedings of the Zoological Society of London*.
- 1927-1930: Se une como profesor de paleontología a la Universidad de California.
- 1928: Publica *Outline and General Principles of the History of Life*.
- 1930: Muere en Berkeley, California, el 24 de Septiembre.

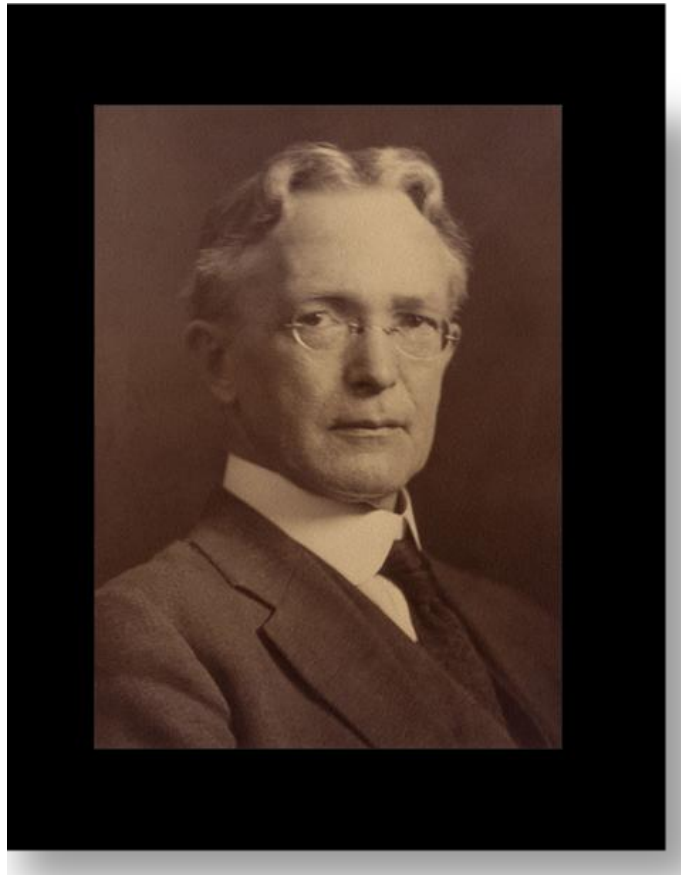


Figura 5. Dr. William Diller Matthew (1871-1930)