



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

**La regionalización biogeográfica en el siglo XIX y la  
complejidad de la biota en México: los orígenes de la idea  
de zona de transición**

## **T E S I S**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**FABIOLA JUÁREZ BARRERA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**CIUDAD DE MÉXICO, NOVIEMBRE, 2020**



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  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

**La regionalización biogeográfica en el siglo XIX y la  
complejidad de la biota en México: los orígenes de la  
idea de zona de transición**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**FABIOLA JUÁREZ BARRERA**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

**DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

COMITÉ TUTOR:

**DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

CIUDAD DE MÉXICO

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
OFICIO CPCB/719/2020  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **31 de agosto de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **JUÁREZ BARRERA FABIOLA** con número de cuenta **406016720** con la tesis titulada **“La regionalización biogeográfica en el siglo XIX y la complejidad de la biota en México: los orígenes de la idea de zona de transición”**, realizada bajo la dirección del **DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. HILDA FLORES OLVERA  
Vocal: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ  
Secretario: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Suplente: DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN  
Suplente: DR. RICARDO NOGUERA SOLANO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 30 de octubre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



# AGRADECIMIENTOS

## INSTITUCIONALES

---

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por proporcionar los medios, instalaciones y cuerpo docente que contribuyen a la formación de investigadores en el país. Así como por apoyar el desarrollo de mis estudios mediante el Programa de Apoyo al Desarrollo de Estudios de Posgrado (PAEP), por el patrocinio brindado que me otorgaron para poder enriquecer mi proyecto en el simposio sobre Humboldt.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el apoyo económico brindado a lo largo de esta investigación, a través de la beca de estudios de doctorado (479864/280456).

A la Dirección General de Asuntos Académicos de la UNAM (DGAPA) por el apoyo obtenido mediante los proyectos PAPIME PE 209216 y PE 216319.

Al proyecto PAPIIT IN 405118, por el apoyo brindado para realizar una estancia en el Smithsonian y en el Museo Americano de Nueva York.

A mi comité tutor: Dr. David Nahum Espinosa Organista (tutor principal), Dr. Juan José Morrone Lupi y Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría, cuya guía y enseñanza fueron imprescindibles para la realización de este proyecto.

# AGRADECIMIENTOS

## PERSONALES

---

Al jurado de la candidatura: Dra. Ana Barahona Echeverría, Dra. Isolda Luna Vega, Dra. Hilda Flores Olvera, Dr. Alfredo Bueno Hernández y Dr. Rafael Lira Saade, gracias por las correcciones y recomendaciones, fueron de gran ayuda para este proyecto.

A mi jurado: Dra. Hilda Flores Olvera, Dr. Juan José Morrone, Dr. Alfredo Bueno Hernández, Dra. María Patricia Velasco de León, Dr. Ricardo Noguera Solano y Dra. Ana Barahona Echeverría, en verdad gracias por sus recomendaciones y su apoyo en este proyecto.

A mis padres, Rafael y Margarita, gracias por el apoyo en todo momento y por compartir cada momento de mi vida, los amo

A mis hermanos May, Aldo y Octavio por estar conmigo y por los momentos de apoyo en este proceso.

A Liz por financiar el diseño de esta tesis y por ser una gran amiga, por los momentos vividos junta a May gracias por volver mis días mas felices.

A Alfredo Bueno, por todo el apoyo que me has dado, sin ti esto no hubiera sido posible. Te quiero mucho y gracias por estar conmigo en todo momento.

A David que siempre me ha impulsado y motivado en lograr las cosas, gracias por todo el apoyo incondicional. Te quiero mucho.

A mis amigos del Museo Lupita, Carlos, Feria, Isaías, Genaro y Mario gracias manitos por hacer mis estancias más amenas y sobre todo por siempre estar al pendiente de mí.

A mis amigos de la escuela Rosas, José Luis y mi amiga May, manitos los quiero mucho y gracias por todo su apoyo.

A Luquitas, donde quiera que se encuentre.

A mis amigas de la secundaria, Arely, Diana y Monse gracias por estar conmigo en todo momento.

# ÍNDICE

---

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
Historiographic Approaches On Biogeography: A Review.....	9
Fuentes Históricas Primarias Sobre El Estudio De Patrones Biogeográficos De La Biota Mexicana.....	46
Recognizing Spatial Patterns Of Biodiversity During The Nineteenth Century: The Roots Of Contemporary Biogeography Artículo de Requisito.....	85
Unravelling The Complexity Of Mexican Biogeographical Patterns By Naturalists In The 19th century: From Alexander von Humboldt (1769-1859) to Francis Sumichrast (1829-1882).....	93
La Complejidad Biótica De La Zona De Transición Mexicana Y La Evolución Del Pensamiento Biogeográfico De Gonzalo Halffter.....	105
CONCLUSIONES .....	140



# RESUMEN

---

A lo largo del tiempo, el estudio de la distribución geográfica de los organismos ha dado lugar a cuatro tradiciones en el reconocimiento, descripción y análisis de los patrones geográficos de la biodiversidad: (1) La búsqueda de patrones de riqueza organísmica y la identificación de sus tendencias espaciales de cambio; (2) Patrones espaciales de organismos agrupados según sus adaptaciones; (3) La variación geográfica de los atributos de los seres vivos entre poblaciones de la misma especie (reglas ecogeográficas); finalmente, (4) Patrones de homología biogeográfica. El principal objetivo de este trabajo es reconocer las ideas de los naturalistas que han estudiado la complejidad de la biota mexicana, desde el siglo XIX hasta la actualidad. Analicé el impacto de las ideas de Humboldt, Agustín y Alfonso De Candolle, Darwin y Wallace sobre la biota mexicana, durante el siglo XIX, particularmente en sus ideas biogeográficas: 1) las teorías propuestas para explicar la distribución de la flora y fauna mexicana y (2) sus bases teóricas y metodológicas.

Aquí se recopilan cinco trabajos: en el capítulo I, se revisan los diferentes estudios historiográficos sobre esta disciplina. Se analizan los planteamientos de Alphonse de Candolle, Martin Fichman, Gareth Nelson, Alan Richardson, Michael Paul Kinch, Janet Browne, Peter Bowler, James Larson y Malte Ebach. En el capítulo 2, examino las ideas pioneras sobre biogeografía de la biota mexicana, así como las principales explicaciones sobre la complejidad de la biota mexicana abordadas por los naturalistas del siglo XVIII. En el Capítulo 3, se analizan las obras de Alexander von Humboldt, Augustin de Candolle y Alphonse de Candolle para revisar los conceptos aportados por ellos sobre los principales patrones espaciales de la biodiversidad. También discuto cómo estos sirvieron para construir el marco conceptual de la biogeografía contemporánea. En el capítulo 4, analizo a los naturalistas del siglo XIX, quienes intentaron discernir algún orden dentro de la complejidad de la biota mexicana. En el Capítulo 5, concluyo que esta compleja diversidad biológica de México ahora se describe como el resultado de la convergencia de diferentes biotas, en particular, de la zona de transición mexicana analizada bajo las ideas de Gonzalo Halffter. La conclusión general es que la biota mexicana siempre ha representado un desafío de gran interés desde el siglo XIX y que la revisión de ideas al respecto ha ayudado a visualizar problemas actuales, sobre la naturaleza histórica de la Zona de Transición Mexicana.

# ABSTRACT

---

Through time, the study of the geographic distribution of organisms has given rise to four traditions in the recognition, description, and analysis of the geographic patterns of biodiversity: (1) The search for patterns of organismic richness and the identification of their spatial trends of change; (2) Spatial patterns of organisms grouped according to their adaptations; (3) The geographical variation of attributes of living beings between populations of the same species (ecogeographic rules); finally, (4) Biogeographic homology patterns. The main objective of this work is to recognize the ideas of naturalists that have studied the complexity of the Mexican biota, from the 19th century to the present day. I analyzed the impact of ideas from Humboldt, Agustín and Alfonso De Candolle, Darwin and Wallace on Mexican biota, during the 19th century, particularly on their biogeographical ideas: 1) the theories proposed to explain the distribution of the Mexican flora and fauna and (2) their theoretical and methodological bases.

Here six works are compiled: in chapter 1, I reviewed the different historiographic studies on this discipline are analyzed. The approaches of Alphonse de Candolle, Martin Fichman, Gareth Nelson, Alan Richardson, Michael Paul Kinch, Janet Browne, Peter Bowler, James Larson, and Malte Ebach are analyzed. In chapter 2, I examine the pioneering ideas on Biogeography of the Mexican biota, as well as the main explanations about the complexity of the Mexican biota addressed by naturalists of the 18th century. In Chapter 3, browse works of Alexander von Humboldt, Augustin de Candolle, and Alphonse de Candolle are analyzed to review the concepts contributed by them on the main spatial patterns of biodiversity. I also discuss how these served to build the conceptual framework of contemporary biogeography. In Chapter 4, I analyze the naturalists of the 19th century, who tried to discern some order within the complexity of the Mexican biota. In Chapter 5, I conclude that this complex biological diversity of Mexico is now described as the result of the convergence of different biota, in particular, of the Mexican Transition zone analyzed under the ideas of Gonzalo Halffter. The general conclusion is that the Mexican biota has always represented a challenge of great interest since the 19th century and that the revision of ideas about it has helped to visualize current problems, about the historical nature of the Mexican Transition Zone.

# INTRODUCCIÓN

---

La biogeografía es el estudio de la dimensión espacial de la biodiversidad (Zunino y Zullini, 1995). Esta disciplina es relativamente reciente, apenas en el siglo XX desarrolló sus propios métodos, problemas y explicaciones para convertirse en un campo de conocimiento autónomo. Sin embargo, el estudio de la distribución geográfica de los organismos es mucho más antiguo. Al menos desde el siglo XVIII, se había generalizado que en áreas diferentes habitaban organismos diferentes, sin importar las condiciones físicas en las que ellos viviesen (Nelson y Platnick, 1981; Browne, 1983).

Hacia el final del Siglo de Las Luces (siglo XVIII) ocurrió una lenta transición desde una filosofía natural estrictamente tomista, en la cual se buscó dar cuenta del orden del mundo natural con base en mitos bíblicos, hasta el desarrollo de explicaciones secularizadas. Dentro de la primera hubo naturalistas célebres, como el propio Linneo, quien basó sus explicaciones acerca de la distribución de plantas y animales en el libro del Génesis, mientras que otros intentaron explicar los mismos patrones geográficos recurriendo a causas naturales y excluyendo intervenciones metafísicas. Alexander von Humboldt, Agustín y Alfonso De Candolle pueden considerarse como los tres casos paradigmáticos de un naturalismo que intentó explicar la distribución de la flora como el producto de la interacción de los organismos con las condiciones físicas de su entorno, e inclusive, sobre causas históricas (geológicas).

El interés que ha habido a lo largo de varios siglos por el estudio de la distribución geográfica de los organismos ha dado lugar a cuatro tradiciones en el estudio de los patrones geográficos de la biodiversidad: (1) La búsqueda de patrones de riqueza orgánica integrados en taxocenosis y el reconocimiento de sus tendencias espaciales de cambio. (2) La búsqueda de patrones que resultan de agrupar a los organismos según sus respuestas análogas para vivir en un ambiente particular, conformando patrones de zonas de vida. (3) El reconocimiento de variación geográfica de atributos particulares de los organismos entre poblaciones de una misma especie de amplia variación latitudinal mediante reglas ecogeográficas, enfoque que puede considerarse como una biogeografía de las adaptaciones. Estas reglas fueron descubiertas y formuladas desde antes de la aceptación de la teoría de la evolución. (4) El estudio de patrones de distribución congruente de taxones diferentes,

conocidos como patrones de homología biogeográfica. Éstos consisten en la distribución geográfica coincidente de dos o más taxones, que constituyen ya sea áreas de endemismo o bien distribuciones disyuntas congruentes.

Ya desde principios del siglo XIX, antes de que surgiera la teoría darwinista, se había acumulado una cantidad de información sin precedente sobre la distribución espacial de diversos grupos vegetales y animales. Por otra parte, el estudio de los estratos geológicos había revelado que también habían ocurrido cambios en la distribución temporal de los organismos. Sin embargo, el enfoque de tales investigaciones era básicamente descriptivo y prácticamente no se habían desarrollado trabajos teóricos para explicar la distribución espacio-temporal de los taxones (Kinch, 1980). Fue hasta entonces que se hicieron claras las preguntas centrales para los naturalistas europeos interesados en el estudio de la biogeografía, primero, conocer exhaustivamente los patrones de la distribución espacio-temporal de los organismos y después investigar sus causas (Kitcher, 2001). Fue en ese siglo, cuando los naturalistas se interesaron por explicar la naturaleza de los patrones espaciales de la biota mexicana. Su complejidad, dada tanto por su notable diversidad, como por sus numerosas formas endémicas y por sus complejos patrones de distribución, plantearon problemas a los que se abocaron una serie de personajes relevantes en el campo de la historia natural.

Hacia la mitad del siglo XIX, en la geografía botánica, por ejemplo, ya se habían sintetizado los principales patrones biogeográficos y se habían establecido una serie de líneas de investigación (Blanco y Fernández, 1845):

1. La distribución de las especies no es azarosa. Es frecuente observar dos o más taxones con la misma distribución. A partir de este hecho empírico surgió el interés por reconocer "regiones botánicas" a partir de sus especies "endémicas" o "aborígenes" (De Candolle, 1820).
2. El número de especies aumenta hacia el ecuador (Forster, 1778). Esto no es válido en todos los taxones, p. ej., el número de 'acotiledóneas' aumenta hacia los polos, mientras las monocotiledóneas no muestran un patrón claro (De Candolle, 1855).
3. El número global de taxones supra-específicos (p. ej. géneros o familias) es mayor en el norte que en el sur en cualquier continente.
4. Hay una sucesión latitudinal de formas de vida vegetal que es análoga a la sucesión altitudinal. Este fue el criterio usado para identificar zonas de vida ('regiones botánicas' sensu Humboldt, 1820).
5. En general, las áreas de distribución son más amplias en tierras templadas y frías que en las tropicales. Este hecho, combinado con la distribución endémica

congruente, resultó en un mayor número de áreas de endemismo en la zona intertropical (De Candolle, 1855).

En la segunda mitad del siglo XIX, el cambio de paradigma hacia la transmutación de las especies por selección natural (Darwin, 1859) estableció un nuevo marco conceptual para explicar el orden del mundo orgánico, incluidos sus patrones espaciales. En cuanto al origen de la diversidad orgánica, los adeptos al nuevo paradigma fueron más o menos ortodoxos en cuanto al papel de la selección natural como motor de la evolución. Pero en el estudio del origen de sus patrones geográficos, las interpretaciones oscilaron entre origen único vs origen múltiple, permanentismo geográfico vs extensionismo, invocando incluso puentes míticos como la Atlántida (Fournier, 1877; Sumichrast, 1880) o las reglas de degeneración de los tipos del centro a la periferia desde un centro de origen (Allen, 1878; Herrera, 1891). A su vez, la búsqueda de endemismos, como recurso para descubrir un orden natural en la distribución geográfica de las especies, fue reemplazada por la búsqueda de taxones de amplia distribución, los cuales sustentaban sus rutas de dispersión y la localización de sus centros de origen (Fournier, 1877; Sumichrast, 1880). Desde estos primeros análisis, se concibió a la biota mexicana como el resultado de una compleja superposición de faunas de diferentes orígenes (Dugès, 1891).

Si bien se han realizado valiosos estudios sobre la recepción del darwinismo en México (Genovés, 1959; Maldonado-Koerdell, 1959; Moreno de los Arcos, 1984; Ruiz, 1987; Glick et al., 1999; Puig-Samper, Ruiz y Galera, 2002; Barahona, 2009), no se conoce bien cómo se dio el complejo proceso de difusión, recepción y asimilación de diferentes ideas y conceptos biogeográficos en México durante el siglo XIX, proceso en el que participaron tanto naturalistas mexicanos como extranjeros.

En este trabajo de tesis se analiza el impacto que tuvieron las ideas de Humboldt, Agustín y Alfonso De Candolle, Darwin y Wallace sobre los estudiosos de la biota mexicana durante el siglo XIX, particularmente, sobre sus ideas biogeográficas, en dos vertientes: 1) las teorías propuestas para explicar la distribución de la flora y fauna mexicana y (2) las bases teóricas y metodológicas sobre las que se sustentaron.

El estudio de este tema dentro de la historia de la biología mexicana reviste no solo un interés histórico por sí mismo, sino que contribuye a comprender de una manera más amplia e informada cómo se han llegado a desarrollar las explicaciones actuales sobre la biota mexicana. Las reconstrucciones históricas proporcionan contexto para juzgar las diferentes hipótesis que se manejan actualmente para explicar los patrones biogeográficos de la biota de México, por ello resulta importante conocer los

estudios pioneros que sentaron las bases sobre las que se sustentan las distintas hipótesis que se discuten actualmente sobre el origen y la evolución de la biota que cubre el territorio mexicano. La complejidad de la biota mexicana fue reconocida desde los estudios pioneros de Humboldt y De Candolle. La pregunta central de esta investigación es cómo fue que los estudiosos de la biodiversidad de México del siglo XIX, (p. ej. Fournier, Martins, Galeotti, Grisebach, Sumichrast, Hemsley, Dugés, Alfonso L. Herrera, José Ramírez) adoptaron y adaptaron las ideas de los grandes teóricos y padres de la biogeografía moderna, antes citados, para explicar dicha complejidad biológica. Éstos últimos y otros naturalistas anteriores plantearon la idea de hacer un inventario biológico nacional, como una tarea fundamental de política pública de dimensión nacional.

La estructura de esta tesis resulta de la recopilación de cinco contribuciones. En la primera se analizan los enfoques sobre los que se ha abordado el estudio histórico del desarrollo de la Biogeografía (Juárez-Barrera et al., enviado). El segundo capítulo es una revisión introductoria a las fuentes históricas primarias para estudiar las ideas sobre la biogeografía de la Zona de Transición Mexicana (Juárez-Barrera et al., en prensa<sup>1</sup>). El tercer capítulo aborda la definición de los diferentes patrones espaciales de la biodiversidad, a partir del trabajo de los más eminentes naturalistas del siglo XIX (Juárez-Barrera et al., 2018). El cuarto capítulo trata del trabajo que realizaron diferentes pensadores para explicar los patrones geográficos de la flora y fauna mexicana, durante el siglo XIX (Juárez-Barrera et al., 2020a). El quinto capítulo es una revisión de las explicaciones acerca de la elevada biodiversidad mexicana, en particular, de la zona de Transición Mexicana analizada bajo las ideas de Gonzalo Halffter (Juárez-Barrera et al., 2020b en prensa). Al final se presenta un breve epílogo que sintetiza el trabajo de las cinco contribuciones.

#### LITERATURA CITADA

ALLEN, J. A. 1878. The geographical Distribution of The Mammalia, considered in relation to the Principal Ontological Regions of the Earth, and the Laws that Govern the Distribution of Animal Life. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories*. Vol. III.

BARAHONA, A. 2009. *La introducción del darwinismo en México*. Teorema XXVIII: 201-214.

BLANCO Y FERNÁNDEZ, A. 1845. *Botánica*, vol. 2. Boix, Madrid.

BROWNE, J. 1983. *The secular ark: studies in the history of biogeography*. Yale University Press. New Heaven & London. 237 p.

DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by -means of Natural Selection*. John Murray. Londres. 440 pp.

- DE CANDOLLE, A. P. 1855. *Géographie botanique raisonnée, ou exposition des faits principaux et des lois concertant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Masson, París.
- DE CANDOLLE, A.P. 1820. Essai élémentaire de Géographie Botanique. Extrait du 18.e volumen du *Dictionnaire des sciences naturelles*. 64 p.
- DUGÈS. A. 1891. Erpetología del Valle de México, *La Naturaleza*. I. 97-135.
- FORSTER, J. R. 1778. *Observations made during a voyage round the world, or physical geography, natural history and ethic philosophy*. G. Robinson, Londres.
- FOURNIER, E. 1877. Sobre la distribución geográfica de los helechos. *La Naturaleza* 4(1): 82-82.
- GENOVÉS, S. 1959. Darwin y la antropología. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* XX, 1(4): 31-41.
- GLICK, T. F.; R. RUIZ Y M. A. PUIG-SAMPER (EDS). 1999. *El darwinismo en España e Iberoamérica*. Ediciones Doce Calles. Madrid.
- HERRERA, A. L. 1891. El Valle de México considerado como provincia zoológica. *La Naturaleza* I. 442-483.
- HUMBOLDT, VON A. 1820. *Ensayo sobre la geografía de las plantas*. (Versión española, 1997), Siglo XXI Editores, México.
- JUÁREZ-BARRERA, F, A BUENO-HERNÁNDEZ, J J MORRONE, A BARAHONA-ECHEVERRÍA & D ESPINOSA©. 2018. Recognizing spatial patterns of biodiversity during the nineteenth century: the roots of contemporary biogeography. *Journal of Biogeography* 45: 995–1002. DOI: 10.1111/jbi.13218
- JUÁREZ-BARRERA F., LUNA-VEGA I., MORRONE J. J., BUENO-HERNÁNDEZ A & ESPINOSA D. 2020a. Unravelling the complexity of Mexican biogeographical patterns by naturalists in the 19th century: From Alexander von Humboldt (1769-1859) to Francis Sumichrast (1829-1882). *Phytotaxa*, 456 (3): 245-255. DOI: 10.11646/phytotaxa.00.0.0
- JUÁREZ-BARRERA F., ESPINOSA D., MORRONE JJ., TANIA ESCALANTE T. & ALFREDO BUENO-HERNÁNDEZ A. 2020b. La complejidad biótica de la Zona de Transición Mexicana y la evolución del pensamiento biogeográfico de Gonzalo Halffter. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (en prensa)
- JUÁREZ-BARRERA, F, BUENO-HERNÁNDEZ, A, ESPINOSA, D & PÉREZ-MALVÁEZ, C. 2020c. (En prensa) Fuentes Históricas Primarias sobre el Estudio de Patrones Biogeográficos de la Biota Mexicana en el Siglo XIX. En: *Estudios biogeográficos sobre México, en el siglo XIX* (Antología). Universidad Nacional Autónoma de México, México. ISBN en trámite.
- JUÁREZ-BARRERA, F, BARAHONA, A, BUENO-HERNÁNDEZ, AA & ESPINOSA, D. 2020 (ENVIADO). Historiographic approaches on Biogeography: a review. *Journal of History of Biology*.

- KINCH, M. P. 1980. Geographical distribution and the origin of life: The development of early Nineteenth-Century British explanation. *Journal History of Biology*. 13(1): 91-119.
- KITCHER, P. 2001. *El avance de la ciencia*. Instituto de Investigación Filosóficas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 578 pp.
- MALDONADO-KOERDELL, M. 1959. Linnaeus, Darwin y Wallace en la bibliografía de ciencias naturales. I. Primeras referencias a sus ideas en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XX*, 1(4): 63-78.
- MORENO DE LOS ARCOS, R. 1984. *La polémica del darwinismo en México: Siglo XIX*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- NELSON, G Y N. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Colombia University Press. New York. 567 pp.
- PUIG- SAMPER, M.A, R. RUIZ Y A. GALERA (EDS). 2002. *Evolucionismo y cultura. Darwinismo en Europa e Iberoamérica.*: Junta de Extremadura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ediciones Doce Calles, Madrid.
- RUIZ, R. 1987. *Positivismo y Evolución: Introducción del Darwinismo en México*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- SCLATER, P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology* 2: 130-145.
- SUMICHRAS, F. 1880. Contribución á la Historia Natural de México I. Notas acerca de una colección de reptiles y batracios de la parte occidental del Istmo de Tehuantepec. *La Naturaleza V*: 268-293.
- ZUNINO, M. Y A. ZULLINI. 1995. *Biogeografía. La dimensione spaziale delle'evolucione*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano, 310 pp.



# Journal of the History of Biology

## Historiographic approaches on Biogeography: a review

--Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>	HIST-D-20-00026	
<b>Full Title:</b>	Historiographic approaches on Biogeography: a review	
<b>Article Type:</b>	Historiographic Essay	
<b>Keywords:</b>	Historiography; Biogeography; Biogeographical ideas; extensionism; permanentism	
<b>Corresponding Author:</b>	David Espinosa, Dr Universidad Nacional Autonoma de Mexico Facultad de Estudios Superiores Zaragoza Mexico, Ciudad de México MEXICO	
<b>Corresponding Author Secondary Information:</b>		
<b>Corresponding Author's Institution:</b>	Universidad Nacional Autonoma de Mexico Facultad de Estudios Superiores Zaragoza	
<b>Corresponding Author's Secondary Institution:</b>		
<b>First Author:</b>	Fabiola Juárez-Barrera, Master in Science	
<b>First Author Secondary Information:</b>		
<b>Order of Authors:</b>	Fabiola Juárez-Barrera, Master in Science	
	Ana Barahona-Echeverría, Ph. D.	
	Alfredo Bueno-Hernández, Doctor en Ciencias	
	David Espinosa, Dr	
<b>Order of Authors Secondary Information:</b>		
<b>Funding Information:</b>	DGAPA-UNAM (IN405118)	Dr. Alfredo Bueno-Hernández
	DGAPA-UNAM (PE209216)	Dr. David Espinosa
<b>Abstract:</b>	<p>We performed a review of historiographical studies on Biogeography. It begins with the pioneering work of Alphonse de Candolle's work. Later, we analyze the histories of the Biogeography developed by (1) Martin Fichman and his history on the extensionism-permanentism debate; (2) Gareth Nelson and his critics against the Neo-Darwinian historiography of Biogeography as well as his biased "vicariancist" history; (3) Alan Richardson, who wrote a microhistory on the biogeographic model constructed by Darwin; (4) the internalist narrative performed by Michael Paul Kinch and the ideas discussed in the 19th century about the geographical distribution of living beings; (5) Janet Browne, who criticizes the biased history of neo-Darwinian biogeographers and reclaims the importance of pre-Darwinian naturalists; (6) Peter Bowler, which focuses mainly on the influence of Paleontology on the development of Darwinian theory; (7) James Larson, with his claim that the study of the geographical distribution of organisms in the 18th century was merely subsidiary to the main interest, which was focused on the development of Linnaeus' essentialist taxonomy; (8) finally, these works are compared with the proposals of Malte Ebach, who criticizes biogeography stories focused on the discussion of ideas and develops an alternative story that emphasizes the importance of practices rather than the ideas of naturalists who studied the geographical distribution of organisms. We concluded that there has not been a dominant paradigm in the development of biogeography histories, and that both internalist and externalist approaches are legitimate to contribute to a deeper understanding of the historical development of biogeography.</p>	

## **Historiographic approaches on Biogeography: a review**

F. Juárez-Barrera<sup>1,2</sup>, A. Barahona<sup>3</sup>, A. Bueno-Hernández<sup>2</sup>, D. Espinosa<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Coordinación de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

<sup>2</sup>Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

<sup>3</sup>Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

### Correspondence

David Espinosa, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico. Email: [despinos@unam.mx](mailto:despinos@unam.mx)

Fabiola Juárez-Barrera <http://orcid.org/0000-0001-7190-0952>

Alfredo Bueno-Hernández <http://orcid.org/0000-0003-4663-9937>

Ana Barahona-Echeverría <http://orcid.org/0000-0001-7765-6444>

David Espinosa <http://orcid.org/0000-0002-9938-4686>

## Historiographic approaches on Biogeography: a review

### Abstract

We reviewed historiographical studies on Biogeography. It begins with the pioneering work of Alphonse de Candolle's work. Later, we analyse the histories of the Biogeography developed by (1) Martin Fichman and his history on the extensionism-permanentism debate; (2) Gareth Nelson and his critics against the Neo-Darwinian historiography of Biogeography as well as his biased "vicariancist" history; (3) Alan Richardson, who wrote a microhistory on the biogeographic model constructed by Darwin; (4) the internalist narrative performed by Michael Paul Kinch and the ideas discussed in the 19th century about the geographical distribution of living beings; (5) Janet Browne, who criticises the biased history of neo-Darwinian biogeographers and reclaims the importance of pre-Darwinian naturalists; (6) Peter Bowler, which focuses mainly on the influence of Paleontology on the development of Darwinian theory; (7) James Larson, with his claim that the study of the geographical distribution of organisms in the 18th century was merely subsidiary to the main interest, which was focused on the development of Linnaeus' essentialist taxonomy; (8) finally, these works are compared with the proposals of Malte Ebach, who criticises biogeography stories focused on the discussion of ideas and develops an alternative story that emphasises the importance of practices rather than the ideas of naturalists who studied the geographical distribution of organisms. We concluded that there has not been a dominant paradigm in the development of biogeography histories and

1  
2  
3  
4 that both internalist and externalist approaches are legitimate to contribute to a  
5  
6 deeper understanding of the historical development of biogeography.  
7  
8  
9

## 10 11 12 **Introduction**

13  
14  
15  
16 In a general sense, the history of science can be understood as a narrative that  
17  
18 describes the transformative and evolutionary process of human cognitive action,  
19  
20 which further details the historicity behind experimentation and theories they seek  
21  
22 to understand, apprehend and intervene in, starting with the criteria of scientific  
23  
24 rationality. The history of science has attempted to widen its horizons, and its  
25  
26 interest is no longer only centred on the intellectual history of science. Beyond the  
27  
28 intrinsic interest that historical studies have in scientific rationality, the historical  
29  
30 research of scientific practices and the social construct of knowledge has acquired  
31  
32 significant momentum, including within itself social, cultural and political  
33  
34 components that enable this correlation. This framework has resulted in the study  
35  
36 of science history becoming more diverse and specialised. With a more  
37  
38 historiographic approach, Christie (1990) understands it as the study of the  
39  
40 different ways in which the past of science has been written. However, in the past  
41  
42 decades, these definitions have been left behind. Science history has been written  
43  
44 in several different ways. In this sense, historiography is understood as the  
45  
46 ensemble of histories that have been made regarding a given discipline.  
47  
48  
49

50  
51  
52 In the particular case of biogeography, several historiographic narratives have  
53  
54  
55 been assembled. This work analyses the central histories of biogeography,  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 developed by both science historians and biogeographers. In this work, we  
5  
6 analysed the prominent 19th-century histories of biogeography, especially Ebach's  
7  
8 line of work (Ebach 2015), comparing their criticism of biogeography histories with  
9  
10 the one displayed here. In particular, the authors corresponding to the histories that  
11  
12 will be analysed include Fichman (1977), Nelson (1978), Kinch (1980), Richardson  
13  
14 (1981), Browne (1983), Larson (1986), Bowler (1996), which will be compared with  
15  
16 the analysis of Ebach (2015).  
17  
18  
19  
20  
21

## 22 **The beginnings of Biogeographical studies**

23  
24  
25 Historical revisions have been more relevant in periods when science was breaking  
26  
27 the established standards. History provides a frame of reference to situate new  
28  
29 ideas and scientific practices within a theoretical context and in a social  
30  
31 environment. Augustin de Candolle's (1778-1841) *Essai* is frequently considered  
32  
33 the starting point of modern biogeography, at least in the sense of being a critical  
34  
35 revision of the ways to recognise the spatial patterns of life from a merely secular  
36  
37 perspective. In the said Essay, de Candolle takes the birth of Linnaean taxonomy  
38  
39 as his starting point, as an axis to standardise the knowledge of flora over the  
40  
41 globe.  
42  
43  
44  
45  
46

47  
48 De Candolle borrows Linnaeus' concepts of station and habitation as fundamental  
49  
50 elements to analyse the geographic patterns of plants. Only by obtaining in-depth  
51  
52 information on the physical conditions (station) and on the geographical location  
53  
54 where the plants are recollected (habitation), it is possible to recognise the different  
55  
56 patterns of the geography of plants clearly. He later makes reference to the most  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 critical inputs of the primary authors who, up to that point, had contributed to the  
5  
6 knowledge of worldwide flora.  
7  
8

9  
10 De Candolle highlights, in particular, the contributions of the German naturalist  
11  
12 Alexander von Humboldt (1769-1859) on the methodological aspect while also  
13  
14 putting the new emerging hypotheses about the nexus between the characteristic  
15  
16 floras of different botanic regions with fossil floras into perspective:  
17  
18

19  
20 "Could it be said, according to other naturalists, that the primitive soils must have  
21  
22 been the first to be covered with vegetation, having had to precede animal  
23  
24 development and, thus, the formation of secondary soils?  
25  
26

27  
28 In this idea, the primitive parts of the world should have been the centres of the  
29  
30 regions. However, asides from the difficulty of recognising the traces of this  
31  
32 dispersion, it is highly doubtful that the plant species that we know today are the  
33  
34 same that must have existed before the secondary ones, and from which we find a  
35  
36 trail of scraps in these lands.  
37  
38

39  
40 This intriguing study, launched not long ago, with some degree of precision at least,  
41  
42 by Mr Stenberg, and which Mr Adolphe Brongniart, as young as the former, seems  
43  
44 to be destined to perfect; this study. I say, seems to indicate that our plant species  
45  
46 are different from the antediluvian ones, and thus, new vegetation has developed  
47  
48 from the formation of these secondary grounds.  
49  
50

51  
52 What would happen if we went from these purely geological considerations to those  
53  
54 that depend on the bases, and even, to the metaphysics of natural history? All the  
55  
56 theory of botanical geography is based on the idea of one single origin of the  
57  
58 organised beings and the permanence of species. I will not engage in a discussion  
59  
60 on both of these issues here, both possibly unsolvable; but I cannot leave without  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 pointing out their connection with the study of plants distribution" [de Candolle  
5  
6 1820: 58-59].  
7  
8

9 Alphonse de Candolle (1806-1893), son of Augustin de Candolle, one of the active  
10 pioneers of the 19th-century biogeography, was perhaps the one who performed  
11 the best revision of the geographical distribution of plants, with a surprisingly  
12 externalist approach that was ahead of its time. In three of his core works,  
13  
14 Alphonse de Candolle makes historical interpretations about the geography of  
15 plants, about Darwin's theory, and the development of scientific societies in the late  
16 19th century (de Candolle, 1855). De Candolle finds in the works of his father De  
17 Candolle (1820), of Humboldt (1805), and Schouw (1824), the most relevant  
18 foundations of the modern geography of plants. He finds in Linnaeus work the first  
19 formal references regarding the origin of plant distribution, and he arranges the  
20 hypotheses about the nature of the regions and its shared genres as evidence of  
21 the historical connection between them. He revisits the debates between one  
22 single origin of flora (i.e. Linnaeus 1744) against the multiple origins of different  
23 floras over the central mountain ranges of the world (i.e. Willdenow and Gmelin, in  
24 Browne, 1983). Furthermore, he makes a distinction between supernatural  
25 hypotheses (based on *Genesis*) and natural ones (based on the evidence and the  
26 physical conditions, both past and present).  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50

51 One of the most interesting points in his work is the criticism of the attempts to  
52 perform a historical reconstruction of evolutionary ideas centred almost exclusively  
53 on Darwin (1859) without recognising other earlier authors. Besides, he defended  
54 Antoine Nicolas Duchesne (1747-1827), whose contribution exceeds the merely  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 idealistic morphology of Goethe (1749-1832) and wraps itself into a genealogical  
5  
6 conception of species relations:  
7  
8

9  
10 "Several scholars, such as Buchner, Haeckel, Seidlitz, have talked about the  
11  
12 precursors of Charles Darwin regarding transformation theory, but none of  
13  
14 them mentioned Duchesne. There are several other omissions within the  
15  
16 thirty-six names listed in page 57 of Seidlitz, *Die Darwinische Theorie*, 1875,  
17  
18 especially regarding metamorphosis in plants. The first author he points out  
19  
20 is Goethe, in 1790, whereas Duchesne precedes him by twenty-six years.  
21  
22  
23  
24 Goethe, as Geoffroy Saint-Hilaire and de Candolle would later do, talked  
25  
26 about metamorphosis or different states surrounding certain types of  
27  
28 mediums; Duchesne addressed the true successive ancestries between  
29  
30 generations" (de Candolle 1882: 36).  
31  
32  
33

34  
35 Afterwards, de Candolle (1873) analysed the development of science during the  
36  
37 18th and 19th centuries. The plural approach with which he addresses the subject  
38  
39 stands out for its originality, as it incorporates within this analysis an array of  
40  
41 aspects such as cultural and family heritage, education systems and public policies  
42  
43 supporting the scientific community, among others. His sharp judgement even  
44  
45 allowed him to foresee the predominance of the English language as the primary  
46  
47 means of scientific communication, after realising that the Royal Society displayed  
48  
49 an openness that marked a strong contrast with the rigid standards of its peers in  
50  
51 Berlin and Paris. In short, Alphonse de Candolle developed a historical  
52  
53 reconstruction of biogeography with an externalist approach. There, he assigned a  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65



1  
2  
3  
4 fundamental role to the academic community in the reception and approval of new  
5  
6 models, so long as these were conceived with facts and more meticulous methods.  
7  
8

9  
10 "There are times when the old ideas start to become worn out, or when  
11  
12 specific methods are no longer sufficient when scientists are working a  
13  
14 particular field start feeling uneasy and long for something new...  
15

16  
17 I refer to the memories of those who worked and brought new ideas forward  
18  
19 back in 1859, the same year the work *On the Origin of Species* was  
20  
21 published. The science department was at risk. New facts were bringing it  
22  
23 down from several angles. Therefore, the species descriptors were no  
24  
25 longer sure what to think of the species, which seemed to be meant to be  
26  
27 considered as defined, almost unchanging, groups for a long time, produced  
28  
29 thousands of years ago, for reasons mankind would not be able to  
30  
31 comprehend. According to several distinguished scientists, natural history  
32  
33 has the sole objective of studying these groups, their organs as we see  
34  
35 them, their life form and their similarities, defining their heritage from a  
36  
37 superior order. What had preceded them, what could come afterwards was  
38  
39 unavoidably hypothetical; it was not worth considering. The genuine  
40  
41 arguments, I admit, favoured the permanence of the succession of forms"  
42  
43  
44  
45  
46  
47 (de Candolle 1882).  
48  
49  
50  
51

52 The historical analysis of biogeographical ideas is brought back in the 20th century,  
53  
54 particularly during the formation of vicariance biogeography. Ian Ball (1976)  
55  
56 develops a progressive history of biogeography. He makes a distinction between  
57  
58 three different periods: descriptive, narrative, and analytical. The first one is set  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 during the pre-Darwinian period and stands out precisely for its descriptive  
5  
6 character and the absence of explanations regarding the biogeographical patterns.  
7  
8 In the narrative period, starting with Darwin and ending in the mid-20th century,  
9  
10 biogeography can be distinguished by a lack of rigorous methods. It is only  
11  
12 established as a proper science in the last third of this same century, after having  
13  
14 developed its own conceptual and methodological corpus, which Ball (1976) calls  
15  
16 the analytical period.  
17  
18  
19  
20  
21

## 22 **Extensionism versus Permanentism**

23  
24  
25 Martin Fichman's work (1977) is a micro-history on the debate that played out in  
26  
27 the mid-19th century between extensionism and permanentism. In other words,  
28  
29 between those naturalists that appealed to the past existence of ancient earthly  
30  
31 extensions to explain the geographic distribution of organisms (extensionism) and  
32  
33 those who argued that the oceanic and continental configurations had not changed  
34  
35 in a noticeable manner (permanentism). Extensionism as an idea gained further  
36  
37 popularity following the works of Edward Forbes (1846). He proposed the  
38  
39 existence of several ancient connections to explain the biotic similarities between  
40  
41 England and other areas. Fichman (1977) focuses his attention mainly on the ideas  
42  
43 of British naturalist Alfred Russel Wallace (1823-1913) regarding this controversy.  
44  
45  
46  
47  
48  
49

50 After his initial sympathy for the extensionism hypotheses, Wallace ended up  
51  
52 embracing a position favouring the permanentist idea positively and rejecting the  
53  
54 theories related to ancient earthly connections. Fichman (1977) analyses this  
55  
56 precise shift and the transition between these two positions in Wallace's work.  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 In his first works, Wallace laid out the possibility of a variety of earthly connections,  
5  
6 such as between the Aru Islands, New Guinea and Australia, as well as between  
7  
8 Celebes (known today as Sulawesi) and Borneo. He argued that the faunistic  
9  
10 similarities were better explained by the hypothetical presence of said connections  
11  
12 or bridges rather than with a series of accidental dispersions unrelated to each  
13  
14 other. Back then, he thought that the idea of dispersal had been overrated  
15  
16 (Fichman, 1977). Dispersal did not explain the significant difference in animal  
17  
18 species between the western and eastern portions of the southeastern Asian  
19  
20 archipelago, separated by the Lombok strait, of only 15 miles of length. If  
21  
22 dispersion was substantial, the fauna between these two regions should be much  
23  
24 more homogenous.  
25  
26  
27  
28  
29  
30

31  
32 Darwin (1857) was very vocal towards Wallace concerning his rejection of the  
33  
34 extensionist hypotheses. In his paper on the zoogeography of the Malay  
35  
36 Archipelago, Wallace (1860) disclaimed dispersal as a causal factor of distribution  
37  
38 of animals. He accepted the bold conjecture of ancient unions of continents:  
39  
40  
41

42 "Facts such as these can only be explained by a bold acceptance of vast changes in the  
43  
44 surface of the earth. They teach us that this island of Celebes is more ancient than most of  
45  
46 the islands now surrounding it, and obtained some part of its fauna before they came into  
47  
48 existence. They point to the time when a great continent occupied a portion at least of  
49  
50 what is now the Indian Ocean, of which the islands of Mauritius, Bourbon<sup>2</sup>, &c. may be  
51  
52 fragments, while the Chagos Bank and the Keeling Atolls indicate its former extension  
53  
54 eastward to the vicinity of what is now the Malayan Archipelago. The Celebes group  
55  
56 remains the last eastern fragment of this now submerged land, or of some of its adjacent  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 islands, indicating its peculiar origin by its zoological isolation, and by still retaining a  
5  
6 marked affinity with the African fauna." (Wallace 1860: 177-178).  
7

8 <sup>2</sup> Now known as Réunion.  
9

10  
11  
12 He found that Australia and India were markedly contrasting countries. Not even  
13  
14 South America and Africa, separated by the vast Atlantic Ocean, differed as much  
15  
16 as Australian and Indian regions, separated by a much smaller distance. However,  
17  
18 in his main work on biogeography, *The Geographical Distribution of Animals*,  
19  
20 Wallace (1876) no longer mentioned his extensionist related hypotheses. Fichman  
21  
22 (1977) attributes this noticeable shift to Wallace's commitment to the regions  
23  
24 system of Sclater, who divided the world into six zoogeographic regions based on  
25  
26 creationist ideas (Sclater 1858). The proposition of such massive changes in the  
27  
28 Earth's surface came with the implication that these regions were transitory and  
29  
30 temporary, which would mean that the system Sclater proposed was unstable and  
31  
32 artificial. In this regard, Bueno and Llorente (2004) point out that Wallace's change  
33  
34 of stances from extensionism to permanentism occurred abruptly. On June of  
35  
36 1863, he read his work *On the Physical Geography of the Malay Archipelago*  
37  
38 (Wallace, 1863) in the *Royal Geographical Society*. Just two and a half months  
39  
40 later, he also read his dissertation *On the Geographical Distribution of Animal Life*.  
41  
42 This time at the meeting of zoology and botany of *The British Association for the*  
43  
44 *Advancement of Science* and was published next year (Wallace, 1864). While the  
45  
46 former displayed an extensionism approach, the latter presented a firmly  
47  
48 permanentist posture.  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 **Neither Darwin nor Wallace, but Buffon and Augustin Pyrammus de Candolle**  
5  
6 **as forefathers of biogeography**  
7  
8

9  
10 Gareth Nelson (1978) conducted his history of biogeography with the intent of  
11 redeeming pre-Darwinian naturalists as pioneer biogeographers under the  
12 argument that some general principles and concepts mould the identity of this  
13 discipline. He found that such background proceeds mainly from the work of  
14 Augustin P. de Candolle in the second decade of the 19th century. This way, he  
15 also criticises the history brought forward by dispersalist leaning biogeographers,  
16 from Matthew, Darlington and Mayr. He considers it a Whiggish history that  
17 glorifies Darwin and Wallace as the fathers of biogeography. Even back in the  
18 decade of 1830, both James Cowles Prichard (1786-1848) and Charles Lyell  
19 (1797-1875), acknowledged that Augustin de Candolle had proved clearly that the  
20 physical conditions of the environment did not define species distribution. Nelson  
21 tracks the origin of that idea down, which involves the rejection of the old ecologic  
22 determinism of the design doctrine. He discovers that Georges-Louis Leclerc,  
23 Comte de Buffon (1707-1788) was the first to formulate it back in 1761 and that  
24 Augustin de Candolle developed it by making the important conceptual distinction  
25 between the physical causes that affected the spatial distribution of organisms only  
26 on a local level (stations), and the historical causes, responsible for large  
27 distribution patterns (habitations). The environmental conditions were clearly  
28 insufficient to explain organism distribution. In Nelson's reconstruction, Darwin and  
29 Wallace are not presented as the founders of biogeography, like the dispersalist  
30 Biogeography affirmed, but rather Buffon and Augustin de Candolle are granted  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 this role. He admits, however, that this is not an in-depth study, as he did not cover  
5  
6 the period between Buffon and de Candolle (Nelson 1978).  
7  
8

9  
10 Nelson makes a sharp critique of the research program developed under the  
11  
12 dispersalist approach, in which the origin centre and the dispersion routes of each  
13  
14 taxon are searched for. This program leads to eccentric explanations that neglect  
15  
16 the general biogeographical patterns. He discovers that the modern equivalents of  
17  
18 the concepts of station and habitation have become ecological and historical  
19  
20 biogeography, respectively. Nelson acknowledges that from the approach of de  
21  
22 Augustin de Candolle's work, the central subject is the research of nature and the  
23  
24 causes of biogeographic regions. In turn, this approach is a consequence of the  
25  
26 generalisation de Candolle made regarding Buffon's law, according to which there  
27  
28 are different species in different areas, regardless of environmental conditions.  
29  
30

31  
32 Because of that, Nelson maintains that the Law of Buffon serves to initiate the  
33  
34 study of the geographic distribution of organisms and that the research programs  
35  
36 that developed in the second half of the twentieth century (panbiogeography and  
37  
38 vicariance approaches) ultimately stem from the same Law (Nelson 1987).  
39  
40  
41

42  
43 Despite the importance of Nelson's reconstruction, a sense of continuity and  
44  
45 anachronism can be observed, by declaring that the Law of Buffon is currently  
46  
47 equivalent to allopatric speciation. This concept implies a theoretical context that  
48  
49 has nothing to do with the ones of Buffon or de Candolle. Oh his behalf, Ebach  
50  
51 (2015) makes a *tu quoque* response to Nelson's work, pointing out that the  
52  
53 narrative he built is also a Whig ad hoc history for his vicariancist model, according  
54  
55 to which the pioneers of the study of the geographic distribution of organised  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 beings, mainly the Count of Buffon and Augustin de Candolle, led with good reason  
5  
6 to the rise of the vicarianist and panbiogeographical schools, while the dispersal  
7  
8 approach remains a mere moment in time that lost its course amidst the  
9  
10 biogeographical research.  
11  
12  
13

### 14 **Biogeography and Darwinism**

15  
16  
17 The reconstruction Richardson (1981) makes, much like Fichman's, a micro-  
18  
19 history, though Richardson focuses on the biogeographic evidence Darwin used to  
20  
21 support his transmutation theory. With the Collection of Darwin kept at the library of  
22  
23 Cambridge as his base, Richardson restores the formation of the biogeographic  
24  
25 conception of Darwin. The latter keenly studied the geographic distribution of  
26  
27 organisms, motivated by his great interest in researching the creation of races, the  
28  
29 human race in particular. Biogeography provided Darwin with the most reliable  
30  
31 empirical evidence in favour of his theory of descent with modification. Its  
32  
33 importance was not ordinary but critical.  
34  
35  
36  
37  
38  
39

40 Darwin got to the conclusion that adaptation was relative and imperfect from the  
41  
42 facts regarding the geographic distribution of organisms past and present. Based  
43  
44 on the distribution facts he studied, he was able to understand the importance of  
45  
46 migration barriers, the effects of isolation and accelerated diversifications  
47  
48 (Richardson 1981).  
49  
50  
51

52  
53 Darwin rejected some of the most unwavering general beliefs of his time: (1) the  
54  
55 concept of perfect adaptation; (2) the idea of a close relationship between species  
56  
57 and their physical conditions; (3) the belief of multiple origins of the same species  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 or representative species in different periods or locations; and (4) the presence of  
5  
6 catastrophic events as an explanation for the discontinuities of the fossil record.  
7  
8

9  
10 Richardson (1981) analyses the biogeographic evidence that led Darwin to develop  
11  
12 his thesis on species transmutation in detail. The first one is shown in *On the*  
13  
14 *Origin of Species* and refers to the physical conditions of the environment not being  
15  
16 enough to explain the biogeographical distribution (Darwin 1859). Even since the  
17  
18 first quarter of the 19th century, the fact that there existed no simple connection  
19  
20 between physical and climatic conditions and the distribution of organic beings had  
21  
22 been made evident. Darwin was intrigued by the lack of species in areas with  
23  
24 adequate habitats for them, particularly in the case of islands. While the hypothesis  
25  
26 of species transmutation was enough for Darwin as an explanation to these  
27  
28 biogeographic events, for some theist naturalists, such as Swiss naturalist Louis  
29  
30 Agassiz (1807-1873), these were the empirical evidence in favour of the theory of  
31  
32 multiple creations and the direct intervention of God (Agassiz 1850).  
33  
34  
35  
36  
37  
38

39  
40 Another important biogeographic fact for Darwin was the existence of insular  
41  
42 endemic species, as their similarity with other continental species increased in  
43  
44 inverse relation to the distance between islands and continents, as shown by his  
45  
46 observations on the Galapagos Islands, mainly with finches. Darwin considered the  
47  
48 possibility that endemic forms were not explained by physical conditions typical of  
49  
50 the environment or by design. Still, instead, they had appeared as a consequence  
51  
52 of migration, isolation and, later on, divergence.  
53  
54  
55  
56

57  
58 Another pattern that Darwin found particularly interesting was the one present in  
59  
60 the South American edentates and one of the Australian marsupials. He called it  
61  
62  
63  
64  
65



1  
2  
3  
4 "law of the succession of the types" (Darwin 1859: 339). There was a spatial and  
5  
6 temporal succession of similar and peculiar forms of particular regions that could  
7  
8 be explained according to his thesis of the descent with modification. Richardson  
9  
10 (1981) argues that Darwin proceeded in an agitated manner in his eagerness to  
11  
12 gather the most considerable possible amount of facts about distribution.  
13  
14

15  
16  
17 In 1837, when Darwin began his first notebook, his studies in biogeography had  
18  
19 already made him a firm believer in the idea of Transmutation. However, the  
20  
21 empirical facts were not sufficient on their own as long as there was no cause  
22  
23 explaining why the species were modified (Darwin 1837).  
24  
25

26  
27  
28 It was between 1838 and 1839 that Darwin was able to establish the relation  
29  
30 between his theory of natural selection and the facts of the geographic distribution  
31  
32 of organisms. Later, in his *Essay* in 1844, he clearly established natural selection  
33  
34 as the *vera causa* of species transmutation, and of biogeographic distribution as  
35  
36 the main proof of his theory (Richardson 1981).  
37  
38

### 39 40 **Biogeographic debates in the 19th century**

41  
42  
43 Michael Paul Kinch (1980), addresses the history of ideas in biogeography with an  
44  
45 internalist approach. He argues that a large amount of information had been  
46  
47 compiled in the mid-19th century, but with little theoretical development. The main  
48  
49 theoretical aspects being discussed were: 1) whether the human species had a  
50  
51 monophyletic or polyphyletic origin, 2) how stable species were, 3) what the role of  
52  
53 God was in the creation of species, 4) whether there was a design in nature and  
54  
55 how it could be unveiled, and 5) which was the most adequate concept of  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 "species". Kinch's objective is to analyse the connection between the studies of the  
5  
6 geographic distribution of organisms and these theoretical discussions. He makes  
7  
8 a distinction between two opposing points of view to explain the geographic  
9  
10 distribution of organisms. At one end of the spectrum, some claimed that  
11  
12 biogeographic regions were permanent and had been created by the direct  
13  
14 intervention of God; Philip L. Sclater (1858), Louis Agassiz (1850) and William  
15  
16 Kirby (1835), to name a few. Those with more moderate views, such as Karl  
17  
18 Willdenow, only implied their approval of the design, though its purpose was  
19  
20 earthlier: to discover the different creation areas with empirical data. Others, like  
21  
22 Prichard and Lyell, explicitly separated themselves from direct metaphysic  
23  
24 interventions by leaning towards an explanation model that appealed to natural  
25  
26 laws. God had only set the world in motion but was no longer intervening in its  
27  
28 functioning (Kinch 1980).  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35

36 These theoretical discussions were an important influence on the work of scholars  
37  
38 studying the geographic distribution of living beings. The case of disjoint  
39  
40 distributions was the most controversial one for both deist and naturalist stances. If  
41  
42 the design of the world involved fixed and immutable species and distribution  
43  
44 areas, disjoint distributions implied independent origins of the same species in  
45  
46 different areas, and it became pointless to attempt to explain their presence by  
47  
48 natural causes, either by accidental dispersal or by no longer existing land straits;  
49  
50 for this same reason, it was also pointless to look into the origin of species. This  
51  
52 debate had come to a stalemate that was not broken through until after the  
53  
54 publishing of Darwin's theory (1859). Kinch analyses how monogenetic and  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 polygenetic theses on the origin of the human species led the biogeographic  
5  
6 discussion. Like this, the rejection of a literal interpretation of *Genesis* on the part  
7  
8 of Karl Willdenow, James Cowles Prichard or Philip Lutley Sclater ultimately  
9  
10 replaced the traditional belief of one single centre of origin for a newer one that  
11  
12 accepted various regions of creation. The utilitarian vision of Natural Theology  
13  
14 influenced naturalists like Kirby to develop explanations about organic distribution.  
15  
16 On top of this, and alongside the natural theology in its formal version like Agassiz,  
17  
18 it encouraged naturalists such as Alexander von Humboldt and William Swainson  
19  
20 to look for principles of fundamental orders to find the arrangement of life itself.  
21  
22  
23  
24  
25  
26 Kinch (1980) argues that the dynamic vision regarding Earth, supported by Lyell,  
27  
28 changed the conception of biogeographic regions that before his time had been  
29  
30 perceived as essentially static entities that represented different areas of creation.  
31  
32  
33 In consistence with his uniformitarianism vision, Lyell acquired an interest in  
34  
35 organic distribution and its possible explanations that could be given under  
36  
37 uniformitarian principles in geology. He conceived natural regions as the resulting  
38  
39 artefacts of migration of organisms that was limited by natural barriers, concluding  
40  
41 that Alfred R. Wallace would, later on, reach himself. He explained the problematic  
42  
43 disjoint distributions as the result of natural causes. A couple of cases illustrate his  
44  
45 approach: the distribution of the *Helix putris* snail that resided in various areas  
46  
47 around the globe, and one of the dolphins in the Mediterranean and Caspian Seas,  
48  
49 considered to be of the same species. The first case could be explained as the  
50  
51 long-distance transportation of snail eggs that had become attached to the feathers  
52  
53 of aquatic birds. In the second case, he alluded to a possible shift in the sea level  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 that eventually sealed up a previous connection between the Mediterranean and  
5  
6 Caspian seas (Kinch 1980).  
7  
8

9  
10 Kinch concluded that a debate had taken place in the mid-19th century, with those  
11  
12 who conceived biogeographical regions as fixed creations that had been directly  
13  
14 designed and executed by divine intervention (such was the case of Agassiz, Kirby  
15  
16 and Sclater). He argued against those who, without denying the existence of an  
17  
18 original creator, argued that the world functioned under natural laws while setting  
19  
20 the metaphysical interventions aside (such as Prichard and Lyell). The latter group  
21  
22 conceived biogeographical regions as changing entities, the result of frequent  
23  
24 migrations which depended on constant geological changes. The physical barriers  
25  
26 that allowed or impeded migratory activity kept appearing and disappearing. Thus,  
27  
28 biogeographical regions only had a relative state of permanence. The main  
29  
30 concern of this debate was to find an explanation for disjoint distributions. If the  
31  
32 idea that the same species could be independently created in different areas were  
33  
34 approved, the attempts to conceive them as the result of an ordinary creation  
35  
36 would become pointless.  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43

### 44 **The Secular Arc**

45  
46  
47 Janet Browne's work (1983) leans the most towards an internalist history, even if it  
48  
49 tackles aspects of the praxis of experts in the field of the geographic distribution of  
50  
51 organisms. When facing the Whig thesis developed by neo-Darwinian  
52  
53 biogeographers, such as Philip J. Darlington, Jr. (1904-1983), who claim that  
54  
55 scientific biogeography emerged with Darwin and Wallace, Browne highlights the  
56  
57 work of a series of prior naturalists. She realised that both Darwin and Wallace  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 were able to surpass the ecological determinism of natural theology thanks to the  
5  
6 achievements of naturalists that came before them. Said observation had been  
7  
8 previously made by Nelson as well. Even back in the 16th century, the biblical  
9  
10 explanation of *Genesis* regarding the distribution of organisms had been put under  
11  
12 scrutiny. Browne alludes to the posture of the Jesuit Joseph de Acosta (1540-  
13  
14 1600), one of the first enlightened to visit the New World, who first addressed the  
15  
16 question on what caused the presence of peculiar species in the New World that  
17  
18 could not be found in the Old World, doubting their possible dispersion originating  
19  
20 from Mount Ararat, in the extreme east of Turkey. Browne also draws attention to  
21  
22 the iconoclastic posture of Isaac de la Peyrère (1596-1676), who affirmed that the  
23  
24 flood described in *Genesis* had merely been a local phenomenon. She also cites  
25  
26 the works of those who hold a more traditional perspective, such as Johann  
27  
28 Reinhold Forster, Eberhard Zimmerman and Karl Willdenow, who rejected the idea  
29  
30 that every species may have dispersed from a single centre of origin. Similar to  
31  
32 Nelson, Browne acknowledges Buffon's relevance, who noticed the presence of  
33  
34 peculiar forms in different geographical regions, detached from the similarities or  
35  
36 differences of their physical conditions. On the other hand, Zimmerman disdained  
37  
38 the thought of every species having originated from one single pair, arguing that  
39  
40 the first pair of lions would have probably eaten the first couple of goats up, then  
41  
42 the sheep, and so forth, until they had successfully wiped out other herbivore  
43  
44 species, before finally starving after having finished their food off. He found the  
45  
46 idea of every species having originated in the areas they currently lived on in much  
47  
48 more rational. Thus, Browne concludes that Darwin and Wallace were not the first  
49  
50 ones to question the biblical explanation of the geographical organism distribution;  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 actually, there were several naturalists who discredited the legend of Noah's Ark  
5  
6 and its stranding on Mount Ararat before them.  
7  
8

### 9 10 **The contribution of palaeontology to biogeography**

11  
12 Peter J. Bowler made a historical reconstruction of biogeography, which stands out  
13 due to the analysis it makes regarding the profound influence the discovery of  
14 fossil remains had on zoogeographic awareness and their evolutionary meaning. It  
15 addresses the connection between morphology, palaeontology and biogeography,  
16 an area of study that had not been as researched back then. In the eighth chapter,  
17 *The Geography of Life*, of his work *Life's Splendid Drama* (Bowler 1996), he  
18 highlights the role the study of fossils had on shifting the direction of the ecological  
19 explanation, which had been relating the distribution of organisms solely to  
20 environmental conditions. Palaeontology could reveal changes in the geographical  
21 distribution of species not only in a spatial dimension but in a temporal one as well.  
22 These facts were particularly promising, as it could potentially reveal the areas of  
23 origin for plant and animal taxa, as well as the displacements they had experienced  
24 before they reached their current distribution. But above all, the study of fossils and  
25 their geographical distribution opened another possibility that was not in the  
26 perspective of population genetics or adaptation studies: the reconstruction of the  
27 history of life.  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51

52 Bowler's research also revolves around the development of evolutionary theory. It  
53 tackles the debate between extensionist naturalists, such as Edward Forbes (1815-  
54 1854) and Joseph D. Hooker (1817-1911), among others, and the permanentism  
55 inclined ones, like Darwin himself, who rejected the idea of the sinking of huge  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 continental masses having occurred within the recent geological past. Bowler  
5  
6 highlighted how the Malthusian principle was widely accepted as a cause of the  
7  
8 natural tendency of species towards expansion, even by those opposed to the  
9  
10 Darwinist theory of natural selection. He explains how this theory heavily  
11  
12 influenced the approval of the dispersalist biogeographic approach, finally  
13  
14 replacing its rival concept of *inertia*, proposed by Andrew Murray (1812-1878).  
15  
16 According to Murray, biogeographical regions remained relatively stable because  
17  
18 organisms instinctively stayed in their area of habitat as long as it proved  
19  
20 convenient for their lifestyle. Thus, the concept of inertia denied the idea that  
21  
22 organisms had a natural tendency towards expansion. In the end, the idea of  
23  
24 dispersal had such a degree of approval that both extensionists and permanentist  
25  
26 theorists ended up accepting it as the cause of the current distribution.  
27  
28  
29  
30  
31  
32

33  
34 Bowler concludes that the debate between extensionism and permanentism  
35  
36 reached a dead end because the advocates of each posture could accuse the  
37  
38 opposite side of falling into *ad hoc* speculations. Permanentist theorists could  
39  
40 always aid themselves with the hypothesis of improbable dispersions. In contrast,  
41  
42 extensionists could still hypothesise the existence of some terrestrial bridge for any  
43  
44 case of disjoint distribution.  
45  
46  
47  
48

49 Bowler also approaches the debate regarding the idea of independent evolution,  
50  
51 also known as parallel evolution, which contradicted the Darwinist biogeographic  
52  
53 model. Two of the central points of Darwinism were that 1) each species had  
54  
55 originated just once, and 2) that the spatial disposition between continents and  
56  
57 oceans had remained unaltered, at least since the Cenozoic Era. The spatial  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 consequence of these principles was that the only way to explain the current  
5  
6 geographical distribution of species was their dispersion from their centre of origin.  
7  
8 Naturalists such as Angelo Heilprin (1853-1907) and Richard Lydekker (1849-  
9  
10 1915), amongst others, proposed the idea that the same species could have  
11  
12 originated independently in different areas. Lydekker, for example, admitted that  
13  
14 horses had evolved independently across both sides of the Atlantic. Karl von Zittel  
15  
16 (1839-1904) also argued against dispersion as a cause for distribution. He pointed  
17  
18 out that the resemblance between the fauna of the European Eocene with that in  
19  
20 North America was not explained adequately by mere dispersal, and proposed that  
21  
22 this was due to a parallel evolution having occurred on both continents. This way,  
23  
24 the concept of parallel evolution simply deemed Darwin's model pointless. The  
25  
26 search for centres of origin and dispersion routes would be of no use.  
27  
28  
29  
30  
31  
32

33  
34 Bowler concluded that the conjunction between evolutionary ideas and research on  
35  
36 current and past organism distributions towards the end of the 19th century and the  
37  
38 early 20th century was a decisive influence on the predominant investigation in  
39  
40 biogeography, which consisted of finding the location where groups of organisms  
41  
42 had appeared and accepted that any successful species would have the automatic  
43  
44 tendency to expand its territory as much as possible. Thus, the Holarctic  
45  
46 distribution model was structured, according to which the more evolutionary  
47  
48 advanced groups had originated in the most hostile northern climates. The periods  
49  
50 of climatic stress had triggered successive waves of invasion of the superior  
51  
52 northern groups that would, later on, extend towards the south, displacing or wiping  
53  
54 out the ancient groups.  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65



## History of naturalist practices in the 18th century

James Larson (1986) analysed the research performed in the late 18th century on geographical history, the spatial organisation of organic beings. He realised that the problems of the spatial distribution of life were secondary in respect to the main interest, which was to make the inventory of the living beings and to build a natural system to organise them properly. Therefore, historical geography had not emerged as an independent discourse. It is worth noting that he differed with Nelson on this regard, who argues that zoogeographic issues took a central role within the anti-Linnaean and anti-essentialist conceptual frame that Buffon developed.

Larson highlights two theoretical perspectives for the study of the geographic distribution of organisms: an essentialist one, originating in the works of Linnaeus, and a more traditional and eclectic one, developed by Buffon.

Historical geography, as understood by naturalists in the late 18th century, was the systematic study of the factors that affected the geographical distribution of animals and plants across the globe, as well as the general principles that ruled them, which makes this discipline the predecessor of biogeography. However, Larson points out that the context in which the discussion developed was quite different from that of modern biology, which influenced the perception of said factors, their conceptualisation and the problems they posed.

According to the essentialist conception of Linnaeus, Providence had confined plants and animals within well-established physical limits, which were also the most

1  
2  
3  
4 adequate to perform their role in the economy of nature, so that each species could  
5  
6 only live in its destined place and not anywhere else.  
7  
8

9  
10 On the other hand, Buffon develops a radically different definition of nature to that  
11  
12 of Linnaeus. He assigns great importance to the role of change and variation and  
13  
14 associates external circumstances with the differences found between the  
15  
16 quadrupeds of the Old and the New World. Within forty years, Buffon assembled a  
17  
18 theory to explain organic distribution, based on the idea that Earth had gone  
19  
20 through a gradual cooling process, which triggered the shift of the successive  
21  
22 migration of mammals towards lower latitudes. Even though contemporary  
23  
24 naturalists criticised this theory for being speculative rather than based on  
25  
26 empirical evidence, Larson acknowledges that the input Buffon provided was  
27  
28 relevant and innovative, as it represented an attempt to explain organic distribution  
29  
30 through historical processes.  
31  
32  
33  
34  
35  
36

37 However, Larson points out that the fact that historians have mainly focused on  
38  
39 theoretical aspects of Linnaeus and Buffon has resulted in the neglect of the  
40  
41 tremendous amount of distribution factors collected and organised in the second  
42  
43 half of the 18th century. Therefore, it would be necessary also to address the  
44  
45 historical study of which were the practices of 18th-century naturalists.  
46  
47  
48  
49

50 Zimmerman, who carried out the first great work about historical geography,  
51  
52 displays an ambivalent attitude towards Linnaeus and Buffon. His work  
53  
54 represented a reaction against both Linnaeus' speculations and his equatorial  
55  
56 mountain, and Buffon's theory of terrestrial cooling. He set himself a more modest  
57  
58 goal, though it proved to be more accessible: to collect empirical facts, given that  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 before assembling any theory, more and better information was required on the  
5  
6 issues of distribution and physical conditions in a global scale. With the available  
7  
8 imperfect information, it was only possible to speculate on matters such as  
9  
10 potential migrations, adaptability in new habitats, or past geographical conditions.  
11  
12 Several naturalists were influenced by the approach Zimmerman took, and  
13  
14 consciously attempted to avoid any speculation. It was only towards the late 18th  
15  
16 century that the interest in theorisation reemerged, though more information was  
17  
18 provided at this point.  
19  
20  
21  
22  
23

### 24 **History of the practices of biogeographers**

25  
26  
27 In recent his work, Malte Ebach (2015) develops an original and exciting version of  
28  
29 the history of biogeography, which matches up with Larson's proposal to create a  
30  
31 history that focuses on the study of the practices of biogeographers, rather than on  
32  
33 their ideas. Ebach makes a critical analysis of the histories of biogeography. He  
34  
35 declares that many of them were mainly conceived based on the beliefs of their  
36  
37 practitioners, especially those related to the development of evolutionary theory.  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

Ebach stresses the fact that history has rarely been told based on an approach to the actual work of biogeographers. His pretension, therefore, is to assemble a history of the practices and methods used by phytogeographers and zoogeographers in the 18th and 19th centuries, without drawing upon the histories made by historians, but choosing to appeal to primary sources from the naturalists of these centuries instead. This way, he presents his work as an alternate history, mainly directed towards practising scientists of biogeography. However, the exclusion of the interpretations of historians and his fixation on primary sources

1  
2  
3  
4 does not exempt his understanding from being just one more in the history of  
5  
6 biogeography.  
7  
8

9  
10 According to Ebach, what determined the means to perform biogeographic  
11 regionalisation was the type of classification practice. In the 19th century, two  
12 important schools had been developed, one of Linnaean lineage and the other with  
13 a Humboldtian approach. The first one sought for taxonomic criteria while the  
14 second one focused more on physiognomic criteria. Ebach argues that the practice  
15 and specialisation of classification were what guided the course biogeography took  
16 in the 18th and 19th century. This basis goes against a popular idea among  
17 biogeography historians, according to whom the development of evolutionary  
18 concepts was essential to the design of this discipline. He denies that evolutionary  
19 theory was the outcome of the vegetal and animal geography present in the first  
20 half of the 19th century. Naturalists were stuck trying to establish a way of  
21 classifying organisms rather than looking for a theoretical synthesis of the factors  
22 of the organic distribution.  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40

41  
42 Ebach scorns the glamorous histories of biogeography, with founders and clear  
43 origins of the discipline, which, by the way, does not have a single centre of origin,  
44 which is why the attempts to unify it have always been to no avail.  
45  
46  
47  
48  
49

50 He also criticises the biogeography histories that establish illustrious founders of  
51 the discipline, such as Humboldt, Wallace or Darwin, as their glorification implies  
52 hidden fallacies, as well as anachronisms of terms and concepts associated with  
53 these so-called founding fathers. The term "biogeography" itself was not coined  
54 until the late 19th century, and by extension, it appeared later than the work of  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 these naturalists. It is assumed that the intellectual lineage of characters such as  
5  
6 the previously mentioned experts lingers even nowadays, who seems to give a  
7  
8 "Whiggish" tinge to these histories. Because of this, an anachronic identity as a  
9  
10 proper and autonomous discipline, though historically fictional, is assigned to  
11  
12 biogeography.  
13  
14

15  
16  
17 Ebach argues that in Nelson's version of the history of the biogeography Buffon  
18  
19 and de Candolle appear as founding fathers because of Nelson's exclusive interest  
20  
21 in historical biogeography. According to Ebach, Nelson carried out a selective  
22  
23 reading on Buffon, which resulted in his history of the biogeography to become  
24  
25 slanted. The contribution of Buffon to biogeography was not so relevant, as he  
26  
27 used geographic distribution to explain disjoint distributions, which makes it, in the  
28  
29 eyes of Ebach. This law is more based on taxonomy than biogeography. To  
30  
31 complete his criticism of the work of Nelson, Ebach points out that Buffon's input  
32  
33 was not even original, as the concept described as "Buffon's Law" had been  
34  
35 previously addressed by Linnaeus.  
36  
37  
38  
39  
40

## 41 **Discussion**

42  
43  
44 Among the works reviewed, an internalist approach prevails. Only two of the works  
45  
46 analysed have an approach more inclined to the practices of naturalists who  
47  
48 studied the geographical distribution of organisms. Both Larson and Ebach have  
49  
50 been interested in this latter approach, while others have focused on the theoretical  
51  
52 discussion of ideas.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 The history of biogeography, as proposed by Ebach, intentionally focused on  
5  
6 practices related to this discipline while pushing its ideas to the background. He  
7  
8 argues that naturalists back in the early 19th century were committed to  
9  
10 classification work of a descriptive character and, even though they were able to  
11  
12 sketch out some causes for the patterns of the geographic distribution of the  
13  
14 organisms, they did so with a merely speculative tone without digging any further  
15  
16 into them. Indeed, Augustin de Candolle was interested from a young age in the  
17  
18 conclusions drawn by Adolphe Brogniart, who realised that plant fossil forms were  
19  
20 different from the current ones. Even though these results were not enough for  
21  
22 Brogniart to doubt his fixist and catastrophe-leaning stance, Augustin de Candolle  
23  
24 was faced with, as one could guess, the canonical ideas arguing that all species  
25  
26 had originated in a single centre and had remained static since their creation.  
27  
28 However, he refrained from discussing this matter, appealing to the uncertainty  
29  
30 regarding both past conditions on Earth and transmutationist ideas.  
31  
32

33  
34 Despite the declaration of principles of Ebach, the limits he establishes between  
35  
36 the concepts and the practices of naturalists appear to be blurred at times.  
37  
38

39  
40 Ebach revisits Larson's highlighting of the neglect of historians towards the works  
41  
42 of naturalists in Northern Europe, and his work certainly aids noticeably to fill this  
43  
44 gap. He also agrees with the criticism Larson makes on the work of Browne, in the  
45  
46 sense that the narrative of this author is ultimately selective, as Browne focuses on  
47  
48 the 19th century while oversimplifying the problems regarding the distribution of the  
49  
50 organisms that the naturalists of the 18th century faced.  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 However, noticeably biased historiography studying the practices of the experts of  
5  
6 geographic distribution would also prove to be faulty. It is relevant to make some  
7  
8 remarks on the criticism Ebach makes in regards to histories mainly based on  
9  
10 concepts, and particularly on his criticism on the work of Janet Browne, in the  
11  
12 sense that she does not tackle the practices of biogeographers and instead  
13  
14 narrates the history of biogeography as if it was the predecessor of the  
15  
16 development of the Darwinist theory. Opposite to Ebach's stance, it seems  
17  
18 undeniable that ideas have played a crucial role in the development of our  
19  
20 understanding of the geographic distribution of the organisms. For instance, how  
21  
22 could concepts such as "flora", "fauna", "station" or "habitation" be explained  
23  
24 without their theoretical framework? Beginning with the idea that species had  
25  
26 originated in the place they inhabit, in contrast with the previously dominant view  
27  
28 that they had emigrated from a single origin centre, a new idea emerges arguing  
29  
30 that not only particular species but entire species groups that dwell in a region  
31  
32 make up a larger body of components that are not only spatially coincident but also  
33  
34 form integrated sets of species, that is to say, flora and fauna.  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43

44 On the other hand, how would it be possible to comprehend the concept of  
45  
46 "habitation" without its theoretical burden? This concept is only possible by  
47  
48 rejecting the previous ecologic determinism, present in the Natural Theology.  
49  
50 Without theoretical meditation, knowledge cannot advance. It was only after the  
51  
52 term of flora was presented as integrated groups of species that it became possible  
53  
54 for a series of works on the flora of several regions to proliferate (i.e. the Lapponic  
55  
56 Flora of Linnaeus, the Sibirica Flora and the Orientalis Flora of J. G. Gmelin, the  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 Française Flora of Lamarck, among others). While the taxonomic practice was  
5  
6 indeed the one that allowed the development of biogeography, as Ebach argues,  
7  
8 what incited this same development was the interplay between praxis and theory.  
9

10  
11  
12 It was only beginning with the theorisation that flora and fauna were conceived as  
13  
14 living entities that were typical and exclusive of a geographical region. These  
15  
16 theoretical concepts captivated the imagination of countless naturalists. Browne  
17  
18 convincingly argues that starting with the coining of the ideas of flora and fauna the  
19  
20 use of the concepts of biological provinces as virtual synonyms arose. It is only this  
21  
22 way that biological provinces are interpreted as integrated communities of  
23  
24 organisms, not only bound by their obvious geographical relation, but also by the  
25  
26 close bonds among species. In other words, the concepts of flora and fauna  
27  
28 transcend past the mere geographical connection between their component  
29  
30 species towards a plane that is properly ecologic and even historic.  
31  
32

33  
34  
35 With the concept of biological provinces, a series of investigations that have been  
36  
37 ongoing since the 20th century acquired a new meaning, such as searching for  
38  
39 their limits, the species that shape them, or their physical and topographic  
40  
41 attributes. This is a clear example that opposes the affirmation of Ebach, which  
42  
43 argued that the development of biogeography had little to do with the theorisations  
44  
45 and that the essential agent for the development of this discipline had been the  
46  
47 practices of biogeographers themselves. The very dichotomy that Ebach identifies,  
48  
49 between the taxa regionalisation of Augustin de Candolle or the physiognomic one  
50  
51 by Humboldt, originates from two clearly distinct theoretical conceptions.  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65



1  
2  
3  
4 **Conclusions**  
5  
6  
7

8 There is no central dogma nor dominant paradigm within the discipline of  
9  
10 biogeography. This premise may explain why several biogeography histories have  
11  
12 been developed through time.  
13  
14

15  
16 It is necessary to acknowledge Ebach's remark on this, in the sense that it is  
17  
18 needed to assemble a complete history of the practices of the biogeography.  
19

20  
21 However, despite the importance of social studies of science, it is difficult to make  
22  
23 out how scientific practices can detach themselves from a theoretical framework,  
24  
25 no matter how general the latter is.  
26  
27

28  
29 The internalist histories of biogeography have had the virtue of displaying the  
30  
31 importance of this discipline, by bringing forward a constant core question within  
32  
33 biology, where and how did species originate? It is this specific link, which explains  
34  
35 why several historiographers of biogeography ended up developing their narrations  
36  
37 around the arrival of the Darwinist theory, as it was ultimately the one that provided  
38  
39 a persuasive answer to this "mystery of mysteries" (Darwin 1859).  
40  
41  
42  
43

44  
45 Aside from the inherent worth of the study of the history of biogeography, it also  
46  
47 serves as a reference to reach a broader and more informed vision regarding the  
48  
49 debates that have and still are taking place to explain the spatial-temporal  
50  
51 distribution of biodiversity.  
52  
53  
54

55  
56 This work served as a proposal for a vision that differs from Ebach's, providing a  
57  
58 more balanced version, where both internalist and histories of praxis are presented  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4 as valid. Contrary to what Ebach thought, ideas have always been a relevant factor  
5  
6 for the development of biogeography.  
7  
8  
9

## 10 **Acknowledgments**

11  
12  
13 This study is part of the doctoral research of the first author and was supported by  
14  
15 the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional  
16  
17 Autónoma de México. The first author also thanks the Consejo Nacional de Ciencia  
18  
19 y Tecnología (CONACyT) for the scholarship provided during this research. The  
20  
21 present work was partially financed by projects PAPIIT IN215914, IN405118 and  
22  
23 PAPIIME PE209216. The first author also thank Diana Espinosa Ocegueda for  
24  
25 improving the first English version of the manuscript.  
26  
27  
28  
29  
30

## 31 **References**

- 32  
33  
34  
35 1. Agassiz, Louis. 1850. Geographical distribution of animals. Christian  
36  
37 Examiner and Religious Miscellany 48:181-204  
38  
39  
40 2. Ball, Ian. R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses.  
41  
42 Systematic Zoology 24: 407–430  
43  
44  
45 3. Bowler, Peter. J. 1996. Life's Splendid Drama. Evolutionary biology and the  
46  
47 reconstruction of life's ancestry, 1860-1940. Chicago and London: The  
48  
49 University of Chicago Press.  
50  
51  
52 4. Brown, Janet. 1983. The Secular Ark. Studies in the History of  
53  
54 Biogeography. New Haven and London: Yale University Press.  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

- 1  
2  
3  
4 5. Bueno- Hernández, Alfredo y Jorge Llorente- Bousquets. 2004.  
5  
6 L'evoluzione di un evolutzionista. Alfred Russel Wallace e la geografia della  
7  
8 vita. Torino: Bollati Boringhieri.  
9
- 10  
11 6. Christie, John. 1990. The development of the historiography of science. In  
12  
13 Robert Cecil Olby, Geoffrey Cantor, John. Christie & Jonathan Hodge  
14  
15 (eds.). *Companion to the History of Modern Science*. Routledge. Oxford.  
16  
17
- 18  
19 7. Darlington, Philip Jackson, Jr. 1957. Zoogeography: The Geographical  
20  
21 Distribution of Animals. New York: John Wiley and Sons.  
22
- 23  
24 8. Darwin, Charles. 1837. Notebook B: [Transmutation of species (1837-  
25  
26 1838)]. CUL-DAR121. Transcribed by Kees Rookmaaker. (*Darwin Online*,  
27  
28 <http://darwin-online.org.uk/>)  
29
- 30  
31 9. Darwin, Charles. 1857 in: Darwin Francis (1887). The life and letters of  
32  
33 Charles Darwin, Including an autobiographical chapter. Vol. II. 108-109 pp.  
34
- 35  
36 10. Darwin, Charles. 1859. The Origin of Species by Means of Natural  
37  
38 Selection. London: John Murray.  
39
- 40  
41 11. De Candolle, Augustin Pyramus. 1820. Essai Élémentaire de Géographie  
42  
43 Botanique. Strasbourg: Levraut.  
44
- 45  
46 12. De Candolle, Alphonse Pyramus. 1855. Géographie botanique raisonnée ou  
47  
48 exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution  
49  
50 géographique des plantes de l'époque actuelle. Paris: V. Masson.  
51
- 52  
53 13. De Candolle, Alphonse Pyramus. 1873. Histoire des Sciences et des  
54  
55 Savants depuis deux Siècles, suivie d'autres Études sur les Sujets  
56  
57 Scientifiques, en particulier sur la Sélection dans l'Espèce Humaine.  
58  
59 Genève: H. Geogr Libraire – Éditeur.  
60  
61  
62  
63  
64  
65

- 1  
2  
3  
4 14. De Candolle, Alphonse Pyramus. 1882. Darwin. Considéré au point de vue  
5  
6 des causes de son succès et de l'importance de ses travaux. Geneve: H.  
7  
8 Georg, Libraire de L'Université.  
9  
10  
11 15. Ebach, Malte. C. 2015. Origins of Biogeography. The role of biological  
12  
13 classification in early plant and animal geography. New York & London:  
14  
15 Springer. Dordrecht, Heidelberg.  
16  
17  
18 16. Fichman, Martin. 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land  
19  
20 bridges. Journal of the History of Biology 10(1): 45-63.  
21  
22  
23 17. Forbes Edward 1846 On the Connection between the Distribution of the  
24  
25 Existing Fauna and Flora of the British Isles, and the Geological Changes  
26  
27 Which Have Affected Their Area, Especially during the Epoch of the  
28  
29 Northern Drift. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain and of the  
30  
31 Museum of Economic Geology in London 1: 336-432.  
32  
33  
34 18. Kinch, Michael Paul 1980. Geographical distribution and the origin of life:  
35  
36 The development of early nineteenth-century British explanations. J. Hist.  
37  
38 Biol. 13(1): 91-119.  
39  
40  
41 19. Kirby, William. 1835. On the power, Wisdom and Goodness of God. As  
42  
43 Manifested in the Creation of animals and in their History, Habits and  
44  
45 Instincts. Bridgewater Treatises: W. Pickering.  
46  
47  
48 20. Larson, James. 1986. Not without a Plan: Geography and Natural History in  
49  
50 the Late Eighteenth Century. Journal of the History of Biology 19(3): 447-  
51  
52 488.  
53  
54  
55 21. Linnaeus, Carl, 1744. Oratio de Telluris habitabilis incremento. Leyden: C.  
56  
57 Haak.  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65

22. Nelson, Gareth. 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the History of Biogeography. *Journal of History of Biology*. 11(2): 269-305.

23. Richardson, Alan. 1981. Biogeography and the Genesis of Darwin's Ideas on Transmutation. *Journal of the History of Biology* 14(1): 1-41.

24. Sclater, Philip. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *Journal of the Proceeding of the Linnean Society: Zoology*, 2: 130-145.

25. Wallace, Alfred Russel. R. 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Proceeding of the Linnean Society: Zoology*. 4: 172-184.

26. Wallace, Alfred Russel. 1863. On the Physical Geographic on the Malay Archipelago. *Journal of the Royal Geographical Society*. 33:217-234.

27. Wallace, Alfred Russel. 1864. Geographical Distributions of Animal Life: Report of the British Association for the Advancement of Science. Vol. 33. London: John Murray.

28. Wallace, Alfred Russel. R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. 2 vols. London: Macmillan and Co.

## Fuentes Históricas Primarias sobre el Estudio de Patrones Biogeográficos de la Biota Mexicana en el Siglo XIX



Fabiola Juárez-Barrera · Alfredo Bueno-Hernández · David Espinosa · Carlos Pérez-Malvárez

Los conocimientos geográficos en México son muy antiguos y se remontan a la época prehispánica. Entre las representaciones pictográficas son conocidos los primeros mapas de Tlotzin, de Cuahtinchan y de Teozacoalco (Gutiérrez, 1987: 87). Con los mayas, los toltecas y nahuas que se establecen en el México antiguo, aparecen los primeros estudios sobre astronomía, cartografía y utilización de los recursos naturales (Bassols, 1956: 53). Ya estos antiguos pobladores de América habían desarrollado tanto colecciones de plantas como pequeños zoológicos. En cambio, durante el período de la colonia española, hubo pocos libros de contenido geográfico.

Se conservan muchos manuscritos del siglo XVI, escritos en décadas posteriores a la conquista, así como libros sobre el estado en que se encontraba la Nueva España. Entre ellos están los primeros libros donde se habla de algunos aspectos geográficos generales de la América del Norte, como son el de Fray Alonso de la Vera Cruz (1557), titulado *Physica Speculatio* y el de Juan de Cárdenas (1591), *Primera Parte de los Problemas y Secretos Maravillosos de las Indias*, en los que tocan algunos aspectos geográficos.

Fray Alonso, un fraile agustino, llegó a América y quedó tan azorado por la nueva geografía, sus habitantes y sus lenguas, que incluso se rebautizó con el nombre de la nueva tierra (Vera Cruz). Dedicó todo su esfuerzo a la enseñanza, y en ese empeño, reunió una biblioteca que incluía mapas, globos terrestres y planisferios (Sánchez Menchero, 2013: 214-215). Juan de Cárdenas, un sevillano que estudió medicina en México, abordó aspectos climáticos y geográficos para explicar por qué las Indias eran habitables a pesar de estar situadas en la zona tórrida, contradiciendo así la opinión canónica de Aristóteles y de Zenón de Elea, quienes habían razonado que era inhabitable debido a su calor extremo.

### **Primeros esbozos: Alzate y Clavijero**

Durante la revolución intelectual de la Ilustración española surge el impulso de una renovación social a través de la cultura y el conocimiento. En el siglo XVIII, bajo el reinado del monarca Carlos III, la Corona Española privilegió el estudio de las ciencias naturales en sus colonias con el fin de sustituir la explotación minera por la explotación de recursos naturales (Zamudio, 1993: 47). Fue así que financió la realización de expediciones como las de Hipólito Ruiz y José Antonio Pavón a Perú, la de José Celestino Mutis al Reino de la Nueva Granada y la de Martín de Sessé a la Nueva España. El propósito explícito que tuvo Carlos III para esta última fue la de compilar el conocimiento metódico de las producciones naturales de la Nueva España, así como el de completar, perfeccionar e ilustrar los escritos de la expedición que había hecho en el siglo XVI el Protomédico Francisco Hernández (Maldonado, 2000: 12). Por su parte, Sessé, quien tanto empeño había puesto en el proyecto, tenía además el propósito de fundar una cátedra de botánica y la creación de un jardín botánico en la Nueva España.

Al poniente del Atlántico, un grupo de criollos de la Ilustración novohispana habían hecho renacer el interés por el estudio de las ciencias. Destacaban entre ellos figuras como Joaquín Velázquez de León, Antonio de León y Gama y José Antonio Bartolache,

pero, sobre todo, Francisco Javier Clavijero y José Antonio Alzate. Alzate tuvo reconocimiento en el extranjero. Fue miembro de la Real Academia de Ciencias de París, el Real Jardín Botánico de Madrid y la Sociedad Vascongada (Galindo y Villa, 1890: 5). El jesuita Clavijero dio a conocer una historia ‘desde adentro’ sobre la Nueva España, a diferencia de las historias escritas por ilustrados europeos que nunca estuvieron en América. Tanto Alzate como Clavijero, además de destacar como cabezas del movimiento de reivindicación criolla de la Nueva España, están entre los primeros intelectuales mexicanos interesados en el conocimiento de la distribución geográfica de las producciones naturales de México.

José Antonio Alzate (1737-1799), un personaje de carácter atrabiliario, además de virulento como pocos para la polémica, nació en Ozumba. Su padre fue un español, Juan Felipe de Alzate, de posición desahogada. Su madre fue María Josefa Ramírez, y su abuelo, Cristóbal Ramírez, fue dueño de una hacienda de labor. José Antonio, quien por cierto emparentaba con Sor Juana Inés de la Cruz, se graduó de bachiller en artes por la Real y Pontificia Universidad de México (Moreno, 1999: 11). Desde temprana edad tuvo la afición compulsiva de coleccionar variados objetos, como libros, antigüedades, instrumentos astronómicos y ejemplares de la historia natural. Sus intereses fueron variados. Realizó algunas observaciones astronómicas, entre ellas el tránsito de Venus por el disco solar y un eclipse de luna. Incursionó también en el campo de la historia natural e hizo estudios sobre la grana o cochinilla y sobre la migración de las golondrinas. Se le encargaron empresas diversas, como la de traer agua a la ciudad de México y la de reconstruir el edificio del molino de pólvora (Galindo y Villa, 1890: IV). Alzate es un hombre de la Ilustración que ataca el aristotelismo, tan lleno de retórica y falto de experimento, contraponiendo la ciencia contra la escolástica y que tiene plena confianza en la razón como camino hacia el conocimiento, incluso el de Dios.

Interesado en promover la ciencia, la cultura y las artes, Alzate se dio a la empresa de publicar un periódico que sirviera para elevar el nivel intelectual de los mexicanos, abordando materias diversas como matemáticas, física, historia natural, astronomía,



mineralogía, botánica, química, medicina, agricultura y geografía. El 12 de marzo de 1768 empezó a publicar el *Diario Literario de México* que llegó hasta el número 8 (Moreno, 1969: 98). Alzate llevó a cabo la idea de hacer un periódico cultural. Inició la publicación de la *Gazeta Literaria* en 1788, la cual concluyó en 1795. Se publicaron 3 tomos, con un total de 139 números. En el tomo II aparece un estudio geográfico de las lagunas de México. Conviene decir que un tema de especial interés para Alzate fue la geografía de la Nueva España. Se ocupó especialmente de la descripción topográfica y de la crítica a los mapas novohispanos. Alzate desarrolla una visión utilitaria de la geografía, necesaria para las operaciones militares, la navegación, la exploración, los viajes, la delimitación de los territorios para los juicios jurídicos, es decir, una disciplina esencial para el bienestar social. Esta es una concepción nueva de la geografía, que rebasa el concepto de esta disciplina como un conocimiento meramente académico, interesada principalmente en la determinación de las dimensiones y la forma de la tierra y la presenta ahora como esencial para tomar decisiones políticas y militares (Mendoza, 2000: 207-210).

Este giro hacia la geografía se había desarrollado en Francia, en donde había surgido, como nueva especialidad en el ejército, la ingeniería geográfica, ligada directamente a las operaciones y estrategias de la milicia.

Alzate se percata que el conocimiento de la geografía de la Nueva España es muy deficiente. Se refiere a la geografía como una rama de las matemáticas, que consiste en hacer cartas, para lo cual se requieren instrumentos, mediciones de ángulos, cálculos de distancias y observaciones astronómicas que precisen la ubicación de las localidades. Acuciado por la ausencia de un mapa de la Nueva España, es que produce un mapa de las regiones septentrionales conocidas de esta colonia; lo construye con base en la información corroborada de viajeros y en mapas ya existentes corregidos por él. Se da cuenta que hay errores tan crasos en mapas anteriores, como el de la ubicación geográfica de la Nueva España (Mendoza, 2000: 2014). Elaboró un *Nuevo Mapa Geográfico de la América Septentrional*, perteneciente al virreinato de México, que envió a la Academia de París en 1768,

mismo que fue corregido con observaciones astronómicas y presentado en 1772 como Plano geográfico de la mayor parte de la América Septentrional Española (Mendoza, 2000: 215).

Alzate corrigió mapas, mejorando su exactitud y concluyó que la laguna de México era la más elevada sobre el nivel del mar, superando a las que había en los Alpes e incluso en los Andes (Alzate, 1831, II: 107). Destaca por haber sido uno de los primeros en reconocer la importancia de la exploración geográfica de México:

“La Geografía de Nueva España, tan desconocida, pues apenas se conocen las verdaderas situaciones respectivas de los principalísimos lugares, recibiràn grande claridad cuando se trate en virtud de documentos que si no admiten una demostracion geométrica, se aprocsimaràn á la verdad. Los diarios de los Viages, que tanto instruyen, ya sea acerca de las costumbres de los habitantes, ò de las producciones de la naturaleza, no seràn el menor objeto à que se dirijan mis trabajos.” (Alzate, 1831, I: 2).

En 1768, realizó una amplia descripción topográfica de México (Alzate, 1831, I: 41-52) y publicó un *Nuevo mapa geográfico de la América septentrional* en 1767, un *Atlas eclesiástico del arzobispado de México* también en 1767 y un *Plano geográfico de la mayor parte de la América septentrional* en 1775 (Anónimo, 2016).

Considera a la geografía como una ciencia compleja y necesaria para precisar mediante una serie de observaciones la localización de cualquier lugar dentro de la dilatada superficie del globo (Alzate, 1831, III: 59), pues ni siquiera se cuenta con un plano geográfico general que enseñe a las gentes la posición respectiva de sus poblados:

“La Geographia de esta America, que por su extensión y reciente Conquista, se halla tan ignorada, se tratarà en muchos de mis Jornales, segun se fueren consiguiendo las noticias que me parecieren bien radicadas. Tambien darè algunas noticias de la Historia natural de este Reyno, en que ciertamente se hallan cosas bien exquisitas, asi por su particularidad, como por no aver hecho mencion los Autores que han escrito de la America.” (Alzate, 1768: 5).

Alzate mereció incluso la atención del célebre Alexander von Humboldt, quien escribió comentarios sobre tres sabios de la Nueva España, Velázquez de León, León y Gama y desde luego, Alzate. Aunque de entrada le da la calificación de sabio, se refiere a él de una manera no precisamente elogiosa: “Alzate, el menos sabio de ellos, era corresponsal de la Academia de Ciencias de París: observador poco exacto, y de una actividad a veces impetuosa, se dedicaba a demasiados objetos a un mismo tiempo.” (Humboldt, 1822: 234). El propio Alzate reconocía que sus estudios sobre las ciencias y la historia natural eran una mera afición.

En conclusión, podríamos decir que Alzate se quedó en la geografía cartográfica, y si bien realizó también algunos estudios sobre historia natural, no llegó a ligar estos dos campos, es decir, no llegó a enfocarse específicamente sobre la distribución espacial de los seres orgánicos.

Otro intelectual notable de la Nueva España fue el jesuita Francisco Javier Clavijero (1731-1787). Nació en Veracruz y murió en Bolonia. Fue teólogo, historiador y divulgador de la ciencia. Estudió la carrera eclesiástica dentro de la Compañía de Jesús, destacando tanto por sus estudios de filosofía como por su interés por las ciencias. Ocupó diversas cátedras, en las que se distinguió por su pensamiento ilustrado, lo que le valió reconvenciones en su compañía y continuos traslados. En 1767 fue expulsado de México con sus compañeros jesuitas. Radicó en Bolonia, Italia, donde se dedicó a escribir sus obras sobre temas mexicanos. Allí compuso su obra más importante, la *Historia Antigua de México*, en 1780, con el propósito expreso de reivindicar a su patria de las infamias que sobre ella habían escrito algunos autores europeos, como Buffon, pero sobre todo, de las calumnias de Cornelius de Pauw, quien desde su extrema arrogancia eurocentrista y sin haber puesto nunca un pie en América, consideró a estas tierras como inficionadas y pobladas de seres degenerados, ya fueran plantas, animales u hombres (Kohut, 2008: 60). Además de interesarse por la historia de México, Clavijero tuvo gran pasión por conocer su geografía, su flora y su fauna.

La importancia de la *Historia Antigua* de Clavijero adquiere toda

su relevancia cuando se contrasta contra la historia del reverendo William Robertson, líder de la Iglesia Presbiteriana de Escocia, quien pocos años antes de Clavijero, había publicado su *Historia de América*. Junto con personajes como Montaigne, Lafiteau, Jean de Léry y los ya mencionados Buffon y Cornelius de Pauw, Robertson elaboró su discurso de América desde su posición de poder (Sebastiani, 2011: 209). Con su carga conceptual de razón y progreso propia de la Ilustración, más su formación calvinista, construye un modelo de historia con pretensiones de universalidad y a partir de esas dos premisas juzga a América como una tierra sin futuro y a sus habitantes como una raza sin historia (Sebastiani, 2011: 219). Razonó que la civilización y el cristianismo habían surgido indisolublemente unidos en Europa. ¿Cómo se pretendía entonces cristianizar a unos indios salvajes, no aptos para apreciar la única y verdadera religión? Si por definición, la historia había surgido con la invención de la escritura, los indígenas americanos eran una raza sin historia y ni por asomo estaban incluidos en la lista de los predestinados a la salvación. Cuando Clavijero publicó su *Historia Antigua de México*, Robertson la descalificó. Además de ser poco original —solo repetía lo que había escrito Joseph de Acosta— contenía no más que una serie de conjeturas basadas en documentos de origen incierto (Sebastiani, 2011: 225-226). Privados de razón, según podía verse de sus prácticas paganas, crueles y supersticiosas, sin escritura, sin religión y sin historia, los indígenas de América simplemente no existen. Esa concepción, la cual revela un craso error histórico-geográfico, perdura actualmente en la denominación excluyente de referirse a los estadounidenses como “americanos”, dejando fuera a todos los otros habitantes de América al sur del Río Bravo. Ya desde Robertson, se negaba la historia de la otra América, la que iba desde México hasta Perú, y esa negación de la otredad persiste en amplios sectores de la tradición calvinista sajona.

Siguiendo la tradición de los europeos estudiosos de América, Clavijero (1917a) abordó en la primera parte de su obra la historia natural de Anáhuac, nombre que originalmente se refería al valle de México, y que Clavijero extiende intencionalmente a todo el territorio de Nueva España. Hace una división política de Anáhuac

y delimita geográficamente sus provincias. Presenta una relación de sus principales ríos y lagos, de su clima, sus volcanes y sus regiones minerales, de las flores y frutos más destacables, de sus plantas y de aquellos árboles que son útiles por sus maderas y resinas.

Luego aborda el estudio de los cuadrúpedos. Incluye a mamíferos, aves, reptiles, peces y también a insectos, sin mayor pretensión que la de dar solo “alguna idea” (Clavijero, 1917a: 47) de la fauna. Resuelve casos de homonimia (como deslindar a la tuza del topo europeo). Distingue primero a los cuadrúpedos “nuevos”, refiriéndose a los importados de Europa o de las islas Canarias a América, como caballos, asnos, toros, ovejas, cabras, puercos, perros y gatos de los antiguos, es decir, de aquellas especies nativas del Nuevo Mundo, aunque en sentido estricto, las que habitan América desde tiempos muy antiguos, pues Clavijero no admite más que una sola creación original en el edén bíblico. A su vez, distingue en este segundo grupo a dos subgrupos. El primero de ellos incluye a los que son comunes a ambos continentes y el segundo solo incluye a los propios, hoy diríamos endémicos, del Nuevo Mundo. Éstos, a su vez, los separa en los que hoy llamaríamos endémicos de distribución amplia, es decir, los comunes a América Septentrional y Meridional, de los que son privativos solo del reino de México. Estas distinciones implican, ya de sí, un primer esbozo de regionalización biogeográfica. Entre los cuadrúpedos comunes a México y el Viejo Mundo, Clavijero menciona a los leones, tigres, gatos monteses, osos, lobos, zorras, ciervos, gamos, cabras montesas, tejones, garduñas (especie de mustélido, semejante a la marta), comadrejas, martas, ardillas, polatucas (especie de ardilla voladora), conejos, liebres, nutrias y ratones, aunque esta vez no es capaz de distinguir homonimias.

Distingue ciertos patrones de distribución espacial de los cuadrúpedos. Señala los que son comunes a México y a otros países de América, como el jabalí o coyametl, el zorrillo, varias especies de monos, el armadillo, el hormiguero, el tlacuache, el amiztli, del que duda si es una especie de nutria, el techichi (especie de perro), el mapache y la danta o tapir (Clavijero, 1917a: 48).

A otro grupo lo distingue por tener cuadrúpedos peculiares de Anáhuac, como el ciervo blanco, el coyote, el tlalcóyotl o tejón, el tepeitzcuintli, el xoloitzcuintli (perros), el tepescuincle (paca, roedor, aunque lo describe como un carnívoro), el ocotochtli (gato montés), el coyopollín (una especie de tlacuache, al parecer), el tlalmototli y el techallotl (dos especies de ardilla de tierra) y el tozan o tuza (Clavijero, 1917a: 52).

Al igual que con los mamíferos, Clavijero continúa haciendo una relación de las aves, los reptiles, los peces y los insectos. Ocasionalmente hace referencia al lugar donde habitan ciertas formas, aunque de manera poco precisa, limitándose a mencionar que son de las tierras bajas y calurosas o bien de las partes altas.

Son las calumnias de Pauw las que lo impulsan a reconocer la necesidad de hacer una regionalización de México. El holandés había proferido una sarta de calumnias atroces sobre las tierras americanas y sus habitantes, desde la perspectiva propia de su sectarismo calvinista. Afirmó que las tierras americanas eran todas, sin distinción alguna, ponzoñosas e insalubres. Clavijero en cambio, destaca la diversidad de climas y producciones orgánicas de la Nueva España, por lo que propone un estudio riguroso de sus provincias (Clavijero, 1917b: 271, 284).

Clavijero señala errores de la Historia Natural de Buffon, como la de creer que hay poca diversidad de especies en América, lo cual atribuye a la ignorancia del francés para reconocer como propias a muchas de las especies de América. Es su poco conocimiento la causa de que las confunda con otras parecidas del Viejo Mundo y de que termine por dar el mismo nombre a especies diferentes. Pero además de estas homonimias erróneas, Buffon comete omisiones graves, pues ni siquiera menciona a una especie tan conspicua como el coyote (Clavijero, 1917b: 297). Desmiente Clavijero la afirmación del aristócrata francés según la cual los animales de América son más pequeños e imperfectos que los del Viejo Mundo y lo acusa de impío, pues atribuye imperfección a la obra Divina.

## **Las Explicaciones Biogeográficas sobre el Poblamiento del Nuevo Mundo**

Clavijero adopta la explicación dispersionista tradicional para explicar el poblamiento del Nuevo Mundo. Ya Buffon suponía que los animales americanos procedían de los del Viejo Mundo, lo que no evitó que cayera en algunas inconsistencias (Clavijero, 1917b: 29). Por ejemplo, admite que el llamado león americano es nativo del Nuevo Mundo. Clavijero en cambio, es más ortodoxo. Afirma que todos los animales de América necesariamente debieron descender de los sobrevivientes del Diluvio salvados en el arca de Noé. No puede haber por tanto animales americanos autóctonos, pues tal suposición sería contraria a las Sagradas Escrituras, aunque concede que algunos se han criado allí desde tiempos inmemoriales (Clavijero, 1917b: 220, 233, 234).

Según una opinión contraria, los animales de distintas áreas del mundo no procedían de las parejas salvadas por Noé, sino que habían sido creados *in situ*. Todavía hasta mediados del siglo XIX, era común admitir las creaciones especiales. Algunos las admitían sin ningún empacho, como el célebre Louis Agassiz, quien creía que Dios creaba *ad libitum* sus especies, en cualquier tiempo y en cualquier área. Otros, como James D. Dana, solo apelaban a creaciones especiales en los casos de distribuciones disyuntas extremas. Un siglo antes, Clavijero, quien no admite la poligenia, ni para los hombres ni para los animales de América, conjetura que tanto hombres como bestias llegaron a América transitando por uniones terrestres entre los dos mundos que existieron en el pasado. Supone que hubo dos vías, una para los animales que podían soportar los climas fríos y otra para los tropicales, pues no sería razonable que estos últimos pudieran haber soportado las inclemencias de los climas del extremo norte del globo. Los primeros llegaron por proximidades terrestres todavía presentes en la geografía actual entre el extremo noroccidental de América y el nororiental de Asia, es decir, por el estrecho de Anián (Clavijero, 1917b: 228). Los habitantes de tierras tropicales en cambio, pasaron por extensiones terrestres situadas en latitudes

ecuatoriales, que unían a América con el Viejo Mundo, las cuales desaparecieron (Clavijero, 1917b: 237). Quedaban, sin embargo, casos que no se podían explicar ni con esta hipótesis extensionista. Se pregunta Clavijero como pudieron llegar a América los perezosos, conocidos entonces como pericos ligeros, tan lentos en sus movimientos, y en cambio no llegaron las veloces gacelas (Clavijero, 1917b: 240). Sin embargo, más le hubiera valido a Clavijero haber declarado desconocida la causa de la ausencia de animales domésticos en América, nativos del continente euroasiático, que la pueril explicación que dio. Propuso que animales como las ovejas, cabras, caballos y asnos no llegaron a América debido a que fueron retenidos por los hombres, que ya los habían sometido a esclavitud inmediatamente después del diluvio (Clavijero, 1917b: 242-243).

### **La expedición de Martín Sessé**

Esta expedición se realizó de 1787 a 1803, cubriendo *grosso modo* el territorio actual de México, el oeste de los Estados Unidos, Guatemala y las áreas septentrionales hasta la isla de Vancouver y fue más o menos simultánea con la de Alejandro Malaspina, la cual cubrió las posesiones ultramarinas de España (Navarro-Sigüenza et al, 2007: 809). Cuando Sessé prepara su expedición, su propósito no se limita a aumentar el conocimiento de las producciones naturales de la Nueva España y a perfeccionar e ilustrar la obra del protomédico Francisco Hernández, sino que expresamente persigue el fin de mejorar a través del conocimiento de las plantas medicinales las condiciones sanitarias tanto de la colonia como de la metrópoli (Maldonado, 2000: 6). Sus intenciones causaron inquietud entre el Establishment del protomedicato virreinal, que alejado de la madre patria, había llevado el estado de salud de la población a una condición lamentable. Se había prolijado la corrupción, proliferaban los impostores que se hacían pasar por médicos y no había ningún control sobre los medicamentos (Maldonado, 2000: 19). Pero la expedición también produjo discusión académica, como la que se dio entre Alzate y Vicente Cervantes. Cervantes era el discípulo predilecto del director del



Jardín Botánico de Madrid y encargado de la política científica de la Ilustración española, Don Casimiro Gómez Ortega. Fue Cervantes quien introdujo la botánica linneana en México. Después de la expedición de Sessé, se quedó a vivir en la colonia novohispana hasta su fallecimiento. Su intención era impartir una clase de botánica actualizada, es decir, que tomara como fundamento de clasificación botánica del nuevo sistema de Linneo. Sin embargo, Alzate no estaba de acuerdo, pues consideraba que era mejor la botánica novohispana, pues estaba basada en la amplia tradición indígena, la cual había desarrollado un mejor sistema nomenclatural que el linneano, fundamentado en un rico bagaje de conocimiento teórico-práctico (Moreno, 1972: 368; Maldonado, 2000: 46).

“Perdòneme la memoria del célebre Linneo, si digo que sus profundos conocimientos, mas han perjudicado al verdadero conocimiento de las plantas, que nos han hecho felices” (Alzate, 1831, Tomo I: 20).  
 ¿De qué sirve —se pregunta Alzate— agrupar en un mismo género plantas con propiedades diametralmente opuestas, como la cicuta y el perejil, solo por poseer estructuras similares?

Debido a que la expedición de Sessé-Mociño tenía principalmente el objetivo de descubrir plantas potencialmente medicinales, la atención de los historiadores se ha concentrado más en los resultados botánicos. Desafortunadamente, los resultados ornitológicos de la expedición Sessé-Mociño quedaron en el olvido durante más de 200 años (Puig-Samper y Zamudio, 1998: 252).

Cuando Mociño reporta los resultados de la expedición, todavía no existe esa preocupación que encontraremos posteriormente en Humboldt y sobre todo en Wallace, de precisar tanto la identidad taxonómica como el sitio de colecta de ejemplares. Por ejemplo, Mociño asignó al zanate, *Quiscalus mexicanus*, el nombre de *Corvus senegalensis*, un ave africana (Navarro et al., 2007: 819); todavía no se conocía la ley de Buffon ni había surgido el concepto de regionalización biótica. Fueron Humboldt y posteriormente Lyell quienes reconocieron a Buffon como el autor de la idea de

que en diferentes lugares hay diferentes especies, la cual propuso desde 1761 (Nelson, 1978: 273).

De cualquier manera, la expedición de Sessé, junto con la fundación de una cátedra de botánica y de un Jardín botánico, representó un gran impulso para el desarrollo de la ciencia novohispana.

En la segunda mitad del siglo XIX, los gobiernos liberales del México independiente privilegiaron la enseñanza de la historia y la geografía, pues tanto el conocimiento del pasado como el del territorio eran fundamentales para construir el sentido de pertenencia a una nación, para lo cual era esencial ubicarla en tiempo y espacio (Moncada y Escamilla, 2012).

A continuación, se abordarán tres grandes estudiosos de la biogeografía del siglo XIX que contribuyeron de manera importante al reconocimiento de los patrones biogeográficos. Primeramente, Humboldt, quien a partir del reconocimiento de formas de vida realiza una regionalización incluyendo la biota de México. En segundo lugar, se estudiará a Augustin de Candolle, quien reconoce una diferencia fundamental entre las causas históricas y las ecológicas, lo cual da un giro al estudio y reconocimiento de los patrones biogeográficos. Por último, se trata a Alfred Russel Wallace, quien hace una regionalización bajo el paradigma de la teoría de la evolución.

Con Humboldt y A. P. de Candolle, el enfoque adoptado para estudiar la distribución espacial de los organismos sufre un cambio marcado. Ya no es la mera compilación de información sobre la distribución de los organismos su interés principal, como lo había sido de naturalistas anteriores, como Linneo, Willdenow y Zimmermann (Ebach, 2015: 4-5). Surge ahora el interés de elaborar un esquema teórico-conceptual que le dé sentido a la gran cantidad de información recopilada sobre la distribución de los diferentes taxones (Kinch, 1980: 91). Con De Candolle, la distribución forma diferentes unidades que pueden ser clasificadas en regiones (Ebach, 2015: 26). Ahora ya son perceptibles ciertos patrones que antes habían pasado desapercibidos. El nuevo enfoque busca explicar las causas de los patrones biogeográficos.

Humboldt se interesó principalmente en reconocer tipos de vegetación, así como los factores físicos, químicos y biológicos que definían un área. Su enfoque, al igual que el de De Candolle, implica una visión multidisciplinaria, necesaria para entender los patrones biogeográficos. Con Humboldt y De Candolle se inicia una tradición interesada en la clasificación, la cual continuaría Wallace, es decir, en encontrar divisiones naturales de la superficie terrestre, así como en dilucidar las relaciones entre ellas. Humboldt empleó como criterio de clasificación las formas vegetales, a diferencia de De Candolle, quien las agrupó de acuerdo a la taxonomía linneana. Se pueden distinguir así dos enfoques en la geografía vegetal del siglo XIX: uno que estudiaba la distribución de las formas vegetales y otro que estudiaba la distribución de los taxones. Mientras que la regionalización botánica que hace De Candolle exige como requisito una buena base taxonómica, la de Humboldt no (Ebach, 2015: 10, 12, 39). Ambos coinciden en distinguir que las distribuciones de los organismos forman unidades que pueden ser clasificadas en regiones (Ebach, 2015: 26). Ambos se interesaron en buscar leyes que explicaran la distribución a partir de la cuantificación de factores ambientales.

### **La Exploración de Humboldt**

El impacto de Humboldt sobre las ciencias naturales en América fue crucial. Se ha dicho que fue el último y uno de los más destacados representantes del ideal de conocimiento universal que persiguieron los europeos de la Ilustración. De las más de 500 obras que publicó, sin contar más de 35,000 cartas y nueve volúmenes inéditos sobre su visita al continente americano sobre temas de las ciencias sociales, físicas y biológicas (Wionczek, 1971: 17), nos restringiremos aquí a analizar las aportaciones que hizo al conocimiento sobre la distribución espacial de los seres vivos. Poco se ha destacado que hubo dos factores fundamentales para incentivar a Humboldt durante su estancia en América: (1) la

diversidad de condiciones físicas y biológicas y (2) el efecto sinérgico que tuvieron los naturalistas americanos con los que interactuó, quienes le proporcionaron un bagaje de conocimientos acumulado a través de expediciones y colecciones de especímenes y minerales que lo impactaron profundamente.

Con Humboldt aparece ya un interés directo y explícito por conocer la distribución geográfica de la vegetación. Discípulo de Karl Ludwig Willdenow, Humboldt heredó de su maestro su pasión por el conocimiento de la geografía de las plantas (Zamudio y Butanda, 1999: 37). Siempre que él y Bonpland colectaban una planta, ponían especial cuidado en registrar su ubicación espacial. Su trabajo no se limitaba a procedimientos técnicos para la preservación de los ejemplares vegetales, sino que de manera metódica los ordenaban dentro del sistema linneano, y cuando se encontraban con especies nuevas, las clasificaban y las nombraban, registrando la altura, la latitud y la longitud donde las habían encontrado. Humboldt hizo un gran aporte no solo al desarrollo de la geografía (StevensMiddleton, 1956: 12), sino también al de la geografía de las plantas. Hizo mapas sorprendentemente precisos y rigurosos (Labastida, 2004: 26-27). Incluso una de las cartas geográficas que elaboró, la cual fue editada en París en 1811, se tomó más de tres décadas después como referencia para establecer los límites entre México y los Estados Unidos, así como las fronteras de Texas ante la inminencia de la invasión norteamericana (Wionczek, 1971: 18).

Humboldt fue un naturalista innovador, pues se percató que el conocimiento de la distribución geográfica de las plantas, un campo de estudio prácticamente desconocido, prometía descubrir un aspecto de enorme interés, como lo era el conocer las relaciones generales entre las plantas, lo cual trascendía el mero análisis anatómico de sus partes con fines clasificatorios. En realidad, Humboldt estaba interesado en medir todo aspecto de la naturaleza que variara geográficamente, desde el magnetismo hasta la composición de las comunidades vegetales, pasando por la luminosidad solar e incluso la de las estrellas. En su *Ensayo sobre la*

*Geografía de las Plantas*, Humboldt hace una crítica, encubierta con diplomacia, sobre la práctica prevaleciente entre los botánicos, quienes se “... occupent presque exclusivement de la découverte de nouvelles espèces de plantes, de l’étude de leur structure extérieure, des caracteres qui les distinguent, et des analogies qui les unissent en classes et en familles” [“ocupan casi exclusivamente del descubrimiento de nuevas especies de plantas, del estudio de su estructura exterior, de las características que las distinguen, y de las analogías que las unen en clases y en familias.”] (Humboldt, 1805: 13-14). Entendemos que lo que está haciendo Humboldt es una crítica contra el interés predominantemente taxonómico de los botánicos, y aunque reconoce la importancia de ese trabajo, el suyo se centró en un aspecto muy distinto y poco estudiado, es decir, en conocer los patrones generales de la distribución espacial de la vegetación y las asociaciones que formaban, así como establecer sus límites altitudinales de distribución en la cima de las cordilleras (Humboldt, 1826: v). Humboldt menosprecia ese enfoque que concibe el estudio de la naturaleza como mera acumulación de hechos aislados, ya que ello no permite ver lo más interesante, que es el entramado entre ellos, las relaciones generales que explican el orden del mundo (Humboldt, 1826: 391). Más bien, le interesa conocer la relación entre las plantas con el suelo que ocupan y con el aire que respiran (Humboldt, 1826: vi). Quiere saber por qué al lado de una costa estéril, se encuentra una cordillera montañosa cubierta de verdor, cuál es la orientación de las cordilleras, cuál es su constitución geológica, el clima particular de cada zona, la vegetación y la influencia que ejercen estos aspectos sobre las formas y costumbres de los seres orgánicos, los vínculos entre la naturaleza inanimada y los organismos (Humboldt, 1826: ix-x). El descubrir los patrones biogeográficos y ecológicos era lo que podía dar identidad propia a la vegetación de distintos países, y este conocimiento no se lograba con un enfoque linneano, el cual se interesaba principalmente en clasificar, describir y nombrar a las especies que Dios había creado con el fin de construir un ordenamiento meramente formal.

Ya anteriormente, Buffon había criticado el sistema de Linneo, al cual consideraba como un mero artificio que existía en la mente de los taxónomos sin representar entidades naturales (Sloan, 1976: 360).

Desde su temprano paso por Tenerife, en su ascenso al volcán Teide, Humboldt destaca ya la existencia de un patrón general en la distribución altitudinal de las plantas. Establece que su límite superior varía dependiendo de la distancia de las áreas al ecuador, que a su vez depende de la oblicuidad con que llegan los rayos del sol. Aunque declara que se desconoce el límite de su distribución inferior, encuentra una simetría especular entre los musgos y líquenes que habitan tanto las frías rocas de los terrenos elevados como las bóvedas de las minas y las grutas subterráneas. Distingue dos grupos de plantas, aquellas que viven en solitario y otras sociales, de vida gregaria, que forman enormes extensiones.

Reconoce que el estudio de la geografía de las plantas proporciona valiosa información para investigar posibles uniones pasadas entre masas terrestres, así como para conocer qué islas estuvieron antes unidas a ciertos continentes. Humboldt estuvo durante un año (1803-1804) en la Nueva España, que entonces abarcaba desde los estados norteros que se anexaron los Estados Unidos de Norteamérica hasta Guatemala. Reconoce patrones de disyunción, como la similitud entre especies vegetales de Asia Oriental con las de México y California (Humboldt, 1805: 19); reconoce también casos de cosmopolitismo, como el de algunas criptógamas y el de la especie humana (Humboldt, 1805: 21).

La distribución espacial de las plantas en tiempos pasados permite conocer la migración que han sufrido. Se descubre por ejemplo cuáles formas petrificadas de plantas equinociales habitaron antes las heladas tierras del norte (Humboldt, 1805: 22). Humboldt se plantea la pregunta de cuál fue el origen, la primera patria de los vegetales útiles al hombre, así como la de los animales, cuestión que liga a la geografía de las plantas con la historia política del hombre (Humboldt, 1805: 29-30).

Hace una distinción de quince tipos de vegetación, distinguibles por su fisonomía. Esta clasificación difiere de la que

hacia la botánica descriptiva, que agrupaba las plantas según la semejanza entre sus partes más pequeñas y esenciales, es decir, las relacionadas con la fructificación (Humboldt, 1805: 31-32).

Humboldt colectó en América unos 6,000 especímenes que incluían plantas, semillas, conchas e insectos (Humboldt, 1826: xiii). Adoptó con especial atinencia la tecnología de punta de su época para determinar la altura sobre el nivel del mar de las plantas, la humedad, la temperatura, la salinidad de los océanos, la carga eléctrica y el grado de transparencia del aire. Recopiló numerosas observaciones astronómicas, geodésicas y barométricas e incluso llevaba un sextante diseñado por Troughton del tamaño de una caja de rapé, el cual era su favorito durante sus expediciones en canoa (Cannon, 1971: 25). Argumentó que las generalizaciones que hacía se basaban en mediciones precisas y verificables y esto no era un asunto menor en la Nueva España, que tenía una dependencia doble para conseguir el instrumental que se fabricaba en ciudades europeas, principalmente en Londres, pues dependía de la metrópoli, que a su vez dependía del resto de Europa (Glick, 1989: 49).

Humboldt es el primero en reconocer a Buffon como al naturalista que se percató por vez primera del patrón más general en la distribución de los organismos, es decir, que en áreas diferentes habitan especies diferentes, patrón al que denomina “ley de Buffon”. Por ejemplo, reconoce que el nopal es exclusivo de América como los brezos lo son del Viejo Mundo (Humboldt, 1826: 214).

El conocimiento adquirido con las expediciones a la Nueva España fue fundamental para Humboldt. Al preparar su viaje, consultó el material que había sido enviado de la colonia a la metrópoli. Casimiro Gómez Ortega le permitió revisar los ejemplares del Real Jardín Botánico de Madrid adquirido en las expediciones de Ruiz y Pavón a Perú y Chile (1777-1788), de Sessé, Mociño y Cervantes a la Nueva España (1787-1803), de Née, Haenke y Pineda, como parte de la expedición de Alejandro Malaspina e incluso de lo poco que envió Mutis de su expedición a Nueva Granada (Zamudio y Butanda, 1999: 37).

Humboldt, desde su misma llegada a Cumaná, Venezuela, quedó impactado por las maravillosas formas vegetales, las cuales le eran completamente desconocidas hasta entonces. Se asombró con la exuberante diversidad de orquídeas de los profundos valles peruanos, conoció las particularidades geológicas y mineralógicas del Nuevo Mundo, a sus aborígenes y a sus variadísimas producciones naturales. Prosiguió a Cuba y después a Colombia, donde conoció a José Celestino Mutis y a su vastísima biblioteca botánica, recorrió los Andes y encontró la sucesión altitudinal de las comunidades vegetales, la cual ya había estudiado antes Mutis. Se basó en los mapas elaborados por Maldonado y por Requena en la segunda mitad del siglo XVIII, que le sirvieron de base para elaborar los propios añadiendo precisiones y correcciones.

Fue precisamente con el conocimiento de la biodiversidad americana que escribió en Guayaquil su *Ensayo sobre la geografía de las plantas*, que apareció publicado en París en 1805. Es una obra fundacional de la biogeografía que presenta la visión madura de Humboldt sobre una naturaleza unificada (Jackson, 2009: viii).

Posteriormente, en su visita a la Nueva España, quedó impresionado con el grupo de intelectuales y las instituciones científicas. A través de Vicente Cervantes, conoció el material de herbario colectado en la expedición de Sessé, albergado en el Jardín Botánico de la Ciudad de México. De nuevo quedó maravillado de la riqueza y diversidad de la flora mexicana. Cruzó el país de costa a costa. Llegó a México por el puerto de Acapulco, de modo que tuvo que cruzar la Sierra Madre del Sur para llegar a la capital de la Nueva España. Posteriormente, viajó de la capital hacia el puerto de Veracruz. En el tramo entre Perote y Veracruz, Humboldt consignó los límites de distribución de algunas especies de pinos y encinos. Humboldt siempre reconoció el valioso conocimiento que le brindaron los naturalistas americanos.



## Augustin P. De Candolle

Augustin Pyramus De Candolle nació en Ginebra, Suiza en 1778, justo el año en que murió Linneo. Desde niño destacó por su talento para hacer versos, tanto en francés como en latín y en su pasión por el estudio de la historia. Sin embargo, posteriormente la botánica se convertiría en la pasión dominante de su vida (Anónimo, 1842: 253). En 1795 viajó a París, donde tuvo la oportunidad de asistir a las lecciones del gran Cuvier y donde se hizo amigo de dos de los más reconocidos botánicos, Lamarck y *Desfontaines*, este último experto en la flora del norte de África. Poco antes de cumplir los 20 años, ya había publicado su *Historia de las Plantas Suculentas* (Emerson, 1842: 217). Colaboró con Lamarck en la publicación de la *Flora Francesa*. De Candolle siempre les mostró, sobre todo a este último, su gratitud y afecto. En París estudió fisiología y en 1805 publicó su curso de Fisiología Vegetal en el prefacio de sus *Principes de Botanique*. Comisionado por el gobierno francés, hizo un amplio estudio de la flora francesa, ordenándola según los modernos principios de clasificación (Anónimo, 1842: 254). Una anécdota revela su entusiasmo por la botánica. Cuando había ya regresado a Ginebra, recibió una *Flora de México*, que le había sido prestada por unos pocos días. El aprecio que sentían por él sus coterráneos se manifestó cuando, a petición de De Candolle, recibió en solo ocho días un millar de dibujos realizados por amateurs que voluntariamente apoyaron su iniciativa de aprovechar el préstamo. De Candolle se distinguió siempre como promotor de obras de beneficio social, así como de las bellas artes, la educación pública y el mejoramiento de las leyes. Generoso como pocos, puso a disposición su enorme biblioteca a los estudiosos de la naturaleza. Su principal compromiso, como liberal vanguardista de su tiempo, fue el avance de la ciencia y el mejoramiento social, resultándole indiferente que lo hiciera él mismo o cualquier otro. La muerte de Cuvier le dejó gran impresión, sobre todo porque su propia salud se había ido

deteriorando, de modo que se dedicó con renovado vigor a tratar de terminar sus proyectos científicos. Finalmente, murió en 1844, a los 64 años de edad (Anónimo, 1842: 256).

La gran ambición de De Candolle fue construir un sistema natural. Se apegó rigurosa y metódicamente a los principios baconianos, examinando con todo detalle cada especie, extrayendo los caracteres propios de cada una, haciendo después lo mismo con cada género, seleccionando los caracteres propios de cada uno, y haciendo lo mismo con las familias. En su pretensión de buscar con ahínco un sistema natural, está implícita su insatisfacción por el sistema de Linneo. Buscó articular una serie de reglas para la construcción de una clasificación natural, aunque el código que para ello empleó no tuvo fundamento suficiente. La teoría que intenta construir gira en torno a su doctrina de la simetría, que fue su aportación más original, la cual consistía sucintamente en encontrar lo que hoy llamaríamos homologías mediante el examen minucioso de la relación espacial entre los caracteres (Álvarez-López, 1950: 9). De Candolle considera que “La teoría de la clasificación natural no ha sido aun convenientemente expuesta en ninguna obra, incluso en aquellas que le han hecho realizar los más grandes progresos” (Álvarez López, 1950: 10). Es decir, no está conforme con el sistema sexual de Linneo, aun cuando el propio Linneo fue el primero en reconocer que su método era artificial. En su *Philosophia botánica*, De Candolle incluye una Teoría de las Clasificaciones. La organografía, según De Candolle, es el fundamento de toda la teoría de la clasificación (Álvarez- López, 1950: 20). Un método natural sería para De Candolle aquel que ordenara a los vegetales tomando en cuenta todas sus semejanzas anatómicas, así como su importancia relativa, criterios que adopta, por cierto, de los De Jussieu, tanto de Bernard como de Antoine L. (Álvarez- López, 1950: 23-24).

Aunque conocía las ideas transformistas de Lamarck, De Candolle fue un fijista convencido. Adoptó esa idea tan común entre los naturalistas de su tiempo, según la cual las especies podían variar solo en caracteres que no fueran los esenciales, de modo que

se podían formar variedades de una misma especie, producidas por la influencia de las condiciones ambientales, pero nunca esas variaciones trascendían el límite de especie.

Si bien no se dedicó de lleno al estudio de la distribución geográfica de las plantas, regresó recurrentemente a esta rama de la historia natural y ensanchó el marco teórico de esta disciplina (Drouin, 2005: 6). De Candolle definió a la geografía botánica como: “l’examen des causes physiques qui, modifiées par la nature particulière des êtres, déterminent chacun d’eux à vivre dans un lieu déterminé” [el examen de las causas físicas, las cuales, modificadas por la naturaleza particular de los seres, determinan a cada uno de ellos para vivir en un lugar determinado] (De Candolle, 1813: 20). En su artículo *Geografía Botánica*, que apareció en el *Diccionario de Ciencias Naturales* (De Candolle, 1820), reconoció a Linneo el haber hecho la distinción entre el lugar de procedencia de las plantas, es decir, la *habitación*, de las condiciones particulares que existen en las localidades en las que se presentan, es decir, su *estación*. Con esta distinción conceptual, deslindó las causas ecológicas de las causas históricas, lo cual esclareció en gran medida la forma de entender los patrones fitogeográficos. Dividió la superficie terrestre en 20 grandes regiones fitogeográficas, definidas por especies aborígenes, confinadas a un área por barreras naturales, por temperatura o por otras especies que no les permiten extenderse. Estas regiones podían distinguirse esencialmente por sus especies *aborígenes* o bien legítimamente por un conjunto único de especies, aunque ninguna fuera aborígen. Así, a pesar de su concepción estática de las especies, De Candolle le dio una dimensión temporal, es decir histórica, al estudio de la biogeografía con su concepto de habitaciones (Llorente et al., 2000: 259-261).

### **México en la regionalización de Alfred R. Wallace**

Con Wallace aparece ya claramente expresada la idea de que el estudio de la distribución geográfica de los animales puede ayudar a cubrir los grandes huecos revelados por la geología sobre la historia pasada de la tierra (Wallace, 1876, Vol. I: v-vi).

A Wallace le pareció que otras obras publicadas que trataban sobre la distribución geográfica de los animales eran insatisfactorias, ya que se basaban en una elección un tanto arbitraria de ciertos hechos, sin valorar su importancia y que mezclaba confusamente grupos de animales de distinto rango de la jerarquía taxonómica. Ponía como ejemplo el libro de Andrew Murray, *Geographical Distribution of Mammals*, en el que el autor presentaba mapas que no mostraban la distribución de grupos de un rango fijo, sino que incluían grupos de diferentes rangos; algunos mostraban el área de distribución de una sola especie de un género particular, otros mostraban secciones de géneros, otros de géneros completos, otros mostraban porciones de familias, otros, familias enteras, y otros más mostraban la distribución de órdenes. El resultado era caprichoso, pues se omitían por completo muchos géneros, algunas familias se combinaban o bien se representaban solamente por los géneros más importantes.

Por ello, lo que intenta Wallace en *The Geographical Distribution of Animals* es dar un tratamiento uniforme al estudio, evitando además una selección parcial de hechos. Desde un principio, Wallace establece que tratará a los vertebrados terrestres a nivel de familia, incluyendo la distribución geográfica de todos los géneros, hasta donde lo permita la información disponible. Advierte que no trata la distribución geográfica a nivel de especie, debido a que son muy numerosas, por lo que sería inoperante abordarlas y porque además representan las unidades más recientes de la evolución, lo cual es inconveniente para conocer etapas más antiguas de la historia de la tierra (Wallace, 1876, Vol. I: vi-vii).

Desarrolla un sistema que delimita no solo a las grandes regiones biogeográficas, sino también las subregiones, y además de abordar la fauna actual, presenta un resumen de la distribución de los mamíferos extintos. Hace una relación entre los mamíferos actuales y los pasados, aunque advierte que existen muchas incertidumbres sobre la distribución de los mamíferos desaparecidos (Wallace, 1876: viii).

En la introducción a su obra, Wallace presenta de entrada algunos conceptos básicos de la biogeografía. Distingue las *estaciones y las habitaciones*, conceptos que retoma de Augustin de Candolle, aunque no lo cita; también distingue los conceptos de *especies representativas*, que son similares entre sí y se van remplazando espacialmente y los *tipos* de animales, que no se parecen a otros animales; las primeras revelan cambios recientes y un origen en las mismas localidades o bien en localidades cercanas, donde se presentan sus especies similares, mientras que los tipos representan cambios muy antiguos (Wallace, 1876: 4). Ello no es más que la consecuencia lógica de la llamada ‘ley de Sarawak’ que había propuesto antes de descubrir el principio de la selección natural, la cual proponía textualmente que “Every species has come into existence coincident both in time and space with a pre-existing closely allied species” [cada especie surge coincidiendo en espacio y tiempo con otra especie pre existente estrechamente relacionada] (Wallace, 1855: 196).

Wallace hace una revisión de las causas que han ocasionado los patrones biogeográficos observables. Primero refuta la tan difundida idea de que la distribución de los animales se relaciona con la diversidad de climas y de vegetaciones. Si bien hay muchos hechos que la apoyan, como, por ejemplo, que en la zona templada habitan zorras, lobos, conejos, ovejas, castores, marmotas y gorriones; que los tapires y venados viven en el bosque o que las gacelas, el camello y el avestruz viven en el desierto, cuando se profundiza el análisis se revela que esta explicación es completamente insuficiente. Existen áreas con condiciones muy similares en clima y condiciones físicas que, sin embargo, muestran especies animales completamente diferentes. Por ejemplo, la parte ecuatorial de África y Sudamérica son muy similares en clima y están cubiertas por una vegetación exuberante, y sin embargo, sus animales son ampliamente distintos; al oriente del Atlántico habitan elefantes, monos, leopardos, gallinas de guinea y turacos, los cuales son reemplazados en Sudamérica por tapires, monos de cola prensil, jaguares, hocofaisanes y tucanes (Wallace, 1876, Vol I: 5).

Cuando se examinan áreas amplias, se descubre un patrón consistente: especies diferentes, aunque estrechamente relacionadas, se encuentran en los lados opuestos de grandes barreras que impiden su migración. Por ejemplo, a ambos lados de los Andes y de las Rocallosas, casi todos los mamíferos, aves e insectos son especies distintas. Lo mismo ocurre en las riveras opuestas de ríos caudalosos. Esto se explica por el proceso de desarrollo o transmutación. Todos los animales se han producido de otros que los precedieron. Ello derrumba la vieja noción de que cada especie fue especialmente creada como existe actualmente en un tiempo y un lugar particular (Wallace, 1876, Vol I: 6-7).

Tanto las características de la superficie terrestre como las especies van cambiando muy lentamente, de modo que la distribución actual de los animales en las diferentes áreas de la superficie terrestre es el resultado de las revoluciones del mundo orgánico e inorgánico. Las diferencias entre los tipos de animales dependen del tiempo de aislamiento mediante barreras (Wallace, 1876, Vol. I: 7). Si el aislamiento ha llevado mucho tiempo, conducirá a formas completamente diferentes, mientras que si ha sido reciente, producirá formas que aún se parecen mucho. Por ello, la distribución de plantas y animales revela en gran medida la historia pasada de la tierra. Nos puede contar cuáles son las características más antiguas y más permanentes de la superficie terrestre, así como las más recientes, nos puede indicar dónde hubo islas o continentes actualmente hundidos bajo los océanos. Por tanto, la biogeografía es un complemento invaluable para la geología. Pero para entender la distribución actual de los organismos, también es necesario conocer las capacidades de dispersión de los distintos grupos, así como la naturaleza de las barreras más efectivas que evitan ampliar sus áreas de distribución (Wallace, 1876, Vol. I: 8).

Wallace establece como una condición necesaria para poder comparar las distintas áreas mediante las floras y faunas que albergan, el tener un sistema de regiones y subregiones (Wallace, 1876, Vol. I: 9). Asimismo, le concede la mayor importancia a la

indagación del país de origen, o como él lo llama, el *hábitat* de un animal, para develar con mayor detalle la historia de la vida sobre la Tierra. Considera que para poder conocer esta historia, es de la mayor importancia conocer tres aspectos: 1) el país de origen, o *hábitat* de un animal, 2) su área de distribución, tanto actual como pasada y 3) su edad geológica (Wallace, 1876, Vol. I: 50-51).

En un artículo publicado un año después de su libro sobre la distribución geográfica de los animales, Wallace (1877) sintetizó el esquema que había desarrollado para explicar la distribución espacial de la vida. Expone las conclusiones a las que llegó respecto a la historia pasada y las relaciones entre las grandes regiones en que se dividía la superficie terrestre.

La primera conclusión es que toda la evidencia física, geológica y paleontológica disponible en su tiempo, señala que las grandes masas terrestres del hemisferio norte son de gran antigüedad, y son las áreas en donde se han desarrollado las formas superiores de vida. En la larga serie de formaciones geológicas del Terciario, presentes tanto en Europa, Asia y Norte América, se encuentra una sucesión de formas vertebradas, que incluyen los tipos superiores que han existido sobre la tierra. Se encuentran allí los ancestros de las formas actuales y cuando retrocedemos aún más en el pasado, encontramos los ancestros de esos ancestros, actualmente confinados a las masas terrestres del hemisferio sur. Vemos que, a principios del Terciario, habitaban Europa (y probablemente Norte América) no solamente los representantes de los elefantes y rinocerontes, sino también los monos del África occidental, los lémures de Madagascar, los edentados africanos y sudamericanos, así como los marsupiales de Australia y Sudamérica. Estos hechos lo llevan a concluir que durante todo el Terciario, y quizá durante gran parte del Secundario, ya existían las grandes masas terrestres norteñas, y que precisamente allí y no en otras áreas se desarrollaron los tipos sucesivos de vertebrados, desde los más inferiores hasta los más superiores. En el hemisferio sur parecen haber existido tres masas continentales importantes y muy antiguas, que aunque tuvieron variaciones en su extensión a lo largo del tiempo, siempre

mantuvieron su identidad y se corresponden con las masas actuales de Sudáfrica, Sudamérica y Australia. Cada una estuvo unida alguna vez con alguna parte de las tierras norteñas, por donde fluyeron oleadas sucesivas de vida. Parece que Australia solo estuvo unida una vez, a mediados o fines de la época Secundaria, cuando recibió los ancestros de monotremas y marsupiales. Por su parte, tanto Sudáfrica como Sudamérica parecen haber tenido varias uniones y separaciones, permitiendo primero el arribo de formas inferiores (Edentata, Insectivora y lemúridos), posteriormente de roedores y pequeños carnívoros, y al último de los tipos superiores de Primates, Carnivora y Ungulata.

Al menos durante todo el Terciario<sup>1</sup>, el hemisferio norte parece haber estado dividido, como actualmente, en un continente oriental y otro occidental, siempre cercanos e incluso a veces unidos por el norte, permitiendo gran intercambio entre sus respectivas faunas, aunque manteniendo su identidad, con cada fauna desarrollando sus propias familias y géneros, con igual grado de superioridad, y generalmente pertenecientes a los mismos órdenes. Durante el Eoceno y el Mioceno, la distinción de las regiones Paleártica y Neártica fue más marcada que en la actualidad, según puede deducirse por lo que se conoce de las faunas y floras que poseían. Por ejemplo, la flora cretácica de Norte América, no contiene Proteaceae ni *Pandani*. (Wallace, 1877: 158).

Así, una conclusión es que las floras de las regiones Neártica y Paleártica fueron en la antigüedad claramente distintas (Wallace, 1877: 160). En cambio, los continentes sureños han derivado la mayor parte, si no es que toda su fauna, de vertebrados del norte (Wallace, 1877: 161).

La región Neotropical probablemente sufrió fluctuaciones importantes en los tiempos tempranos, aunque indudablemente estuvo completamente aislada durante largos períodos. Allí se desarrollaron y diversificaron tipos de mamíferos como los edentados o tipos de aves paseriformes como los Formicáridos. Sin embargo, ha

1. En la terminología común en tiempos de Wallace, se denominaba eras Primaria, Secundaria y Terciaria a las que actualmente se denominan eras Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica.



recibido oleadas sucesivas de inmigrantes de tipos superiores desde el norte, que se han mezclado en diferentes grados con las formas inferiores. Primero deben haber llegado algunos tipos de primates, de los cuales se desarrollaron las dos familias peculiares que existen en América. Posteriormente llegaron llamas, tapires, venados y pecaríes, y probablemente al último llegaron los oposums y los caballos extintos. Cada una de las seis regiones tuvo su propia historia. Cada una está bien marcada por sus propias características zoológicas y están interconectadas de manera compleja, lo cual es necesario ir develando. No basta con relacionarlas por sus similitudes actuales, las cuales pueden oscurecer aspectos interesantes de su historia pasada.

Wallace aclara que las generalizaciones a las que llegó se basan casi exclusivamente en la distribución de los mamíferos, tanto actual como pasada, aunque tiene confianza en que se podrían aplicar a la distribución de todos los organismos terrestres, siempre y cuando se tomen en cuenta los medios de dispersión propios de cada grupo, así como su longevidad, para poder explicar las diferencias en su distribución. Sin embargo, refuerza el carácter general que tiene su sistema de regiones al resaltar que incluso para los insectos, un grupo completamente dispar al de los mamíferos, las regiones son las mismas o casi las mismas, y las discrepancias pueden explicarse por dos hechos, la mayor antigüedad y la mayor capacidad de dispersión de los insectos (Wallace, 1877: 162-163).

La razón por la que los botánicos no han llegado a un consenso sobre cuáles son las regiones fitogeográficas naturales, es que no han tomado en cuenta los cambios que han sufrido las grandes masas terrestres, los cuales solo pueden ser conocidos por la distribución pasada y presente de los animales superiores. Wallace es consciente de las grandes dificultades a las que se enfrentan los botánicos, debido a las enormes capacidades de dispersión de las plantas. Es por eso que no se esperaría que las regiones fitogeográficas estuvieran tan bien definidas como las de los animales y que se presenten anomalías y discrepancias que es necesario ir resolviendo. Sin embargo, las seis regiones también podrían ser bien caracterizadas por sus formas vegetales.

Las floras de América tropical, Australia y Sudáfrica nunca alcanzan Sudamérica. Es por tanto su fauna, constituida por una mezcla entre formas del norte y del sur, lo que hace que Wallace considere el área ocupada por México y Guatemala como una zona de transición (Wallace, 1876, Vol. II: 4-5). La denomina Subregión Mexicana o Norte América Tropical (Wallace, 1876, Vol. II: 51). Es una subregión relativamente pequeña que conecta a los continentes de Norte y Sur América. Su fauna tiene un carácter mezclado y no tiene un límite septentrional claro que la distinga. En un pasado reciente, esta subregión estuvo separada de Sudamérica, por lo que las mesetas altas de México y Guatemala fueron parte de la región Neártica, de modo que sus elementos neotropicales llegaron recientemente (Wallace, 1876, Vol. II: 58).

Wallace intenta, al igual que otros naturalistas, hacer una división de la superficie terrestre que corresponda a las regiones primarias más naturales. Divide las regionalizaciones que se han hecho en dos tipos: las que han hecho los geógrafos, que consisten en dividir la superficie del globo en continentes, y las que se han hecho de acuerdo al clima, delimitadas por paralelos latitudinales o bien por isotermas. Estas divisiones han sido mejores que no tener ninguna división, aunque evidentemente no son divisiones naturales. Sin embargo, han servido para resaltar algunos de los fenómenos más interesantes de la distribución animal. Reconoce a Sclater el haber hecho una división en seis regiones con base en la distribución de la clase Aves, que ha resultado mucho más natural. Esa es la que toma como base Wallace para desarrollar su propia regionalización (Wallace, 1876, Vol. I: 51-52). Establece los principios que han de guiar la construcción de un sistema de regiones zoológicas. Comienza por reconocer que no puede haber divisiones perfectas. Ello se debe a que las causas que han intervenido en la conformación actual de la distribución de los animales son muchas y complejas, por lo que existen muchas anomalías e irregularidades que arruinan la simetría de cualquier sistema rígido de regionalización.



Figura 1. Alfred R. Wallace: *Letters and Reminiscences*, Vol. II (Tomado de Marchant, J. 2006).

Existen dos objeciones que se pueden hacer a cualquier sistema que se proponga: primero, que las distintas regiones no sean del mismo rango, y segundo, que no sean aplicables a todas las clases de animales. Respecto a la primera, se ha visto que es imposible formar regiones de tal manera que cada una de ellas difiera del resto en igual grado o de igual manera. Siempre habrá alguna que supere a otras en el número de familias peculiares o en la posesión de más géneros característicos, o bien que se distinga por caracteres negativos, es decir, por ausencias de grupos y no por presencia de grupos característicos. Otra razón es que siempre habrá áreas con características zoológicas intermedias entre dos regiones bien delineadas, con pocas peculiaridades propias, o quizá con ninguna. En esos casos, siempre resultará difícil asignar esas áreas a alguna de las regiones con las que comparte géneros (Wallace, 1876, Vol. I: 53). Este es el caso precisamente cuando Wallace trata de definir la subregión Mexicana, pues encuentra que tiene pocos grupos exclusivos. El estudio de la distribución pasada sería clave para esclarecer estos casos problemáticos. Sin embargo, por lo pronto lo que Wallace hace es construir un sistema que sea inteligible, conveniente y con el que se esté acostumbrado, que haga más sencillo el recordar el conjunto de regiones y que se corresponda, hasta donde sea posible, con la distribución de los grupos de animales más importantes. La delimitación de las regiones de forma estricta también es imposible. El número de regiones debe ser reducido, por lo que conviene que se corresponda más o menos con los continentes. Su tamaño debe ser aproximadamente igual y además grande, porque un área extensa es una condición para la evolución de las distintas formas animales. La posesión de familias o géneros peculiares es el criterio principal para

distinguir diferentes regiones, aunque los caracteres negativos son igualmente importantes, siempre y cuando, resalta Wallace, estas ausencias no se deban a que existan condiciones completamente inadecuadas para los grupos ausentes, sino que su ausencia se deba a otras causas. Si un grupo habita una región y está ausente en otra, y si además no hay barreras de por medio, se puede estar seguro que las hubo en el pasado (Wallace, 1876, Vol I: 54).

En cuanto a la segunda objeción, la causa de que cualquier sistema de regionalización no corresponda con la distribución de todos los grupos de animales, se debe a que éstos tienen capacidades y medios de dispersión diferentes, así como habilidades distintas para colonizar otras tierras y multiplicarse. Con organismos que tienen las capacidades máximas de dispersarse, como algunos hongos y líquenes, o como algunos animales inferiores, cuya distribución es mundial, no tiene ningún sentido hacer regionalización. En cambio, en el otro extremo, existen animales como los perezosos o los lémures, los cuales dependen enteramente de que haya árboles para su subsistencia y son incapaces de atravesar siquiera una corta distancia desarbolada, o más aún, los moluscos terrestres, cuyo poder de locomoción tan limitado, su dependencia de sustratos calcáreos y la gran susceptibilidad que tienen a ser depredados, los colocan entre los menos capaces para dispersarse. Habiendo todo un margen de capacidades de dispersión entre estos extremos, se entiende que no es posible una regionalización que coincida con la distribución de todos los grupos (Wallace, 1976, Vol. I: 56).

### **Revista *La Naturaleza***

En México, una vez restaurada la república, durante el último periodo del régimen juarista, un grupo de intelectuales mexicanos fundó la Sociedad Mexicana de Historia Natural y su órgano de divulgación científica, *La Naturaleza*. Ésta es, sin duda, una fuente imprescindible para la revisión y estudio de las ideas sobre los patrones de distribución de las especies en la zona de transición mexicana.

La revista *La Naturaleza* fue una de las principales publicaciones científicas de carácter periódico en México desde mediados del siglo XIX y hasta inicios del siglo XX, en sus páginas se encuentran una enorme cantidad de artículos relacionados con la Historia Natural, disciplina que años más tarde se convertiría en la moderna Biología. La Sociedad Mexicana de Historia Natural (SMHN) se fundó el 29 de agosto de 1868 por un grupo de 10 eminentes naturalistas mexicanos, quienes celebraron la primera sesión el 6 de septiembre de 1868, en la cual se eligió al ingeniero Antonio del Castillo como primer presidente de la recién formada sociedad.

Una de las principales contribuciones de la SMHN fue el establecimiento de un espacio para la difusión de sus labores, lo cual dio lugar a la creación en 1868 de la revista intitulada “La Naturaleza de la Sociedad mexicana de Historia Natural”, de la cual Don Manuel M. Villada fue director y editor durante toda su existencia.

Según Gío-Argáez y Rivas (1993: 42), en “La Naturaleza” se dieron a conocer los primeros inventarios faunísticos y florísticos de México, lo cual significó un antecedente importante sobre los estudios de la Biodiversidad en México. Esta revista llegó a ser reconocida en el extranjero como una de las revistas científicas más importantes del nuevo mundo. Este órgano publicó un total de 690 artículos relacionados con la Historia Natural de México (Azuela, 1996: 69). Además de listas florísticas y faunísticas, en esta revista también se pueden encontrar trabajos de gran importancia donde se debaten ideas sobre la historia y origen de la biota mexicana, con los matices más diversos. Entre los principales autores mexicanos encontramos a Alfonso Herrera y su hijo Alfonso L. Herrera, a Manuel Villada, Alfredo Dugès y Mariano Bárcena. Ahí también se reprodujeron traducciones de autores importantes de ese siglo, que estudiaron el caso de México, como: Eugene Fournier, Martins, Grisebach, Hemsley, Sumicharst, Martens y Galleotti, entre otros. De igual manera, en esta revista se reprodujeron extractos de las obras de los naturalistas pioneros como Mariano Mociño, Pablo de la Llave y Vicente Cervantes, entre otros.

La SMHN tuvo una actividad sostenida, hasta 1914, año en que entró en receso y marcó el fin de su primera época, que abarcó casi un lustro de labores (1868- 1914). Los motivos principales de su decaimiento fueron, por un lado, la muerte sucesiva de sus fundadores y, por otra parte, el movimiento revolucionario de aquella época. La presencia de la SMHN es una de las etapas más interesantes del desarrollo de las Ciencias Naturales en México, las labores realizadas por esta institución son esenciales en cualquier intento de explicar el desarrollo de las ciencias biológicas en México (Guevara-Fefer, 2002: 22).



Figura 2. Historia Antigua de México (tomado de Calvigerio, Francisco, 1780, 2v. 20h de láms).

# Referencias



- Álvarez López, E. 1950. La doctrina de la simetría en A. P. de Candolle y los problemas fundamentales de la clasificación. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 9: 5-94.
- Alzate, J. A. 1831. Gacetas de Literatura de México. Tomo I. Reimpresión de Manuel Buen Abad. Hospital de San Pedro, Puebla. [https://books.google.com.mx/books?id=e9AEAAAAYAAJ&pg=PA90&sa=X&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.mx/books?id=e9AEAAAAYAAJ&pg=PA90&sa=X&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false).
- Alzate, J. A. 1831. Gacetas de Literatura de México. Tomo II. Reimpresión de Manuel Buen Abad. Hospital de San Pedro, Puebla. <https://books.google.com.mx/books?id=q9AEAAAAYAAJ&pg=PP5#v=onepage&q&f=false>.
- Alzate, J. A. 1831. Gacetas de Literatura de México. Tomo III. Reimpresión de Manuel Buen Abad. Hospital de San Pedro, Puebla. [https://books.google.com.mx/books?id=UKxLAQAAMAAJ&pg=PA9&dq=gaceta+de+literatura+de+Mexico&hl=es&sa=X&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.com.mx/books?id=UKxLAQAAMAAJ&pg=PA9&dq=gaceta+de+literatura+de+Mexico&hl=es&sa=X&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false).
- Alzate, J. A. 1768. *Diario Literario de Mexico*, Bibliotheca Mexicana, Mexico. en: <https://ia800800.us.archive.org/12/items/1983280.0001.001.umich.edu/1983280.0001.001.umich.edu.pdf>.
- Anónimo. 1842. Augustin Pyramus De Candolle. *The London, Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science* XX: 253-256.
- Anónimo. 2016. (Círculo de Estudios de Filosofía Mexicana), página web: <https://filosofiamexicana.org/2015/02/02/el-2-de-febrero-de-1799-fallecio-jose-antonio-alzate-y-ramirez/jose-antonio-alzate-y-ramirez/>.
- Azuela, B. L. F. 1996. Tres sociedades científicas en el Porfiriato. Sociedad Mexicana de Historia de la Ciencia y la Tecnología, Universidad Tecnológica de Nezahualcóyotl, Instituto de Geografía, UNAM, México. 217 pp.



- Bassols Batalla, Á. 1956. La geografía en México. *Revista Geográfica* 18(44): 52-64.
- Cannon, W.F. 1971. Bacon o Humboldt. *Revista de la Universidad de México* 3: 25-30.
- Clavijero, F. J. 1917a [1780]. *Historia antigua de México: sacada de los mejores historiadores españoles, y de los manuscritos y de las pinturas antiguas de los indios: dividida en diez libros e ilustrada con disertaciones sobre la tierra, los animales y los habitantes de México. Vol. 1.* Traducción del italiano por J. Joaquín de Mora y precedida por noticias bio – bibliográficas del autor por Luis González Obregón. Departamento Editorial de la Dirección General de las Bellas Artes, México.
- Clavijero, F. J. 1917b [1780]. *Historia antigua de México: sacada de los mejores historiadores españoles, y de los manuscritos y de las pinturas antiguas de los indios: dividida en diez libros e ilustrada con disertaciones sobre la tierra, los animales y los habitantes de México. Vol. 2.* Traducción del italiano por J. Joaquín de Mora y precedida por noticias bio – bibliográficas del autor por Luis González Obregón. Departamento Editorial de la Dirección General de las Bellas Artes. México.
- De Candolle, A-P. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux, 1ère éd.*, Paris, Déterville.
- De Candolle, A-P. 1820. *Géographie botanique*. En: Dictionnaire des Sciences Naturelles, Vol. 18: 359-422. Levrault. Paris.
- Drouin, J. M. 2005. Un botaniste philosophe : Augustin-Pyramus de Candolle (1778-1841). Actes du colloque "Voyages en botanique" des 16 et 17 juin 2005 à Besançon: 1-9. [http://www.livre-francomte.com/download.cgi?filename=accounts/mnesys\\_accolad/datas/cms/Drouin.pdf](http://www.livre-francomte.com/download.cgi?filename=accounts/mnesys_accolad/datas/cms/Drouin.pdf).
- Ebach, M. C. 2015. *Origins of Biogeography. The role of biological classification in early plant and animal geography*. Springer. Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Emerson, G. B. 1842. A notice of Prof. Augustin Pyrame de Candolle. *The American Journal of Science and Arts*, XLII(2): 217-227.
- Galindo y Villa, J. 1890. El Presbítero D. José Antonio Alzate y Ramírez. Apuntes biográficos y bibliográficos. Oficina Tip. De la Secretaría de Fomento. México. 28 pp.

- Guevara-Féfer, R. 2002. Los últimos años de la Historia Natural y los primeros días de la Biología en México: la práctica científica de Alfonso L. Herrera, Manuel María Villada y Mariano Bárcena. Cuadernos del Instituto de Biología, Instituto de Biología, UNAM, México. 211 pp.
- Gío-Argáez y Rivas, R. 1993. Contribución de la Sociedad Mexicana de Historia Natural al estudio de la Biodiversidad de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Volumen especial, Diversidad Biológica en México: 19-49.
- Glick, T. F. 1989. Imperio y dependencia científica en el XVIII español e inglés: La provisión de los instrumentos científicos. En: Peset, José Luis (Coord.). *Ciencia, vida y espacio en Iberoamérica*. Vol. III. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. Pp. 49-63.
- Gutiérrez de MacGregor, M. T. 1987. Impresiones sobre el desarrollo de la investigación geográfica en México. *Yearbook. Conference of Latin Americanist geographers*. Vol. 13: 87-94.
- Humboldt, A. 1822. Ensayo político sobre el Reino de la Nueva España. Tomo I. Traducido al español por Vicente González Arnao (1827). Imprenta de Jules Renouard, París.
- Humboldt, A. 1826. *Viage a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente hecho en 1799 hasta 1804*. Tomo I. Casa de Rosa. París.
- Humboldt, A. y A. Bonpland. 1805. *Essai sur la Géographie des Plantes; Accompagné d'un Tableau Physique des Régions Équinoxiales*. Levrault. Paris. <http://ia800503.us.archive.org/17/items/mobot31753002739909/mobot31753002739909.pdf>.
- Jackson, S. T. 2009. *Essay on the Geography of Plants. Alexander von Humboldt and Aimé Bonpland*. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.
- Kinch, M. P. 1980. Geographical distributional and the origin of life: The development of early. Nineteen-Century British explanation. *Journal of the History of Biology*, 13(1): 91-119.
- Kohut, K. 2008. Clavijero y las disputas por el Nuevo Mundo en Europa y América. *Destiempos* 3(14): 52-81.
- Labastida, J. 2004. Humboldt en la Nueva España. En: Erickson, Raymond; Mauricio A. Font y Brian Schwartz (Eds.). 2004. *Alexander von Humboldt. From the Americas to the Cosmos*. Pp. 25-39.

Bildner Center for Western Hemisphere Studies The Graduate Center. Nueva York.

- Llorente Bousquets, J., N. Papavero y A. Bueno Hernández. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* XXIV(91): 255-278.
- Maldonado Polo, J. L. 2000 . La expedición botánica a Nueva España, 1786-1803: el Jardín Botánico y la Cátedra de Botánica. *Historia Mexicana* L(1): 5-56.
- Mendoza Vargas, H. 2000. Alzate y la geografía francesa: El proyecto y las propuestas para la Nueva España. En: Rojas Rabiela, Teresa (Coordinadora). 2000. *José Antonio Alzate y la Ciencia Mexicana*. Instituto de Investigaciones Históricas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Sociedad Mexicana de Historia de la Ciencia y de la Tecnología. Morelia, Michoacán, México. Pp.207-220.
- Moncada Maya, J. O. y I. Escamilla Herrera. 2012. *Los libros de geografía en el México en el siglo XIX, ayudando a construir una nación*. Scripta Nova (Revista Electrónica) XVI (418).  
<http://www.ub.edu/geocrit/sn/sn-418/sn-418-31.htm>.
- Moreno de los Arcos, R. 1969. Catálogo de manuscritos científicos de la Biblioteca Nacional. *Boletín del Instituto de Investigaciones Bibliográficas* 1(1): 61-103.
- Moreno de los Arcos, R. 1972 “Las notas de Alzate a la Historia antigua de Clavijero”, en *Estudios de cultura náhuatl, México, vol. X*, UNAM. Instituto de Investigaciones Históricas.
- Moreno de los Arcos, R. 1999. Efemérides de José Antonio de Alzate . En: Alberto Saladino García y Juan José Saldaña (coordinadores). *José Antonio Alzate y Ramírez. Homenaje en el bicentenario de su fallecimiento*. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca. Pp. 11-20.
- Navarro-Sigüenza, A., T. Petterson, M. A. Puig-Samper, y G. Zamudio. 2007. The ornithology of the *Real Expedición Botánica a la Nueva España* (1787-1803): An analysis of the manuscripts of José Mariano Mociño. *Condor* 109: 808-823.

- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of the History of Biology*, 11: 269-305.
- Puig-Samper, M. A. y G. Zamudio Varela. 1998. Un manuscrito inédito de la *Real Expedición Botánica a la Nueva España* (1787-1803) sobre ornitología mexicana. *Asclepio* 50: 251-258.
- Sánchez Menchero, M. 2013. De La Vera Cruz, Fray Alonso. *Physica Especulatio* [1557]; *Del Cielo* [1557]. Investigación Bibliotecológica. 27(60): 213-219.
- Sebastiani, S. 2011. Las escrituras de la historia del Nuevo Mundo: Clavijero y Robertson en el contexto de la Ilustración europea. *Historia y Geografía* 19(37): 203-236.
- Sloan, P. R. 1976. The Buffon – Linnaeus controversy. *Isis* 67(3): 356-375.
- Stevens-Middleton, R. L. 1956. *La obra de Alexander von Humboldt en México. Fundamento de la Geografía Moderna*. Instituto Panamericano de Geografía e Historia. México. 269 pp.
- Wallace, A. R. 1877. The geographical distribution of animals: General conclusions. *The American Naturalist*, 11: 157-165.
- Wallace, A. R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Vol. I. Harper & Brothers. New York.
- Wallace, A. R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Vol. II. Harper & Brothers. New York.
- Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. *Annals and Magazine of Natural History*, 2nd Series, 16:184–196.
- Wionczek, M. S. 1971. Humboldt y el México del inicio del Siglo XIX. *Revista de la Universidad de México*, 3: 17-23.
- Zamudio Varela, G. 1993. Las expediciones botánicas a América en el siglo XVIII. *Ciencias* 29: 47-51.
- Zamudio, G. y A. Butanda. 1999. Humboldt y la botánica Americana. *Ciencias*, 62: 55-56.

# Recognizing spatial patterns of biodiversity during the nineteenth century: The roots of contemporary biogeography

## Abstract

**Aim:** We review the works of three pre-Darwinian authors—Alexander von Humboldt, Augustin de Candolle and Alphonse de Candolle. Contrary to what other historiographers have claimed, we think that their works were not merely descriptive, nor did they adhere strictly to the inductivist model. Furthermore, the patterns described by these authors are still being studied extensively in biogeography.

**Method:** We analyse the main concepts provided by these authors on the spatial patterns of biodiversity, and discuss how they served to construct the conceptual framework of contemporary biogeography.

**Results:** In the early 19th century, secular naturalists began postulating explanations supported by empirical evidence and based on physical causes. The studied authors were extremely cautious when proposing hypotheses, considering that any statement not based on empirical evidence was mere conjecture. When we analyse the way they developed explanations, it seems evident that they were rather closer to deductive thought than to the orthodox inductivist model. With the rise of Darwinian evolutionism, naturalists lost interest in the spatial patterns of life and began constructing dynamic models where dispersal of individual lineages from northern centres of origin was proposed to explain their current distribution. Paradoxically, even though the evolutionary paradigm soon proved its great explanatory power, it simultaneously promoted a large number of studies in which speculation prevailed.

**Main conclusions:** Even though the practices and methods of current biogeography have changed substantially, the studied patterns are still the same: (1) geographical gradients of richness and biotic replacement, (2) spatial gradients of functional groups, (3) geographical variation of the phenotype, (4) geographical patterns of expansion-differentiation of single lineages and (5) biogeographical homology. The studied authors not only described rigorously biogeographical patterns, but also proposed explanations about them and even sometimes tested them based on empirical evidence, going beyond the prevalent inductivist canon.

## 1 | INTRODUCTION

Biogeography has been defined in several ways, either as the study of the geographical distribution of taxa and their attributes in space and time (Morrone, 2009), as the study of life distribution over time (Ebach, 2015), and even as the study of the spatial dimension of

evolution (Zunino & Zullini, 1995). Any analysis of the spatial patterns of biodiversity is necessarily historical itself (Halffter & Moreno, 2005). Many approaches in current biogeography reflect the wide variety of questions that could be asked regarding the uneven geographical distribution of life on earth. The study of the distribution of organisms over the Earth's surface is very much older than biogeography as an academic institution. In the first half of the 19th century, all naturalists agreed with the idea of an uneven spatial distribution of species richness, and that different areas were inhabited by different taxa (Browne, 1983; Nelson & Platnick, 1981).

During the Enlightenment, all sciences underwent a slow transition where faith was replaced by reason. The old Thomistic natural philosophy, which tried to explain natural order based on the *Bible*, began to lose devotees. Meanwhile, the number of secular naturalists was successively rising. Within the classical tradition, there were prominent naturalists like Linnaeus, who tried to explain the distribution of plants and animals inspired by the *Book of Genesis* (Linnaeus, 1781). At the beginning of the 19th century, some remarkable works of secular naturalists appeared, setting out explanations supported by evidence and based on physical causes, whether they were present or historical ones, excluding direct metaphysical interventions. Alexander von Humboldt, Augustin Pyramus de Candolle and his son, Alphonse de Candolle, may be considered paradigmatic representatives of this approach (Ebach, 2015).

Since its origin, it seems that biogeography has never been a unified science; however, the study of distribution of life on earth has few points of departure. Therefore, we propose two questions. Are the patterns in the distribution of plants and animals observed by the 19th century naturalists the same ones as those studied by modern biogeographers? Was the study of biogeographical patterns a merely descriptive task?

We recognize two different levels of integration among biogeographical studies (Espinosa, Morrone, Llorente-Bousquets, & Flores-Villela, 2002): (1) to identify primary biogeographical patterns and (2) to search for relationships and connections between biogeographical patterns. Primary biogeographical patterns refer to the recognition and description of zonal or regional trends of living beings based on variations in number of taxa (today called alpha and gamma diversity), difference (biotic replacement, today called beta diversity; Gaston, 2004) or topological congruence of taxonomic distributions. Once primary biogeographical patterns have been detected, their relationships and connections may be analysed based on the phylogenetic relationships underlying them (Wiley, 1981).

Studies concerning primary biogeographical patterns have followed five scientific traditions based on patterns that were described and analysed: (1) spatial variation trends in species richness and spatial exchange of species integrated in taxocenoses (latitudinal diversity gradients; Forster, 1778; Humboldt & Bonpland, 1805; de Candolle, 1820; Allen, 1878); (2) spatial trends of structural trait variation in groups of organisms consisting of their analogous response to specific environmental conditions (spatial gradients of functional species group), which form life zones (Humboldt & Bonpland, 1805; Linnaeus, 1781; Merriam, 1894; Schouw, 1823; Tournefort, 1717); (3) spatial variations of structural traits in organisms belonging to the same lineage with wide latitudinal range (spatial variation of the phenotype; de Candolle, 1820; Gloger, 1833; Bergmann, 1847; Allen, 1878; Cope, 1898); (4) patterns of geographical expansion-differentiation of individual lineages (allopatrid speciation; de Candolle, 1820; Alphonse de Candolle, 1855) and (5) congruent spatial distribution between taxa or biogeographical homology (Zimmermann, 1777; de Candolle, 1820; Alphonse de Candolle, 1855; Sclater, 1858; Wallace, 1876), whether in continuous or disjunct space, which result in regionalization systems or congruent disjunctions (de Candolle, 1820; Alphonse de Candolle, 1855; Sclater, 1858; Wallace, 1876).

Before the *Origin of species* (Darwin, 1859) was published, many collections had been already assembled in museums and herbaria as product of explorations undertaken throughout at least 100 years. Augustin de Candolle (1820) estimated that 27,000 plant species had been described up to his time; however, he warned about the gaps in information that resulted in so many specimens which had no data of their *station* (local environment) and *habitation* (geographical location), besides the disagreement about the recognition and delimitation of species, genera and families of different flora between authors:

... I must say, one more time, that although the average number of species of each genus or family is limited, ... In fact, they are modified by the higher or lower tendency of each author to divide them into genera or to recognize more species.

(Candolle, 1820: 42).

Ebach (2015) claims that in the late 18th century and early 19th century, naturalists did not look so deeply into the origin of living beings. They only dealt with cataloguing and describing species, provided keys for identifying them, developed codes of their nomenclature, and studied their reproductive biology and embryology, but without formulating any idea concerning their origin. It was only in the second half of the 19th century that authors began speculating about certain isolated facts. Ebach (2015) qualifies these studies as basically descriptive as the theoretical dimension and the historical factors were not taken in account.

From the review of original works, we analyse herein the main concepts provided by three influential authors on the spatial patterns of biodiversity in the 19th century, and how these works

served to construct the conceptual frame for contemporary biogeography. They described, summarized and even tested some patterns proposed by either themselves or other authors. This work stemmed from the discussions of a group of historiographers and practitioners of biogeography, and was stimulated by reading Ebach's *Origins of biogeography* (Ebach, 2015). The thesis discussed herein is that the progress of biogeography in the last 200 years consists of a recurring analysis of the same primary biogeographical patterns. We claim that during the 20th century, some practitioners focused on improving the techniques to confirm and pinpoint the existence of such patterns, while at the same time attempting to explain their nature. Thus, patterns and their explanations are inseparable.

## 2 | THE PRIMARY SPATIAL PATTERNS OF BIODIVERSITY

Since the early 18th century, several authors claimed the existence of some patterns in the distribution of species, especially plants. For example, Tournefort (1717) had already noticed the analogy between the altitudinal and latitudinal succession of life-forms. Johann Reinhold Forster (1778) had remarked on the existence of latitudinal gradients of species richness. Eberhard August Wilhelm Zimmermann (1777) drew the first distribution map of quadruped species and genera, and James Cowles Prichard (1826) went further, proposing a system of regions based on their distribution. From among all naturalists, we have selected three because of their impact on the scientific community of the 19th century: Alexander von Humboldt, Augustin de Candolle, and his son, Alphonse de Candolle. These authors made critical reviews on the study of biogeographical patterns and their explanations. Particularly, the *Essai sur la géographie des plantes* by Augustin de Candolle (1820) provided a meticulous study of the limitations of studying such patterns, and guidelines for properly studying them.

## 3 | PRIMARY BIOGEOGRAPHIC PATTERNS

### 3.1 | Latitudinal diversity gradient patterns

The most common spatial pattern of life recognized by earlier naturalists is the latitudinal diversity gradient. Spatial variations of biodiversity have been acknowledged and described as numbers and differences, what nowadays are called alpha and beta diversities. When we group organisms into taxocenoses, we observe that the number of species increases towards the tropics. Augustin de Candolle (1820) clearly recognized this pattern, but also its limitations because of disagreeing taxonomic treatments and the uneven effort of collection. He found that the pattern could be clear only if the floras compared were similar in delimitation of genera and recognition of species, and if we consider only continental floras and those of the larger islands close to the continents. Regarding the patterns focused on biotic differences, Augustin de Candolle (1820) remarked an additional observation related to latitudinal diversity gradients:



*In comparing among several places in the world separated by vast seas, there are large differences in the selected plants; but there are also some common species. Concerning the Boreal hemisphere, we find these common species in many areas, mainly towards the poles, where all lands are joined or very close each other... [...]; but if we exclude those species that seem to be carried by man, their number constantly decreases as we come closer to the southern regions, where the distance between continents becomes wider... However, the proportions seem to be the same, which means there are more shared species between both continents towards the north than in the south*

(Candolle, 1820: 44–45).

He also highlighted the correlation between the distance of an island from the continent and its species richness:

*... It is hard to not take in account that, in remote islands, the number of species of each genus is proportionally smaller [than in the nearer ones]*

(Candolle, 1820: 43).

Augustin de Candolle (1820: 43) concluded that in islands farther from the continent, the proportion of species of dicotyledonous plants is lower than would be expected based on their latitudinal location. Concerning the same pattern, Humboldt and Bonpland (1805) had already distinguished another trait. Towards the poles, the predominant life plant forms tend to be aggregated, whereas solitary forms dominate towards the equator:

*Some of them grow solitary and disperse... Others which are socially connected, like ants and bees, cover extensive regions where they exclude all other plants different to them*

(Humboldt & Bonpland, 1805: 15).

Today, in a more elaborated way, this pattern is referred at the latitudinal correspondence between richness and evenness, or the congruence between latitudinal gradients of alpha and beta diversities. Alphonse de Candolle (1855) contributed to analysing the same pattern, pointing out some areas where species turnover is more pronounced, such as the Mexican Pacific slope (de Candolle, 1855: 1169).

### 3.2 | Spatial gradients of functional species groups

The analogy between the successional patterns of assemblages of plant life-forms along with elevational and latitudinal gradients had been already described by Tournefort in the 18th century. Humboldt and Bonpland (1805) made a rigorous description of this pattern and proposed some explanations based on physical causes. Augustin de Candolle (1820) summarized this pattern in a concise way:

*Classes, families and genera which live near the pole tend to rise higher over the mountains, while those staying in zones near the equator are the same as those found on the plains of countries with a temperate climate. As we advance towards the equator, at the top of the mountains, we find similar sets of plants, in genera and families, to those of the plants of the temperate lands; and as the mountains of the equatorial countries are higher than ours, we find there the same plant genera and families, analogous to those of our mountains.*

(Candolle, 1820: 42).

Moreover, Augustin de Candolle explained why the successional pattern could be modified:

*But, despite latitude and elevation being the main causes of the average temperature in a place, there are also other ones... similarly important and affecting the distribution of heat throughout the different seasons: These are the proximity or distance from the sea, the general shape of the continents, the direction of the winds, etc. These causes continuously modify the previous accounted results and set some relationships between the vegetation of remote regions.*

(Candolle, 1820:42).

This tradition was formalized by Schouw (1823) and continued in works like those developed by Grisebach (1878).

### 3.3 | Spatial variation of phenotype

During the 19th century, several patterns of geographical variation of some traits between individuals of a species or single lineages were proposed, whether they were plants or animals. For example, Augustin de Candolle (1820) found, within a lineage, that woody forms are more frequent towards the equator. Thus, the proportional number of shrubby and tree mallows is higher in the tropics, whereas the proportion of herbaceous forms is higher in temperate zones. Several zoogeographical rules were also known: (1) Gloger (1833) found a colour change pattern in the same species between dry and humid environments; (2) Bergmann (1847) described a connection between temperature and relative size of appendices in individuals from the same species; (3) Allen (1878) proposed that the body size of carnivorous species increases towards cold-temperate environments, but later remarked on some exceptions in felines which show an inverse pattern; and (4) Cope (1898) proposed that the more advanced individuals in a species have bigger bodies. The two latter rules were published when the idea of evolution of species had been already widely accepted, no matter the adopted mechanism of change (Bowler, 1989).

### 3.4 | Patterns of geographical expansion-differentiation of lineages

On the distribution of single lineages, several authors had pointed out some connections between the expansion of a lineage and the differentiation of its variant forms. Augustin de Candolle (1820) stated:

*Among the general phenomena that the plant's habitations show, there is one which seems to be more inexplicable to me than the others: there are some genera and families in which all their species grow in a single country (I will call them endemic, by analogy to medical language), and others whose species are dispersed all over the world (that I will call, for similar reasons, sporadic genera).*

(Candolle, 1820: 54).

Thus, Augustin de Candolle (1820: 54) used the term endemic concerning a confined diversification, and used the term sporadic for those genera and families which have overpassed barriers, maintaining a high richness in their 'primitive centre of creation'. Indeed, even today, such shared sporadic genera and families between two or more regions support hierarchical arrangement of realms, regions, sub-regions and so on. But Alphonse de Candolle (1855: 998) went further, proposing that sporadic genera shared between continental and island floras (disjunct taxa) denote genealogical ties between species, which implies genealogical ties between regions.

### 3.5 | Patterns of congruent distribution among different lineages (biogeographical homology)

All the patterns mentioned above described gradual changes. The most important primary biogeographical pattern proposed by Augustin de Candolle is the existence of regions. Thus, he described this pattern:

*From the set of these facts, we can deduce the existence of botanical regions: I designate with this name those places that, if we excluded the introduced species, offer a certain number of plants particular to them, and that can truly be called aborigines. According to their nature, the plants of a region are distributed in the most convenient places for them, and with more or less energy, they tend to trespass their boundaries and disperse across the world. But they are mostly confined, whether by seas, deserts, or temperature changes, or just because they arrived at places already occupied by plants belonging to this other region. Therefore, there are regions perfectly determined and circumscriptive; different from other ones which we can recognize by an assemblage or a certain clump of common plants. . .*

(Candolle, 1820: 52–54).

This means that the existence of congruent distributions does not only imply merely that two or more taxa share the same area. There must be other areas supported by the congruent distributions of different taxa closely related to them.

Augustin de Candolle made an extensive description of typical disjunctions, paying special attention to the widest ones. He called them anomalous distributions, and proposed to use them as evidence of connections between different regions. Later, Alphonse de Candolle (1855) created a complex classification of families, genera and species, assigning them distributional categories (dominant, characteristic, disjunct). Based on ca. 60,000 known species of the world's flora, he recognized more than 40 botanical regions arranged in environmental zones of Old and New Worlds. Previously, his father (de Candolle, 1855: 1285) had set potential species richness at 150,000, after he edited the first volumes of the *Prodromus*. Alphonse de Candolle (1855: 1285–1286) recalculated the species richness of the world to be at least 250,000! Among these, aboriginal and disjunct species especially caught his attention. Aboriginal (endemic) species confirmed Buffon's law (different areas harbour different species), but the sporadic and even disjunct species served to discover their relationships.

## 4 | EXPLANATIONS ABOUT PRIMARY BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS

Biogeography studies the spatial patterns of biodiversity, rather than pursuing universal laws explaining them. It classifies areas by either their life-forms or their taxa, and based on this, it creates geographic divisions and distinguishes regions. The objects studied by biogeographers are spatial patterns, either past or current ones. The main biogeographical patterns started to appear back in the late 18th century, and continued being discovered during the 19th century.

The study of geological strata had revealed evident changes in the geographical distribution of species throughout the history of the earth (Humboldt & Bonpland, 1805). Kinch (1980) considered that the distinctive nature of the first biogeographical works was their descriptive character; there were no theories to explain distributions. On the other hand, Kitcher (2001) assumed that the accumulation of information available to European naturalists explicitly involved considering their causes. This clearly goes beyond the merely descriptive level.

A distinctive feature present in Humboldt, and Augustin and Alphonse de Candolle was their extreme cautiousness when proposing hypotheses, under the prevailing inductivist premise which considered that any statement not based on an exhaustive amount of empirical evidence was mere conjecture. Another feature that stands out is their reluctance to consider direct meta-physical interventions as explanatory causes of natural order. Almost all the respected secular naturalists, including Humboldt and the de Candolles, considered themselves Bacon's supporters; however, when their works and ways of developing explanations are analysed, it is clear that they came closer to deductive thought than to the orthodox inductivist model. They constructed





explanations explicitly assuming the reduction of speculation to its minimum expression.

Ebach (2015: 36, 55) qualified Humboldt's work as descriptive (topographic). We find, however, that the Prussian naturalist dared to speculate about the dynamism of the distribution of species through the comparison of current and fossil record (Humboldt & Bonpland, 1805). Although he always did so with caution, Humboldt also proposed some hypotheses about past geography, based on the similarities between continents:

*To speak out about the ancient continuity between neighbouring continents, the geology is based on the similar structure of both shores, in shallow seas, and on the animals inhabiting them. Plant geography can provide valuable materials for this kind of investigation: to some extent, it can recognize those islands once joined and later separated each other; it suggests that South America and Africa have been separated before the development of organic beings*

(Humboldt & Bonpland, 1805: 19).

Even Ebach himself (2015: 90) highlighted that, as for Humboldt and his supporters, climate was the main driver for plant distribution. This refutes the assertion that Humboldt only collected data and described patterns, but he developed his work under a holistic approach, considering all aspects related to plant distribution.

Humboldt certainly preferred to avoid speculation and worked to achieve attainable goals; however, he could not avoid introducing some conjectures. For example, he speculated on the relevance of catastrophes, such as how the opening of the Strait of Gibraltar has prevented the spread of African plants to Europe. Although, in the end, such conjectures were posed as simple suggestions for future research (Larson, 1986: 470).

Augustin de Candolle dared to develop his regionalization despite being aware of the lack of taxonomic rigour that was present in the studies of several plant groups, i.e. even without having all the evidence. In Augustin de Candolle's work, we can see a recurring conflict between his strong attachment to an inductivist model and his tendency to propose hypotheses. When referring to his system of botanic regions, Augustin de Candolle (1820) reveals himself as clearly inductivist:

*We're still far from being able to apply these principles with enough precision; however, some of these regions are beginning to stand out and invite explorers to embrace this investigation*

(Candolle, 1820: 53).

*[...] On the other hand, as much as this more or less regular disposition of families and genera over the globe is an irrefutable fact, it is completely impossible to reduce them to any theory*

(Candolle, 1820: 55).

Augustin de Candolle's commitment to inductivism is expressed again, when he proposed the monumental project of inventorying the world flora, later materialized in his *Prodromus systematis naturalis vegetabilis* (Vos, 2009). We cannot deny, however, that he practised deductive reasoning. For example, he released a priori hypotheses on the relative importance of the taxonomic characters, which he tested a posteriori, directly observing their distribution among the species of the same taxon and among different taxa. Furthermore, he tried to propose a specific symmetry for each plant family. In his *Théorie élémentaire*, he stated that such symmetry was an essential feature in a natural classification (de Candolle, 1819: 88) and openly admitted the necessity of discovering it (de Candolle, 1819: 188). His son, Alphonse, distanced himself from such abstractions, and instead developed a statistical method to study plant distributions (Farlow, 1893: 410). He considered the system of regions proposed by his father eminently artificial (Ebach, 2015: 96), and used statistics to test hypotheses on the geographical distribution of plants. However, despite their intention to formulate some hypotheses, these naturalists were always cautious of the importance of giving explanations with an empirical basis.

At the end of the 19th century and in the early 20th century, some naturalists, followers of inductivism, carried out the exhaustive study of data to the extreme. During the early stages of ecology, naturalists as Henry Cowles, Frederick Clements and Arthur Vestal tried to create a natural classification of plant communities based on the maximum evidence possible, but were faced with the paradox that the more data they encountered, the less clear became classes of vegetation (Kohler, 2008).

In the second half of the 19th century, the shift towards the evolutionary paradigm (Darwin, 1859) established a new conceptual framework to explain the underlying order of the organic world, including its primary biogeographical patterns. Then, the temporal component was employed to study the geographical distribution of life, implying a dramatic conceptual twist; while the theory of evolution was coming out on top, the study of primary spatial patterns of life was replaced by the reconstruction of centres of origin and dispersal of individual lineages. Such new model of explanation implies a dynamic and changing conception of the spatial distribution of species.

Even though the evolutionary paradigm soon proved its great explanatory power, it simultaneously promoted, paradoxically, a large number of studies where unlimited speculation prevailed. From the late 19th century, Alphonse de Candolle, who rapidly adopted Darwin's evolutionary theory, harshly criticized the simplistic and convenient vision of certain contemporary followers of Darwin, as well as the runaway enthusiasm of some of them. When referring to the work of Duchesne, a naturalist of the 18th century with evolutionary inclinations, Alphonse de Candolle stated:

*He even dared to propose a genealogical tree of the strawberries, constructed from the descendant ties he knew or supposed of. This is what ultra-Darwinist authors do nowadays, with the difference that Duchesne*

*had tested such descendant ties, while all other ones merely assumed them, based on questionable hypothetical visions and arguments.*

(Candolle, 1882:10).

The search for patterns continued under the dispersalist paradigm. Some naturalists analysed patterns of expansion and differentiation of taxa, but riddled with a priori assumptions. For example, Allen's rule (1878), which highlighted the pattern of relation between body size and temperature, is not only a priori; it is also an ad hoc explanation, based on several a priori assumptions. The first one stated that in the northern regions the conditions were more favourable for the physical development of the species. The second one assumed that the centre of origin of the dominant groups was in the northern lands. A third a priori assumption was an old idea that a degeneration of the types occurred as they moved away from the centre of origin towards the periphery of the distribution area. While there were groups that seemed to adapt fairly well to this rule, such as wolves and foxes, it was soon noticed that there were others which contradicted it, such as the genus *Felis*, where the southern species were noticeably bigger than the northern ones. Something similar occurred with certain species of birds and mammals, which reached their maximum size in the tropics. Allen attempted to solve these contradictions by locating hypothetical ad hoc centres of origin, so long as it was convenient to his rule, though at the end, it was not clear if body size was related to temperature, the distance between the taxon and its centre of origin, or its evolutionary stage.

Another clear example of a speculative biogeographical pattern is the rule proposed by Cope (1898), who without any theoretical or empirical basis, established that the body size of the organisms increases according to the evolutionary stage of the species. This denotes rather more similarity with the involutory transmutationist idea of Buffon and Lamarck's lineal vision of evolution than with the Darwinian model, showing that, beyond the existence (or lack) of the patterns proposed by Allen and Cope in the dawn of biogeography, their explanations lacked any convincing empirical evidence.

Increasingly complex models for the local and global analysis of georeferenced data have been generated during the last fifty years (Ebach & Parenti, 2015). However, none of the patterns discovered in the beginning of the biogeographical work have been dismissed or replaced in current research. Instead, what has been recurrently investigated is their causes and origin. The surprising part is that while the patterns essentially remain the same, several hypotheses about their causes have been gathered, which seems to prove that there is still not a convincing enough explanation that is able to displace other rival explanations.

From the beginnings of animal and plant geography until the present day, almost all researchers have encountered and tried to explain essentially the same geographical patterns (McCarthy, 2009; Morrone, 2009). Similarly, the attempt to classify these patterns into regions has also been a constant among them. The interest in recognizing and comparing spatial distribution prevails in the present. Even though the practices and methods of current biogeography have changed

substantially, the studied patterns are still the same. For example, the interest in studying the latitudinal gradients of species richness remains valid (e.g. Gaston, 1996; Wiens & Donoghue, 2004); functional species groups (e.g. Dansereau, 1957; Silva & Brandão, 2014; Steinmann, Linder, & Zimmermann, 2009; Whittaker & Niering, 1975); spatial variation of phenotype (e.g. Ashton, Tracy, & De Queiroz, 2000; Mayr, 1963; Meiri & Dayan, 2003; Sand, Cederlund, & Danell, 1995; Stevenson, 1986); the recent approach of comparative phylogeography is still interested in analysing congruent (co-distributed) patterns, though no longer of supraspecific taxa, but of the spatial variations of genetic structure within different lineages (e.g. Bertola et al., 2016); as well as the search for biogeographical homology (Craw, Grehan, & Heads, 1999; Croizat, 1958; Morrone, 2009).

Certainly, some of the major advances in biogeography have emerged from methodological developments rather than from the theoretical field. However, and in contrast to Ebach (2015), who conceives the development of biogeography as essentially the development of the practice of researchers of plant and animal geography, we propose that throughout the history of biogeography, practices and ideas make up a complex set of mutual interactions that can only be artificially separated.

## 5 | CONCLUSIONS

The recognition of spatial patterns of life and the search for explanations about them has been a recurring practice, both among naturalists of the 19th century and the present. In a way, the facts, patterns and ideas of the first half of the 19th century paved the way for Darwin's theory. The biogeographical patterns acknowledged in the 19th century made it possible for the question about its relations to emerge. Only after carrying out such regionalizations could areas of endemism be correlated through the disjunct sporadic genera.

The recognition of patterns is not a merely descriptive task. Throughout the history of biogeography, the three epistemological components—description, speculative narration and postulation of hypotheses—have occurred jointly. The different authors could have had a bias towards one of them; however, they did not follow this logical order in a linear fashion. Augustin de Candolle and Humboldt passed between empirical evidence and speculation. While Alphonse de Candolle went beyond the exposition of some possible alternative explanations, he engaged with the one that seemed more empirically convincing than the other ones.

All three authors analysed avoided making hasty generalizations and based their research on systematic and reliable characterization. Perhaps their commitment to giving more importance to the systematic ordering of facts than to conjectures and speculations can explain the fact that the patterns they recognized are still recognized today, which indirectly points to their simplicity. Other authors, such as Allen and Cope, instead proposed patterns whose simplicity is still being questioned.

In contrast to Ball (1976), Nelson and Platnick (1984) and Ebach (2015), we consider that the work of the three authors discussed in this article was not merely descriptive. They also proposed some



explanations and hypotheses, followed deductive principles, and left questions unanswered that they did not promise to answer, but that served as starting points for later research.

From the 20th century until the present, many methods and powerful techniques for analysing biogeographical patterns have been proposed. Nevertheless, perhaps the main contribution of practitioners in the last 50 years has been the incorporation of strongly supported phylogenies. These are the hard evidence to explain the biogeographical patterns originally discovered by Alexander Humboldt, Augustin de Candolle and Alphonse de Candolle.

## ACKNOWLEDGEMENTS






This study is part of the doctoral research of the first author and was supported by the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship provided during this research. The present work was partially financed by projects PAPIIT IN-215914 and PAPIIME-PE-209216. The first author also thank Diana Espinosa Ocegueda for improving the first English version of the manuscript.

## Keywords

Alexander von Humboldt, Alphonse de Candolle, Augustin de Candolle, biogeographical primary patterns, biogeography, history of biogeography, spatial biodiversity gradients

## ORCID

Fabiola Juárez-Barrera  <http://orcid.org/0000-0001-7190-0952>  
 Alfredo Bueno-Hernández  <http://orcid.org/0000-0003-4663-9937>  
 Juan J. Morrone  <http://orcid.org/0000-0001-5566-1189>  
 Ana Barahona-Echeverría  <http://orcid.org/0000-0001-7765-6444>  
 David Espinosa  <http://orcid.org/0000-0002-9938-4686>

Fabiola Juárez-Barrera<sup>1,2</sup>   
 Alfredo Bueno-Hernández<sup>2</sup>   
 Juan J. Morrone<sup>3</sup>   
 Ana Barahona-Echeverría<sup>3</sup>   
 David Espinosa<sup>2</sup> 

<sup>1</sup>Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Coordinación de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

<sup>2</sup>Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

<sup>3</sup>Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico

## Correspondence

David Espinosa, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico City, Mexico.

Email: [despinos@unam.mx](mailto:despinos@unam.mx)

## REFERENCES

- Allen, J. A. (1878). The geographical distribution of the Mammalia, considered in relation to the principal ontological regions of the Earth, and the laws that govern the distribution of American life. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories*, 4, 313–377.
- Ashton, K. G., Tracy, M. C., & De Queiroz, A. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist*, 156, 390–415.
- Ball, I. R. (1976). Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology*, 24, 407–430.
- Bergmann, C. (1847). Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 3, 595–708.
- Bertola, L. D., Jongbloed, H., van der Gaag, K. J., de Knijff, P., Yamaguchi, N., Hooghiemstra, H., ... de longh, J. J. (2016). Phylogeographic patterns in Africa and high-resolution delineation of genetic clades in the lion (*Panthera leo*). *Scientific Reports*, 6, 30807. <https://doi.org/10.1038/srep30807>
- Bowler, P. J. (1989). *Evolution: The history of an idea*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Browne, J. (1983). *The secular ark: Studies in the history of biogeography*. New Haven & London: Yale University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctt1xp3sq3>
- Cope, E. D. (1898). On the evolution of the Vertebrata, progressive and retrogressive. *The American Naturalist*, 19, 140–148.
- Craw, R. C., Grehan, J. R., & Heads, M. J. (1999). *Panbiogeography: Tracking the history of life*. New York: Oxford University Press.
- Croizat, L. (1958). *Panbiogeography*. Vols. 1 and 2. Caracas: Published by the author.
- Dansereau, P. M. (1957). *Biogeography: An ecological perspective*. New York: Ronald Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- de Candolle, A. P. (1819). *Théorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux*, 2nd ed.. Paris: Déterville.
- de Candolle, A. P. (1820). *Essai élémentaire de géographie botanique. Dictionnaire des Sciences Naturelles* (Vol. 18, pp. 1–64). Paris: F. Levrault.
- de Candolle, A. L. P. P. (1855). *Géographie botanique raisonnée, ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Paris: Masson.
- de Candolle, A. L. P. P. (1882). *Darwin. Considéré au point de vue des causes de son succès et de importance de ses travaux*. Geneve: H. Georg, Libraire de L'Université.
- Ebach, M. C. (2015). *Origins of biogeography: The role of biological classification in early plant and animal geography*. New York and London: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9999-7>
- Ebach, M. C., & Parenti, L. R. (2015). The dichotomy of the modern bioregionalization revival. *Journal of Biogeography*, 42, 1801–1808. <https://doi.org/10.1111/jbi.12558>
- Espinosa, D., Morrone, J. J., Llorente-Bousquets, J., & Flores-Villela, O. (2002). *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Mexico City: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Farlow, W. G. (1893). Alphonse De Candolle. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 28, 406–411.
- Forster, J. R. (1778). *Observations made during a voyage round the world, on physical geography, natural history, and ethnic philosophy*. London: G. Robinson.
- Gaston, K. J. (1996). Spatial covariance in the species richness of higher taxa. In M. E. Hochberg, J. Clobert, & R. Barbault (Eds.), *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity* (pp. 221–242). Oxford: Oxford University Press.
- Gaston, K. J. (2004). *Biodiversity: An introduction*. Oxford: Blackwell.
- Gloger, C. L. (1833). *Das Abärden der Vögel durch Einfluß des Klima's*. Breslau: August Schulz und Comp.

- Grisebach, A. (1878). *La végétation du globe. D'après sa disposition suivant les climats*. Paris: Librairie J. -B. Baillière et Fils.
- Halfpeter, G., & Moreno, C. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. In G. Halfpeter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (Vol. 4, pp. 5–18). Zaragoza: m3m: Monografías Tercer Milenio.
- Humboldt, A., & Bonpland, A. (1805). *Essai sur la Géographie des Plantes; Accompagné d'un Tableau Physique des Régions Équinoxiales*. Paris: Levrault.
- Kinch, M. P. (1980). Geographical distribution and the origin of life: The development of early Nineteenth-Century British explanation. *Journal of History of Biology*, 13, 91–119. <https://doi.org/10.1007/BF00125355>
- Kitcher, P. (2001). *El avance de la ciencia*. Mexico City: Instituto de Investigaciones Filosóficas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kohler, R. E. (2008). Plants and pigeonholes classification as a practise in American Ecology. *Historical Studies in the Natural Science*, 38, 77–108. <https://doi.org/10.1525/hsns.2008.38.1.77>
- Larson, J. (1986). Not without a plan: Geography and natural history in the late eighteenth century. *Journal of the History of Biology*, 19, 447–488. <https://doi.org/10.1007/BF00138287>
- Linnaeus, C. (1781). On the increase of the habitable Earth. In F. J. Brand *Trans (Trans.)*, *Select dissertation from the Amoenitates Academicae*. London: G. Robinson & J. Robson.
- Mayr, E. (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674865327>
- McCarthy, D. (2009). *Here be dragons*. New York: Oxford University Press.
- Meiri, S., & Dayan, T. (2003). On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30, 331–351. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x>
- Merriam, C. H. (1894). Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. *National Geographic*, 6, 229–238.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Nelson, G., & Platnick, N. (1981). *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nelson, G., & Platnick, N. I. (1984). *Biogeography. Carolina Biology Readers No. 119*. Burlington, NC: Biological Supply, 16 pp.
- Prichard, J. C. (1826). *Researches into the physical history of mankind*, 2nd ed.. London: Houlfton and Stoneman.
- Sand, H., Cederlund, G., & Danell, K. (1995). Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologia*, 102, 433–442. <https://doi.org/10.1007/BF00341355>
- Schouw, F. (1823). *Grünzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie*. Berlin: Reimer.
- Sclater, P. L. (1858). On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology*, 2, 130–145. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1858.tb02549.x>
- Silva, R. R., & Brandão, C. R. F. (2014). Ecosystem-Wide morphological structure of leaf—Litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PLoS ONE*, 9, e93049. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093049>
- Steinmann, K., Linder, H. P., & Zimmermann, N. E. (2009). Modelling plant species richness using functional groups. *Ecological Modelling*, 220, 962–967. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.006>
- Stevenson, R. D. (1986). Allen's rule in North American rabbits (*Sylvilagus*) and hares (*Lepus*) is an exception, not a rule. *Journal of Mammalogy*, 67, 312–316. <https://doi.org/10.2307/1380884>
- Tournefort, J. P. (1717). *Relation d'un voyage du Levant: Contenant l'histoire de plusieurs isles de l'Archipel, de Constatinople, des côtes de la Mer Noire, de l'Arménie, de la Georgie, des frontières de Perse & de l'Asie Mineure... Plusieurs observations touchant l'histoire naturelle*. Paris: Imprimerie Royale.
- Vos, A. (2009). Augustin-Pyramus de Candolle, botaniste en herbe. *Campus*, 94, 28–29.
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals: With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface* (Vol. 1 and 2). London: Macmillan.
- Whittaker, R. H., & Niering, W. A. (1975). Vegetation of the Santa Catalina Mountain, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56, 771–790. <https://doi.org/10.2307/1936291>
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: Wiley-Interscience.
- Zimmermann, E. A. W. (1777). *Specimen zoologiae geographicae Quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Leiden: Theodorum Haak. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.135123>
- Zunino, M., & Zullini, A. (1995). *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Milano: Casa Editrice Ambrosiana.

## BIOSKETCHES

Fabiola Juárez-Barrera is PhD student at the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico. Her main interests are in Biogeography and the History of Biogeography.

Alfredo Bueno is Full Professor of History of Comparative Biology at the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico. His main interests include History of Biogeography and Macroevolution.

Juan J. Morrone is Full Professor of Biogeography, Systematics and Comparative Biology at the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico. His main interests are in evolutionary biogeography and phylogenetic systematics.

Ana Barahona is Full Professor in the Department of Evolutionary Biology at the School of Sciences, UNAM. She has been President of the International Society of the History, Philosophy and Social Studies of Biology.

David Espinosa is Full Professor of Biogeography at the Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico. His main interest is the biogeographical history of Mesoamerica.

**How to cite this article:** Juárez-Barrera F, Bueno-Hernández A, Morrone JJ, Barahona-Echeverría A, Espinosa D. Recognizing spatial patterns of biodiversity during the nineteenth century: The roots of contemporary biogeography. *J Biogeogr*. 2018;45:995–1002. <https://doi.org/10.1111/jbi.13218>



## Unravelling the complexity of Mexican biogeographical patterns by naturalists in the 19th century: From Alexander von Humboldt (1769—1859) to Francis Sumichrast (1829—1882)

FABIOLA JUÁREZ-BARRERA<sup>1,2,4</sup>, ISOLDA LUNA VEGA<sup>3,5</sup>, JUAN J. MORRONE<sup>3,6</sup>, ALFREDO BUENO-HERNÁNDEZ<sup>2,7</sup> & DAVID ESPINOSA<sup>2,8</sup> \*

<sup>1</sup> Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Coordinación de Estudios de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

<sup>2</sup> Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 09230 Mexico City, Mexico.

<sup>3</sup> Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), 04510 Mexico City, Mexico.

<sup>4</sup> [fabiolajuarezunam@gmail.com](mailto:fabiolajuarezunam@gmail.com); <https://orcid.org/0000-0001-7190-0952>

<sup>5</sup> [luna.isolda@gmail.com](mailto:luna.isolda@gmail.com); <https://orcid.org/0000-0002-7243-9018>

<sup>6</sup> [juanmorrone2001@yahoo.com.mx](mailto:juanmorrone2001@yahoo.com.mx); <https://orcid.org/0000-0001-5566-1189>

<sup>7</sup> [abueno@unam.mx](mailto:abueno@unam.mx); <https://orcid.org/0000-0003-4663-9937>

<sup>8</sup> [despinos@unam.mx](mailto:despinos@unam.mx); <https://orcid.org/0000-0002-9938-4686>

\*Corresponding author: [despinos@unam.mx](mailto:despinos@unam.mx)

### Abstract

Gonzalo Halffter developed the concept of a transition zone in Mexico during the mid-twentieth century, when he superimposed the distributional patterns of different groups of Coleoptera, finding that some groups share a common biogeographical history. The complexity of the Mexican biogeographical patterns had already caught the eyes of nineteenth-century naturalists, who tried to discern some kind of order within this biotic complexity. Herein, we analyse the original studies of different nineteenth-century authors on the distributional patterns of different Mexican taxa, highlighting the main explanations provided by them. The complexity of the Mexican biota was interpreted by Humboldt as the result of the interaction between northern and southern floras, as a taxonomic peculiarity by Augustin de Candolle, as a strong biotic replacement by Alphonse de Candolle and Sumichrast, and as different dispersal stages by Wallace. Before the theory of evolution was accepted, different biogeographical patterns (endemism, diversity and taxonomic replacement gradients, among others) had coexisted without contradictions. Botanical and zoological regions first acquired a connotation of independent centres of creation, and the wider distributions (mainly disjunct distributions) later became the backbone of hypotheses concerning historical relationships between biotas based on a dispersalist model. Nevertheless, during the 20th century, the explanations of 19th century naturalists such as the limits between regions and biotic transition entered the biogeographical debate again.

**Keywords:** Biodiversity, biogeography, biota, dispersal, fauna, flora, transition zone

### Introduction

Several authors have revisited the biogeographical patterns of the Mexican biota, mainly since the second third of the twentieth century (Smith 1941; Dice 1943; Goldman & Moore 1945; Rzedowski 1978; Morrone 2005). These studies had the shared goal of classifying the biotic identities of natural areas into a hierarchical system of provinces, dominions, regions, and realms. Their main objective was to demarcate the geographical limits of each province and to identify the species supporting them. When attempting to sort the provinces into the biogeographical regions that exist in Mexico (Nearctic and Neotropical), it was gradually acknowledged that this was not a simple task. The complexity of the Mexican biota became evident, and the existence of complex spatiotemporal patterns, with a mixed flora and fauna, was recognised. Some authors explained this complexity as the result of the superposition of different biotic histories in a common space, an idea that implies a modification of the original concept of region, which means an area that was the product of a single history shared by several taxa (Halffter & Morrone 2017).

Other authors preferred to set the task of regionalization aside, under the premise of the existence of imbricate patterns, and focused on clarifying biotic evolutionary and biogeographical relationships. On the one hand, Léon Croizat (1958) considered southern Mexico and Mesoamerica to be one of the largest nodes (“gates”) of major biotic complexity; in other words, an area where two or more biotas with independent biogeographical histories overlap. On the other hand, Gonzalo Halffter (1964, 1976, 1978) recognised a Mexican transition zone where various independent patterns overlapped, as a product of the dispersal of biotas at different moments and from different source areas. Halffter rejected the idea of the prevalence of Nearctic fauna as proposed by holarcticist theories (e.g., Wallace 1876a and b; Matthew 1915) and highlighted the relevance of the patterns found in the Mexican mountains as evidence of in situ speciation events and the generation of an endemic entomofauna. The acknowledgement of Mexican biotic complexity was not an idea that emerged until the twentieth century. Alexander von Humboldt had already recognized some anomalous facts in the spatial patterns of the Mexican flora since the nineteenth century; many of his outstanding studies had undergone a series of revisions, modifications, and precisions (Juárez-Barrera *et al.* 2018). Some authors paid more attention to the existence of endemic taxa in common, while others focused more on the congruence of disjunct distributional patterns. A remarkable dichotomy between the study of biogeographical regionalization and the study of biotic evolution can be clearly appreciated since then.

Our purpose is to analyse the explanations given by some nineteenth-century naturalists for the biogeographical patterns of the Mexican biota, as well as the attempts made to rationalize their complexity. Our hypothesis is that beyond the empirical distribution data that naturalists obtained, their explanations were influenced by different theoretical principles. The main works analysed here are those of Alexander von Humboldt (1769–1859), Augustin Pyramus de Candolle (1778–1841), Alphonse P. de Candolle (1806–1893), Alfred Russel Wallace (1823–1913), Eugène Fournier (1834–1884), and Francis Sumichrast (1829–1882). Aside from any inherent historical interest that this analysis may possess, it could shed light on the debates on the regionalization and biotic evolution that are still going on today.

### **Humboldt: From the Andes to Anáhuac**

During his trip to South America, Alexander von Humboldt started to identify some biogeographical patterns. He observed that one of the typical characteristics of tropical forests was the lack of predominant species and that the vegetation was markedly heterogeneous, unlike temperate forests, where just a few species (known as “social”) dominated the physiognomy. In Mexico, Humboldt noticed some peculiarities of a vegetation type that today is known as cloud forest:

“From 17 to 22 degrees of latitude, all the country of Anáhuac, all plateau climb between 1500 to 3000 metres above the sea level is covered with oaks and a spruce species that resembles the *Pinus strobus*. Along the eastern slope mountain range, in Xalapa’s valleys, a broad liquidambar forest can be found: the soil, the vegetation, and the climate also acquire the conditions of the temperate regions; a circumstance that is not observed in any other place in the meridional America.” (Humboldt & Bonpland 1805: 16).

Humboldt found it difficult to regionalize the great richness and diversity of Mexican vegetation. The divisions he had recognised previously in South America, namely, warm, temperate, and cold regions, did not match up with the succession of physiognomies or their altitudinal ranges. He attempted to explain this complexity by adding the latitudinal variation to the physical conditions as a modifying factor:

“According to geodesic measures I have made in Mexico, the limit of the perpetual snows descends, in the 19th degree of boreal latitude, just at 4600 metres, 200 metres below the Equator. But in the proximity of temperate zones, the air streams that are established in the atmosphere, the direction of the trade winds, depending on which hemisphere they blow in, and other causes related to the configuration of the continents, give the regions located between 20 to 23 degrees of boreal latitude a climate and vegetation which should not be found in the tropics. Spruces of New Spain climb to 3934 metres of elevation, and even 1000 metres below perpetual snows some logs can be found, even getting as thick as 1 metre in diameter; meanwhile, between 5 and 6 latitude degrees, the tall trees disappear just at 3508 metres.” (Humboldt & Bonpland 1805: 47–48).

Humboldt and Bonpland (1805) also found discrepancies in the altitudinal distribution of some species:

“Oaks (*Quercus granatensis*) do not appear in the equatorial regions, but above 1700 metres of elevation. In Mexico, between 17 and 22 latitude degrees, I have seen them descending at 800 metres.” (Humboldt & Bonpland 1805: 67).

They realized another peculiarity of the Mexican vegetation, the existence of an arid plateau surrounded by mountains and covered with xeric vegetation:

“In Europe I had never observed dryness over 46 degrees. The temperature was fifteen degrees. But why, in the

Valley of Mexico, are vapours rising from the five lakes surrounding the city absorbed? Such absorption cannot be explained by the huge amounts of soda and caustic soda in the topsoil. All the inland areas of the Viceroyalty of New Spain possess an astonishing dryness. Vegetation at 2,000 metres of elevation is scarce, and the air seems to have been artificially dried, so to speak. This dryness, probably equally harmful to both health and vegetation, increases with each passing century, due to the lakes being drained by human industry and diminishing rainfall.” (Humboldt & Bonpland 1805: 98).

Humboldt’s observations can be summarised in three items: a) two floras converge in Mexico, a northern temperate and a southern tropical one, b) the limits between the temperate and tropical vegetation are found at higher elevations than in South American mountains, and c) the succession of plant physiognomies among the slopes in a same mountain range of Mexico consists of alternating wet and dry plant assemblages.

**TABLE 1.** Regions of Mexico from Alphonse de Candolle’s (1855) classification.

Family	Central Mexico & Sierras		Pacific Mexico - Guayaquil		Atlantic Mexico - Guatemala	
	Species	Percent	Species	Percent	Species	Percent
Compositae	169	18.5	95	10.5	104	16
Leguminosae	66	7	125	14	42	6.5
Scrophulariaceae	43	4.5	20	2.3	40	6
Labiatae	36	4	21	2.4	33	5
Euphorbiaceae	30	4	30	3.5	17	2.6
Amentaceae	27	3			34	5
Melastomataceae			103	11.5		
Convolvulaceae			39	4.5		
Rubiaceae	19		39	4.5	21	3.2
Malvaceae			31	3.5		
Gramineae	91	10				
Orchidaceae					65	10
Total	908		883		650	

### Alphonse de Candolle: One or several Mexican regions?

Mexico is one of the twenty botanical regions recognised by Augustin Pyramus de Candolle (1820). The greatest limitation of de Candolle’s (1820) system was the scarce knowledge on worldwide floras and their distributional data (Juárez-Barrera *et al.* 2018). Alphonse P. de Candolle (1855) described the characteristics of Mexican flora in great detail. In contrast to the system developed by his father, Alphonse de Candolle’s regionalization was not merely taxonomic or based on political frontiers (country borders), but instead demarcated the regions based on physical attributes and proposed characteristic families for each:

“Overall, from the study of the families, there are two essential characteristics to consider which can be extracted:

1. In each region, some families are dominant, speaking in terms of the proportion of their species. Such is the case of the European Gramineous and Compositae, the Leguminous in the West Indies and, in most equatorial countries the Protaces, or Myrtaces in New Netherlands, and so forth.

2. Some families are characteristic, meaning they are “dominant” to a given region, or at least they have a higher concentration of species than in other regions, sometimes compared to the phanerogams of the same region, or even compared to each family’s species. Thus, Berberides are characteristic of Chile, Stilides of New Netherlands, Resedaces of the Mediterranean and its neighbouring regions, the cacti of Mexico, the oxalides of Brazil and the Cape, etc.” (de Candolle 1855: 1170).

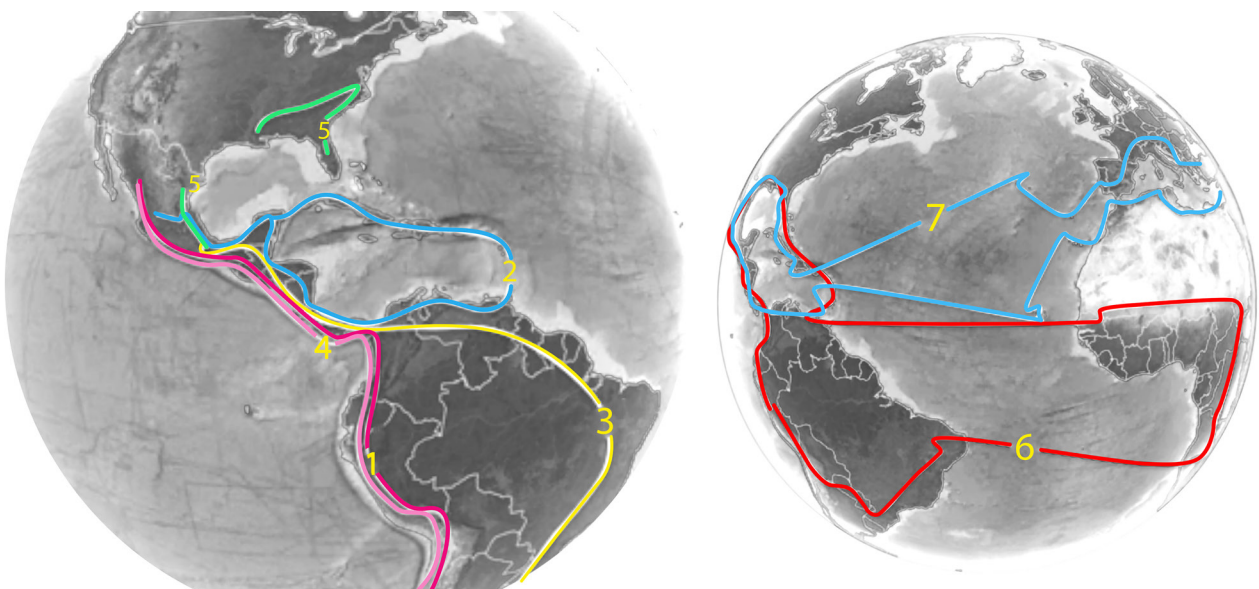
Based on this, de Candolle (1855) recognised three floristic regions for Mexico (table 1): (1) the Mexican central plateau and surrounding mountain ranges; (2) the slope from the Mexican Pacific to Guayaquil; and (3) the Atlantic slope from Mexico to Guatemala. There would be a fourth floristic region if we consider the Mexican northwest to be part of the great latitudinal desert belt (Baja California, Sonora-Arizona, Sahara and Arabia) which, along the Himalayas, according to de Candolle (1855), naturally sets apart the temperate and the tropical botanical regions in the northern hemisphere:

“This vast extension of the earth surface presents extremely different climates and, consequentially, a high diversity in the proportion of the main families. Northwards, the cold winter and the short duration of the warm season, gradually become each time more important conditions, which exclude much of the vegetation. Southwards, the drought produces a similar effect on other species. This is felt during the summer, at 45 latitude degrees in the Old World, and at 40 degrees in North America; since the duration of the drought increases toward the tropics, and the raining season is concentrated in the winter, plants suffer, unless the presence of high mountains modify such conditions. Finally, in the tropics there are regions (northwestern Mexico, Sahara, Arabia) displaying a complete drought, which determines a strong separation between equatorial regions and those of the temperate zone.” (de Candolle 1855: 1241).

Thus, in the nineteenth century, both Humboldt and Alphonse de Candolle recognised various botanical regions in Mexico, which reflects their acknowledgement of the complex biogeographical configuration of the country. Alphonse de Candolle also included Mexico, along with Brazil and Cape, among the areas of greatest geographic replacement of taxa (de Candolle 1855: 1169). Alexander von Humboldt, Augustin de Candolle and Alphonse de Candolle assumed that the floras characterising each botanical region are evidence of relationship between primitive and present floras and that such ties are a result of geological history. Thereby, they shared an opposite idea to the fixism of faunas of William Swainson (1835) and Philip L. Sclater (1858).

### **Fournier: Widespread distribution of species patterns**

After the publication of the “Origin of Species” by Darwin (1859) and its acceptance by the scientific community, Eugène Fournier was no longer particularly interested in the botanical regions, but in those species showing widespread distribution, since they supported his research into the complex relationships between the fern floras of Mexico and other areas. Fournier (1877–1879) reviewed all the collections of ferns that Alphonse de Candolle sent to him, consisting of 605 Mexican species, of which ‘only’ 178 were endemic (almost a third). The other 427 species were from Mexico and other countries, and most were of meridional distribution. In this group, he recognised seven distributional patterns: mountain ranges from Mexico to the Andes (230 species in the Peruvian and another 17 in the Chilean Andes); 2) Mexico and the Antilles (139 species); 3) Atlantic slope from Mexico to South America (59 reach the Orinoco river basin, 117 the Brazilian Amazon and 12 reach up to Corrientes or Montevideo); 4) temperate forests from Mexico to Chile (17, of which 11 are also found in Texas); 5) disjunct distribution in the Sierra Madre Oriental and eastern United States (Carolina to Florida), for which he did not give a number; 6) pantropical distribution (without number); and the most surprising for Fournier is group 7) with 12 species spread across the eastern slope of Mexico as far as the Mediterranean Sea (Fig. 1):



**FIGURE 1.** Geographical patterns of Mexican ferns (Fournier 1877–1879).

“But the most interesting plant group that concerns us is certainly, despite it being composed by no more than 12 species, that one which, throughout Gulf of Mexico slope, trespassing the Antilles, reaches the Azores and even the Canaries, ranging to the Mediterranean region, and continues with a few species in the mountains of Abyssinia, Persia



or the Himalayas. Among them, *Pteris longifolia* rises toward northern mountains and stops in Eschea island, *P. creteca* in Corsica, *Woodwardia radicans* in the Asturian mountains, *Adiantum capillus* in Poitiers and Bormio, in Tyrol, near a thermal spring, *Gymnogramme leptophylla* in Brest, while *Cystopteris fragilis*, a polymorphous but indivisible species, spreads throughout all Europe and reaches the top mountains of Alpes. The authentically established existence of these plant group matches with the hypotheses sustained by several naturalists regarding the disappearance of *Atlantis*.” (Fournier 1877–1879: 84).

Despite the multiple changes occurred in fern taxonomy, it is remarkable how Fournier’s deconstruction of the patterns overlapping in Mexico is a similar exercise to that of Rzedowski (1991) and Halffter (1962, 1964, 1974, 1976, 1978, 1987, 2003; Halffter, Llorente-Bousquets & Morrone 2008; Halffter & Morrone 2017). Fournier supported his explanations of the continental extension hypothesis in terms of Darwin’s dispersalist model (see Fichman 1977), but a very peculiar conception of evolution and the role of geological changes is evident. Fournier even invoked ideas like *Atlantis*, which represent a speculation beyond simple extensionism.

### Wallace and the limits between the Nearctic and Neotropical regions

Wallace (1876a and b) adopted the system of zoogeographic regions proposed by Sclater (1858), who had already defined six primary regions based on a detailed review of the distribution of the main families and genera of birds (Wallace 1876a, Vol. I: 53). In turn, Wallace briefly summarized the current knowledge of terrestrial vertebrate distribution and explained it with reference to natural physical and biological laws (Wallace 1876a and b). Wallace applied explicitly the dispersalist model outlined by Lyell (1832) and adopted by Darwin (Wallace 1876a: vol. I: xii). He demarcated the six main zoogeographic regions, and subdivided them into sub-regions, focusing particularly on very peculiar or characteristic groups (Wallace 1876a, vol. I: 10).

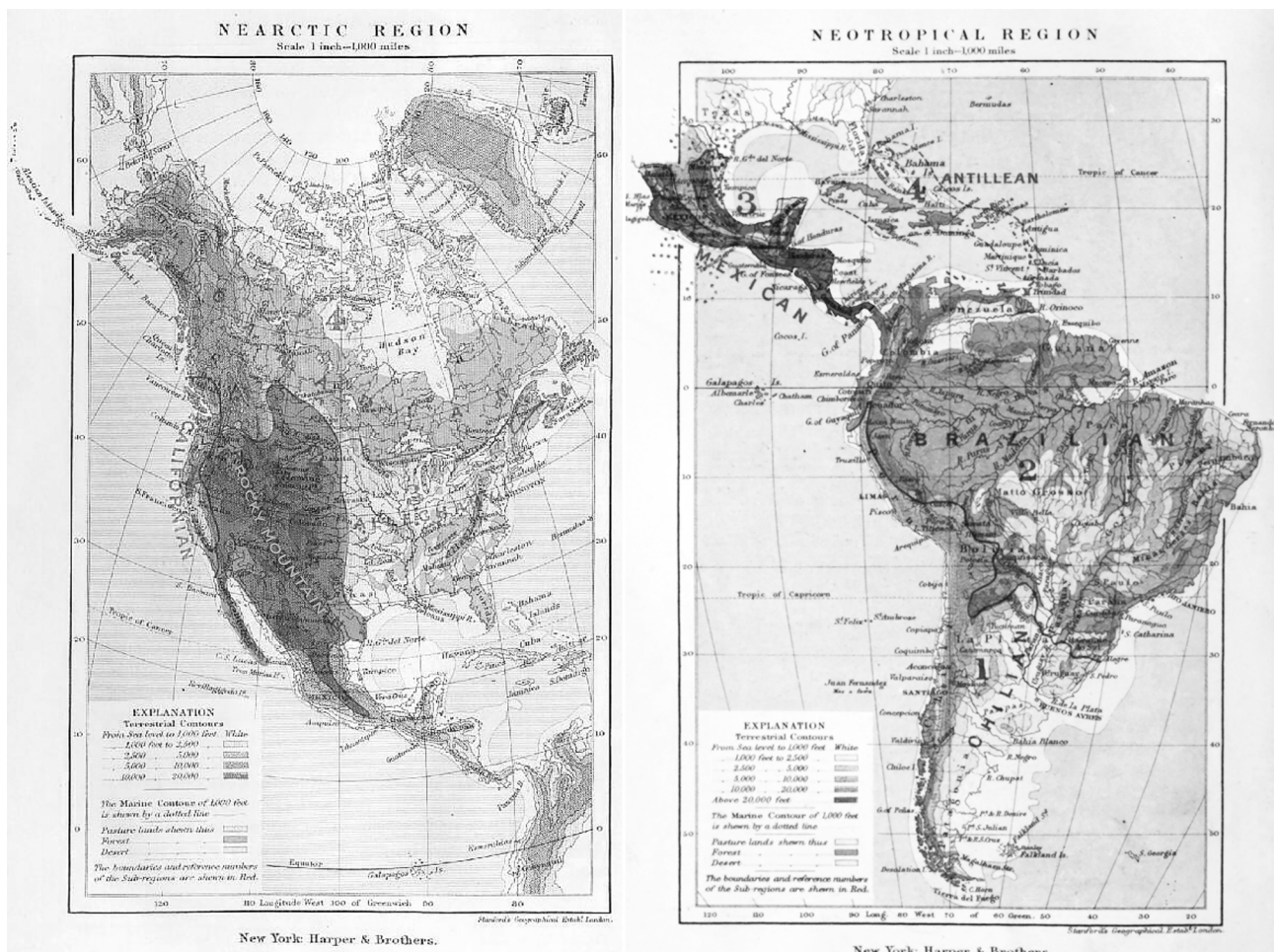


FIGURE 2. Mexico in Wallace’s regions outlined in a darker shade of grey.

Wallace (1876b) included the greatest part of Mexico in the Neotropical region, together with South America and the Antilles (Fig. 2). He characterised this large region according to its enormous diversity of generic and specific

forms. Due to the relative uniformity of animal life throughout the region, it was difficult for him to demarcate four sub-regions. The Antillean sub-region comprises the West Indies archipelago, characterized by its lack of diversity, which he explained as a characteristic of very old islands, but also possesses some peculiar forms that are not found in the rest of the region. The Chilean sub-region covers the temperate meridional portion of South America and the elevated Andean plateau near the Equator; its fauna is very different from that found in neighbouring tropical areas in terms of the taxa it contains and the taxa it does not. The third sub-region is Tropical South America or Brazilian sub-region, which harbours great diversity and faunistic homogeneity. Mexico and Central America, including the two slopes (Atlantic and Pacific) from the Tropic of Cancer to northwestern South America, constitute the fourth sub-region, the so-called Mexican sub-region or Tropical North America, characterized by the absence of groups that only inhabit South America (Wallace 1876b, Vol. II: 51). This sub-region possesses many genera that can be found in the Nearctic region but never in South America, and vice versa. Therefore, its fauna comprises a mixture of taxa from the north and south and Wallace, under the dispersalist model, interpreted the Mexican sub-region as possessing a fauna in a process of expansion. Wallace (1876) included all the mountain ranges surrounding the Mexican Central Plateau in the Rocky Mountains sub-region, in the southern part of the Nearctic region, which also includes the Canadian, Californian, and Alleghanian sub-regions.

Wallace (1876b) characterised the Mexican sub-region by its huge diversity of genera and species, and because of the relative uniformity of its fauna. For Wallace, it was especially difficult to demarcate this sub-region, because of the almost total absence of endemic taxa. All the genera present in the Mexican sub-region are the same as those inhabiting the Brazilian and Chilean sub-regions, each of which possess their own endemic forms. In the Mexican sub-region, some Nearctic taxa overlap with Neotropical taxa:

“The portion of North America that lies within the tropics, closely resembles the last sub-region in general zoological features. It possesses hardly any positive distinctions; but there are several of a negative character, many important groups being wholly confined to South America. On the other hand, many genera range into Mexico and Guatemala from the north, which never reach South America; so that it is convenient to separate this district as, a sub-region, which forms, to some extent, a transition to the Nearctic region.” (Wallace 1876b, Vol. II: 4–5).

Wallace could not identify clear boundaries for the Mexican sub-region and considered it to be transitional to the Nearctic region. He explained this condition in terms of its recent history. Under Wallace’s approach, the highlands of Mexico and Guatemala were formerly isolated from South America, forming part of the Nearctic region, which means that Neotropical elements are of recent arrival:

“Owing to the fact that the former Republic of Mexico comprised much territory that belongs to the Nearctic region, and that many Nearctic groups extend along the high-lands to the capital city of Mexico itself, and even considerably further south, there is much difficulty in determining what animals really belong to this sub-region, which forms, to some extent, a transition to the Nearctic region.” (Wallace 1876b, Vol. II: 52).

### Sumichrast’s zoogeographic regions

Francis Sumichrast also proposed zoogeographic regions for Mexico based on those previously described by Humboldt. He divided the main physiognomic assemblages into three regions: warm, temperate, and alpine:

“From what has now been said, I infer that the department of Vera Cruz, considered as a zoological province, may be divided into three distinct regions, succeeding each other from the east to the west, and each more or less completely characterized by the predominance of certain ornithological forms peculiar to them.

The first of these regions of Vera Cruz, which, in conformity with the usual terms, I call the hot region (*terres chaudes* or *tierras calientes*), extends along the Gulf of Mexico, between the departments of Tamaulipas and Tabasco, and from the eastern border gradually rises to an altitude which we may fix approximately as about 600 metres.

The second or temperate region (*terres tempérées* or *tierras templadas*), extends from the western confines of the preceding to the foot of the Cordilleras, which form the eastern outworks of the plateau of Mexico. We assign as its limits an elevation from 600 to 1500 metres, or thereabouts.

The third, in the absence of any common term, I propose to call the alpine region, the vague name of *tierra fría*, commonly applied to the alpine region and the great central plateau to designate its climate, being inadmissible in connection with the geographical distribution of the birds. This alpine region embraces the western portions of the department, including all the mountainous portions, between 1500 and 3500 metres in height. It is quite remarkable that within a territory so circumscribed as that to which these notes are limited, we thus find, represented zoologically within a space of about 180 kilometres in breadth (taking for our line of observation the route from Vera Cruz to Mexico, and for the extreme points on this line, Vera Cruz at the sea level, and the peaks of Aculzingo, to the height of 2450 metres), the two grand natural divisions designated by naturalists under the names of Regio Nearctica and Regio

Neotropica. The union of the respective faunae of these two divisions occurs in several localities of the temperate region of the department of Vera Cruz in the most striking manner.” (Sumichrast 1869: 558–559).

Sumichrast (1876) recognised a mixture of Nearctic and Neotropical faunas, but, unlike Humboldt, he also considered the existence of an endemic component, at least in the reptile fauna:

“In fact, from 54 involved genera, only seven have their highest development in the Nearctic region (*Sceloporus*, *Phrynosoma*, *Coluber*, *Bascanium*, *Eutecnia*, *Ancistroclon*, *Crotalus*), whereas at least 15 other genera (*Callichelys*, *Claudins*, *Ctenosaura*, *Phymatolepis*, *Lepidophyma*, *Heloderma*, *Loxocemus*, *Geagras*, *Stenorhina*, *Coniophanes*, *Enicognathus*, *Conophis*, *Tomodon*, *Trimorphodon*, *Symphimus*, etc.) are characteristic of the Mexican district of the Neotropical region: most of the remaining genera are essentially Neotropical.” (Sumichrast 1881: 269).

He also found some species common to both the Tehuantepec Valley and Nicaragua:

“Out of the more than thirty-seven reptile and batrachian species enumerated by M. Cope, which had been collected in Nicaragua by M. Niel (Report of the Peabody Academy of Sciences 1869, p. 80), twenty-two are found to be identical over the edge of the Gulf of Tehuantepec.” (Sumichrast 1881: 269).

Two ideas emerge from Sumichrast’s work. First, he recognised some components endemic to the transition area, which can define it as a region with an identity of its own. Two, Sumichrast also observed that the transition between the Nearctic and Neotropical regions can be observed along an elevation gradient on the Sierra Madre Oriental in the state of Veracruz (Fig. 3).

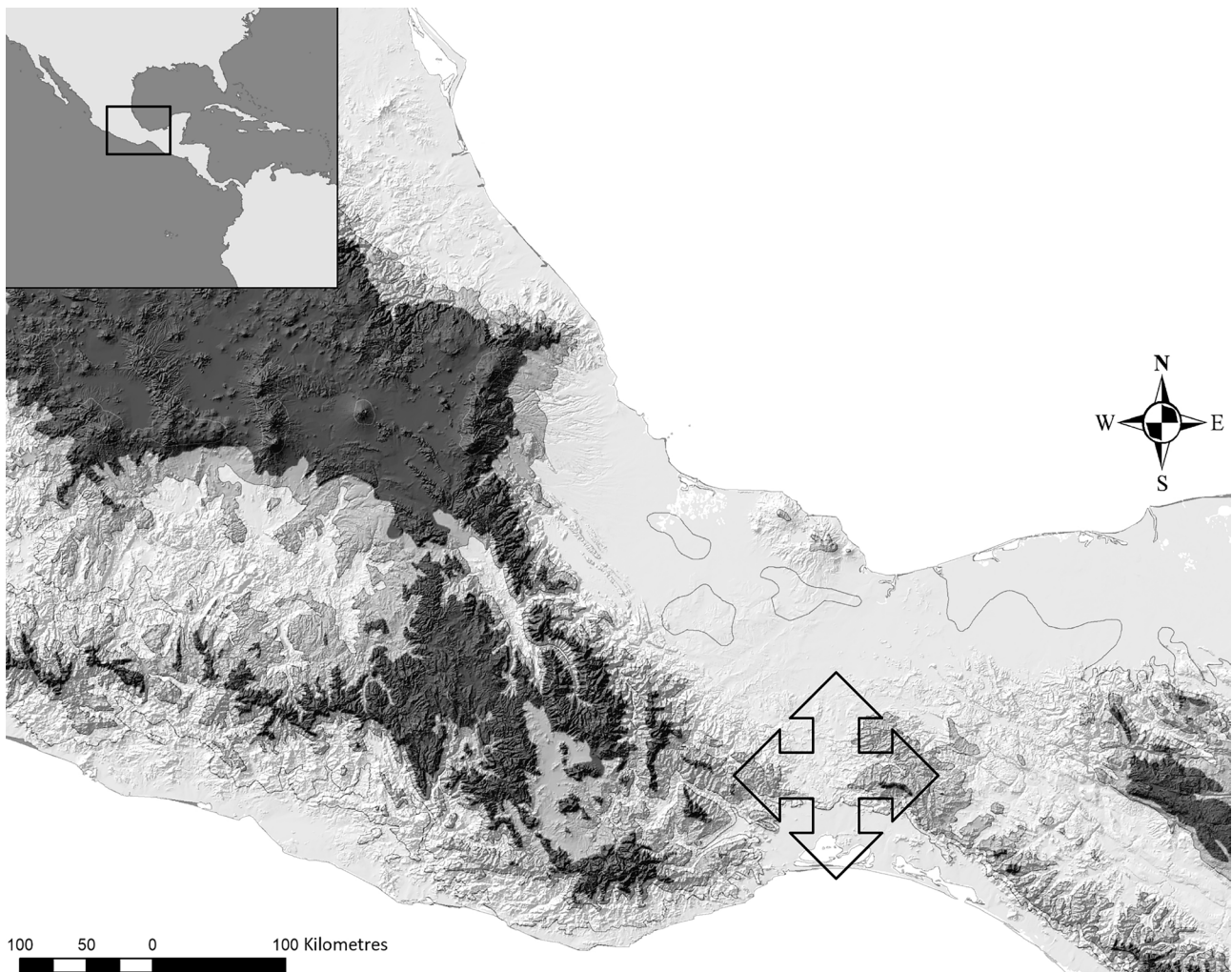


FIGURE 3. Sumichrast (1869–1881) considered the Isthmus of Tehuantepec as a transition zone both north-south and west-east.

## Discussion

Humboldt’s premise was that the geographical plant distribution demonstrates discrete divisions, which can be classified into regions (Ebach 2015: 26). Humboldt was interested in uncovering and understanding the complex interactions of

the real world (Guarín 2004: 608). It is evident, however, that when he applied his system to the Mexican vegetation, he found several anomalies. First, the series of physiognomic assemblages are not constant in terms of their elevation or distributional patterns; second, the species diagnosed in each assemblage demonstrated hazardous distributions. Humboldt noted the necessity to fine-tune his regionalization system and to base it on distributional patterns instead of life form distribution, but he also acknowledged that the scarce taxonomic knowledge and coverage of floristic inventories were great impediments to achieve this goal.

On the Kantian premise that the world possesses an order comprising natural entities, Humboldt developed a description and classification of plant assemblages based on their physiognomy. Humboldt was not interested in the Linnaean taxonomic system to identify plant species, but rather in linking plant physiognomy to physical conditions. He tried to construct a theoretical-conceptual framework to give meaning to the huge amount of information he had compiled on plant distribution. He assumed that the geographical distribution of plants would reveal finite, discrete units that could be recognised and classified into regions. Therefore, Humboldt made an exhaustive revision of differences found in Mexican vegetation and flora. This author realised that there were differences not only between Old and New World floras, but also between those of North and South America:

“The *Cheirosthemon*, a new genus of malvaceae, about which Mr. Cervantes, a professor of Botany in Mexico, has published an interesting monography, is found in these elevated regions; but this tree, whose flower has such a peculiar shape, has not been discovered in the Peruvian Andes.” (Humboldt & Bonpland 1805: 67).

These facts led Humboldt to generalize ‘Buffon’s law’. Nearly sixty years before, Buffon (1776) noted that the Old and New World mammal faunas have no species in common (Nelson 1978; Kinch 1980; Larson 1986). Humboldt tested Buffon’s law with plants, noticing that there were differences between the North and South American floras, and recognizing Mexico as an area where both floras overlap. Humboldt suggested characteristic taxa and boundaries between both floras:

“The vegetation of Canada and other northern regions have advanced toward south, and the volcanic mountains of Mexico are covered by the same spruces which seemed to belong only to Gila and Missouri springs.” (Humboldt & Bonpland 1805: 16).

Authors such as Schouw (1823) and Grisebach (1878), among others, followed Humboldt’s tradition. His ideas led to plant formation classification systems, systematic communities, and modern eco-regional systems.

Some years later, Augustin de Candolle approached plant distribution differently. He proposed a system of 20 botanical regions according to plant taxa distribution, but he warned about a lack of information. The world floras known then only represented a very small sample of estimated genera and species richness, which he calculated as a quarter (nearly 25,000 species) of his estimated total (at least 100,000). Floristic knowledge was limited by many methodological shortcomings, such as the poor taxonomic treatment of specimens and inconsistencies concerning collection or areas of distribution. That is why he considered that his system of 20 botanical regions was far from being completely developed. Mexico is one of Augustin de Candolle’s 20 botanical regions, which implies that it possesses an endemic flora. Thirty-five years later, Alphonse de Candolle increased the number of botanical regions to 40 based on a better knowledge of world-flora taxonomy and the geographic evidence available. He abandoned the country-name system and demarcated more precise regions according to size and boundaries. Alphonse de Candolle highlighted ‘characteristic’ taxa and widely distributed species, particularly those with disjunct distribution. He discussed his ideas in his *Géographie botanique raisonnée* (Candolle 1855). In addition to other French authors like Fournier, Alphonse de Candolle explained the matching between disjunct distributions of several taxa as the product of a changing geography, implicitly accepting Edward Forbes’ continental extensionist ideas. Contemporary reviews of the nature of biogeographical transition zones (i.e., Ferro & Morrone 2014) make considerations similar to those of authors such as Alphonse de Candolle, who considered deserts as zones of change between tropical and temperate regions. According to Ferro and Morrone (2014), these represent subtraction transition zones, while the mountain ranges of Mexico represent addition transition zones.

Once Darwinian theory had been accepted, interest in proposing regionalization systems gradually shifted towards the study of widely distributed taxa, which was explained in terms of dispersal from a centre of origin accompanied by differentiation events. From this point of view, congruent endemism (and even congruent disjunctions) was considered an inconsequential construct. The only tangible and undeniable pattern was the latitudinal richness gradient, which could be explained by the “general law of adaptation” (Allen 1878).

Wallace explained the geographical distribution of animals in terms of Darwin’s dispersalist model, which only admits eustatic movements of sea level to connect and disconnect faunas, opposed to those hypotheses based on ancient land bridge connections. Supported by the fossil evidence, especially the unexpected discovery of several species of South American Xenarthra in North America, as well as the presence of many identical species on both

sides of Central America, Wallace concluded that during the Miocene and Pliocene, North and South America had been separated by a wide sea, while the uplands of Mexico and Guatemala were connected to the North American continent at that time, which means that Mexico was originally part of the Nearctic region. Therefore, many Nearctic forms have their southern limit in Nicaragua. In the Paleogene, there were remarkable differences between the North and South American faunas. Both continents had connected only recently, producing an exchange of faunas and making it hard nowadays to set a precise boundary between the two regions. If anything, we could consider only the uplands of Mexico and Guatemala as belonging to the Nearctic region, but even today, the fauna of this area is recognised as the Mesoamerican core because of high number of endemic species. Under the dispersalist model supported by Wallace, each region may be understood to be the centre of origin of several animal lineages, but in the case of the Mexican sub-region, such an assumption is hard to support. Wallace consistently established this purpose: "... our aim is to trace the local origin or birthplace of existing genera and families" (Wallace 1876: vol. I: 108). One important problem with Wallace's proposal is that it supports the Mexican sub-region with negative characters, namely, with absences, which in contemporary biogeography equals the recognition of artificial areas of endemism, and therefore, is inadequate to properly reveal the history of the spatial distribution of taxa.

To explain the shortage of birds on the Pacific slope, Sumichrast (1881) turned to ecological explanations. For example, he argued that thrushes, which are rather typical species in temperate and cloud forests, do not exist in this area, and that other bird families which regularly eat berries are not found on the Pacific slope, where the species associated to legumes are predominant. Sumichrast observed that on the Pacific shore there is, in general, a lower diversity of birds than on the Atlantic shore, such as Sylviidae (currently the genus *Polioptila* belongs to the Polioptilidae) and Tyrannidae, specially the genus *Myarchus*. To explain the presence of birds on both shores, Sumichrast referred to the barriers (or lack of, in this case) as the cause of this faunal mixture throughout the isthmus. Sumichrast's explanation of bird distribution in the Tehuantepec Isthmus is clearly eclectic. To characterise the different areas surrounding the Isthmus of Tehuantepec, he adopted Humboldt's regions and the existence of native species, then combining physiognomy and endemism. For example, Sumichrast highlighted the existence of some characteristic reptile genera in which he called the Mexican district, which corresponds to what is now the Mexican Transition Zone. This author suggested that the transitional area between the Nearctic and Neotropical regions could be observed not only horizontally but also altitudinally. He recognized a smaller transitional zone to the one proposed by Wallace (1876b).

Sumichrast's idea of considering transition areas in relation to geographical and environmental aspects is again considered in contemporary reviews (Halffter 1962, 1964, 1974, 1978, 1987; Forman 1995; Metzger & Müller 1996; Cadenasso *et al.* 2003; Fagan, Fortin & Soykan 2003; Peters *et al.* 2006; Morrone 2004). Ferro and Morrone (2014) highlight this same observation about biogeographical transition zones.

## Conclusions

Humboldt explained the complexity of the Mexican biogeographical patterns by the contact between two different floras: North American and South American. In contrast, Augustin de Candolle established his Mexican botanical region because of the peculiarity of its plant families' composition, mainly cacti. Alphonse de Candolle argued that in Mexico there is a strong biotic replacement because of the existence of four botanical regions. Before the acceptance of the theory of evolution, the description of these different spatial patterns (endemism, species richness and taxonomic replacement gradients, among others) coexisted without contradictions. Each pattern implied a set of questions and explanations without excluding each other. Thereafter, the interest of some authors was focused on the study of organisms with wide distribution (mainly disjunct distributions). Hypotheses concerning the historical relationships between floras and faunas were generated based on dispersal events, since botanical and zoological regions were considered areas of creation.

Authors such as Fournier minimized the importance of endemic taxa, emphasizing the congruent distribution of widespread ferns. Based on this group, and accepting the geographical extensionist hypotheses of Forbes, Fournier proposed different relationships for Mexican pteridoflora. On the other hand, Sumichrast and Wallace adopted an intermediate position and, although they acknowledged regional limits, they explained the historical relationships between areas by dispersal events. Later, attempts at biogeographical regionalization of Mexico tried to order its complex biodiversity. In the end, the hierarchical arrangement constitutes only a preliminary framework of reference to depict a scenario where some taxa have evolved in time and space. In the 20th century, Darlington (1957) suggested

the existence of a Mexican transition zone where a gradual mixture of individual distributions exists, where species showed an extension according to their dispersal capabilities. Halffter (1962 and later contributions) conceived that Mexican biota was composed of several sets of taxa historically integrated in space and time.

The contributions of 19th-century naturalists laid the foundations for the recognition of complex biogeographical patterns in Mexico. These patterns were reconsidered and analysed in the 20th century, based on a complex geography and changing environments, in the light of new evidence and analytical tools.

## Acknowledgements

This study is part of the doctoral research of the first author and was supported by the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México. The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship provided during this research. The present work was partially financed by projects PAPIIT IN-215914 and PAPIME-PE209216. The first author also thanks Diana Espinosa Ocegueda for improving the first English version of the manuscript.

## References

- Allen, J.A. (1878) The geographical distribution of the Mammalia, considered in relation to the principal ontological regions of the Earth, and the laws that govern the distribution of American life. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 4: 313–377.
- Buffon, L.C. (1776) *Histoire naturelle générale et particulière, supplément, III*. De L’Imprimerie Royale, Paris, 388 pp.
- Cadenasso, M.L., Pickett STA, Weathers, K.C, Bell, S.S, Benning, T.L, Carreiro, M. & Dawson, T.E. (2003) An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *Bioscience* 53: 717–722.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0717:AIASAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0717:AIASAT]2.0.CO;2)
- Croizat, L. (1958) *Panbiogeography*. Vols. 1 and 2. Published by the author, Caracas, 1018 pp.
- Darwin, C.R. (1859) *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London, 502 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.68064>
- De Candolle, A.P. (1820) *Essai élémentaire de géographie botanique*. Dictionnaire des Sciences Naturelles Vol. 18. F. Levrault, Paris, pp. 1–64.
- De Candolle, A.P. (1855) *Géographie botanique raisonnée, ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l’époque actuelle*. Masson, Paris, 1365 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.62718>
- Dice, L.R. (1943) *The biotic provinces of North America, VIII*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 78 pp.  
<https://doi.org/10.2307/1438630>
- Ebach, M.C. (2015) *Origins of biogeography: The role of biological classification in early plant and animal geography*. Springer, New York, 187 pp.
- Fagan, W.F, Fortin, M.J. & Soykan, C. (2003) Integrating edge detection and dynamic modeling in quantitative analyses of ecological boundaries. *Bioscience* 53: 730–738.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0730:IEDADM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0730:IEDADM]2.0.CO;2)
- Ferro, I. & Morrone, J.J. (2014) Biogeographical transition zones: A search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1–12  
<https://doi.org/10.1111/bij.12333>
- Fichman, M. (1977) Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *Journal of the History of Biology* 10: 45–63.  
<https://doi.org/10.1007/BF00126094>
- Forman, R.T. (1995) *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 656 pp.  
<https://doi.org/10.1017/9781107050327>
- Fournier, E. (1877–1879) Sobre la distribución geográfica de los helechos en México. *La Naturaleza* 4: 82–86.
- Goldman, E.A. & Moore, R.T. (1945) The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26: 347–360.  
<https://doi.org/10.2307/1375154>

- Grisebach, A. (1878) *La végétation du globe. D'après sa disposition suivant les climats*. Librairie J. -B. Baillière et Fils, Paris, 905 pp.
- Guarín, A. (2004) Alexander von Humboldt and the origins of our modern geographical view of Earth. In: Janelle, D.G., Warf, B. & Hansen, K. (Eds.) *WorldMinds: Geographical perspectives on 100 problems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, pp. 607–611.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2352-1\\_99](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2352-1_99)
- Halffter, G. (1962) Explicaciones preliminares de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5: 1–17.
- Halffter, G. (1964) La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 1–108.
- Halffter, G. (1974) Elements anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogeographiques. *Quaestiones Entomologicae* 10: 223–262.
- Halffter, G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1–64.
- Halffter, G. (1978) Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39–40: 219–222.
- Halffter, G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95–114.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000523>
- Halffter, G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. In: Morrone, J.J. & Llorente-Bousquets, J. (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, pp. 87–97.
- Halffter, G., Llorente-Bousquets, J. & Morrone, J.J. (2008) La perspectiva biogeográfica histórica. In: Sarukhán, J., Soberón, J., Halffter, G. & Llorente-Bousquets, J. (Eds.) *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, Mexico City, pp. 67–86.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.113645>
- Halffter, G. & Morrone, J.J. (2017) An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* 4226: 1–46.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4226.1.1>
- Humboldt, A. & Bonpland, A. (1805) *Essai sur la géographie des plantes. Accompagné d'un Tableau Physique des Régions Équinoxiales*. Levrault, Paris, 155 pp.
- Juárez-Barrera, F., Bueno-Hernández, A., Morrone, J.J., Barahona-Echeverría, A. & Espinosa, D. (2018) Recognizing spatial patterns of biodiversity during the nineteenth century: The roots of contemporary biogeography. *Journal of Biogeography* 45: 1–8.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.13218>
- Kinch, M.P. (1980) Geographical distribution and the origin of life: The development of early nineteenth-century British explanation. *Journal of the History of Biology* 13: 91–119.  
<https://doi.org/10.1007/BF00125355>
- Larson, J. (1986) Not without a plan: Geography and natural history in the late eighteenth century. *Journal of the History of Biology* 19: 447–488.
- Lyell, C. (1832) *Principles of geology and inquiry how far the former changes of the earth surface, vol. II*. John Murray, London, 330 pp.
- Matthew, W.D. (1915) Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences* 24: 171–318.  
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1914.tb55346.x>
- Metzger, J.P. & Muller, E. (1996) Characterizing the complexity of landscape boundaries by remote sensing. *Landscape Ecology* 11: 65–77.  
<https://doi.org/10.1007/BF02093740>
- Morrone, J.J. (2004) La Zona de Transición Sudamericana: Caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41–50.
- Morrone, J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207–252.  
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Nelson, G. (1978) From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *Journal of the History of Biology* 11: 269–305.  
<https://doi.org/10.1007/BF00389302>
- Peters, D.P.C., Gosz, J.R., Pockman, W.T., Small, E., Parmenter, R.R., Collins, S.L. & Muldavin, E. (2006) Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Landscape Ecology* 21: 19–33.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-005-1063-3>
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, Mexico City, 432 pp.

- Rzedowski, J. (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3–21.  
<https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>
- Schouw, F. (1823) *Grunzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie*. Reimer, Berlin, 546 pp.  
<https://doi.org/10.1515/9783111580531>
- Sclater, P.L. (1858) On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Zoology* 2: 130–145.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1858.tb02549.x>
- Smith, H.M. (1941) Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2: 103–110.
- Sumichrast, F. (1869) The Geographical Distribution of the Native Birds of the Department of Vera Cruz, with a List of the Migratory Species. *Memoirs read before the Boston Society of Natural History* 1 (4): 542–563.
- Sumichrast, F. (1876) *Birds of southwestern Mexico*. Government Printing Office, Washington, 56 pp.
- Sumichrast, F. (1881) Contribución a la historia natural de México. Notas acerca de una colección de reptiles y batracios de la parte occidental del istmo de Tehuantepec. *La Naturaleza* 5: 268–293.
- Swainson, W. (1835) *A treatise on the geography and classification of animals*. Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longman, London, 367 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.25975>
- Wallace, A.R. (1876a) *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface* (Vol. 1). Macmillan, London, 503 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.46581>
- Wallace, A.R. (1876b) *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface* (Vol. 2). Macmillan, London, 648 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.46581>



⏪ Responder a todos    ✖    🗑 Eliminar    ⏸ No deseado    Bloquear    ⋮

## RV: [RMB] arbitrajes ms 3402

----- Forwarded message -----

De: **Dr. Fernando Álvarez Noguera** <[falvarez@ib.unam.mx](mailto:falvarez@ib.unam.mx)>

Date: lun., 18 may. 2020 a las 17:13

Subject: [RMB] arbitrajes ms 3402

To: Antonio Alfredo Bueno Hernández <[abueno@unam.mx](mailto:abueno@unam.mx)>

Cc: <[aarizmen@ib.unam.mx](mailto:aarizmen@ib.unam.mx)>

Estimado Dr. Bueno,

He recibido una opinión y yo mismo he revisado su ms "La evolución del pensamiento biogeográfico de Gonzalo Halffter". Después de leerlo creo que no debo retrasar más el proceso de arbitraje de tal manera que le envío una copia marcada con los comentarios que se reunieron. El ms puede ser aceptado para publicación en la Revista Mexicana de Biodiversidad una vez que realice los ajustes y atienda los comentarios vertidos en la revisión.

Yo tengo dos puntos generales para su consideración. El primero es que me dio la impresión de estar un poco desbalanceada la parte histórica con el análisis del pensamiento de G: Halffter. La primera parte (histórica) es más larga y parece más detallada que la segunda (G. Halffter). Esto aun cuando el ms trata sobre lo segundo. Hay un pequeño párrafo hace ala mitad del ms que podría eliminarse pues aparece un pocoo desarticulado del resto del ms. Y lo segundo es que enmiendas opinión falta un cierre en donde se vea el impacto de las ideas de Halffter acerca de la ZTM, esto estáexplicaod en la copia marcada.

Por favor prepare una versión atendiendo los comentarios vertidos y envíela en cuanto sea oportuno. Revisaré la nueva versión y en su caso

estaré en posición de dictaminar la aceptación final del ms para ser publicado.

Le agradezco el que haya considerado a la RMB para someter su ms y aprovecho para enviarle un cordial saludo.ç

Atentamente,

Fernando Alvarez

---

Revista Mexicana de Biodiversidad <http://www.revista.ib.unam.mx>

[Responder](#) | [Responder a todos](#) | [Reenviar](#)

1 **La complejidad biótica de la Zona de Transición Mexicana y la evolución del pensamiento**  
2 **biogeográfico de Gonzalo Halffter**  
3 **The biotic complexity of the Mexican Transition Zone and the evolution of Gonzalo**  
4 **Halffter's biogeographic thought**

5

6 Fabiola Juárez-Barrera<sup>a,b</sup>, David Espinosa<sup>b</sup>, Juan J. Morrone<sup>c</sup>, Tania Escalante<sup>c</sup> y A. Alfredo  
7 Bueno-Hernández<sup>b,\*</sup>

8

9 *<sup>a</sup> Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Coordinación de Estudios de Posgrado,*  
10 *Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Ciudad de México, México.*

11 *<sup>b</sup> Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 09230*  
12 *Ciudad de México, México.*

13 *<sup>d</sup> Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma*  
14 *de México, 04510 Ciudad de México, México.*

15

16 \*Autor para correspondencia: [abueno@unam.mx](mailto:abueno@unam.mx) (A.A. Bueno)

17

18 **Resumen**

19 Desde el siglo XIX, dos aspectos llamaron la atención entre los naturalistas que estudiaron la  
20 compleja distribución de especies en las montañas mexicanas: el reconocimiento de regiones  
21 bióticas y la distribución congruente de taxones de distribución amplia. Dichos patrones fueron  
22 confirmados posteriormente. Sin embargo, a finales del siglo XIX y en la primera mitad del siglo  
23 XX, predominaron los estudios sobre el reconocimiento de gradientes de diversidad de especies,  
24 los cuales se explicaron bajo el llamado "enfoque Holarticista", según el cual las especies

25 dominantes surgían en las extensas áreas septentrionales. La distribución congruente de especies  
26 fue retomada nuevamente durante la segunda mitad del siglo XX, principalmente por León  
27 Croizat. La compleja diversidad biológica de México se explicó ahora como resultado de la  
28 convergencia de diferentes biotas. Posteriormente, Gonzalo Halffter destacó que, dentro de esa  
29 mezcla de especies aparentemente azarosa, existen varios conjuntos de taxones con patrones de  
30 distribución congruentes superpuestos en el mismo espacio geográfico, aunque con orígenes  
31 temporales y espaciales distintos. Aquí se hace una síntesis del desarrollo de las ideas  
32 biogeográficas de Halffter, desde su dispersalismo inicial hasta su modelo de cenocrones  
33 superpuestos, las cuales han contribuido significativamente al concepto de la llamada Zona de  
34 Transición Mexicana.

35 *Palabras clave:* Zona de Transición Mexicana; Endemismo; Regiones biogeográficas

#### 36 **Abstract**

37 From the 19th century, two factors stood out during the studies of the complex species  
38 distribution in the central Mexican mountain ranges: the acknowledgment of biotic regions and  
39 the congruent distribution of widespread taxa. Such patterns were subsequently confirmed.  
40 However, towards the late 19th century and early 20th century, the acknowledgement of species  
41 diversity gradients prevailed, explained by the "Holarcticist approach", according to which the  
42 dominant species originated in the broad northern areas. The congruent species distribution was  
43 revisited in the second half of the 20th century, mainly by León Croizat. The complex Mexican  
44 biological diversity was now explained as the result of two or more convergent biotas.  
45 Afterwards, Gonzalo Halffter highlighted the fact that, within this apparently random mixture of  
46 species, several taxon assemblages with congruent geographical patterns exist, with their own  
47 evolutionary history, overlapping within the same geographical space, despite having different  
48 temporal and spatial origins. This work displays a synthesis of the development of his

49 biogeographic ideas, from his initial dispersalist approach to his model of overlapping cenocrons,  
50 which contributed to the conception of the Mexican Transition Zone.

51 *Keywords:* Mexican Transition Zone; Endemism; Biogeographic regions

52

### 53 **Introducción**

54 Durante el siglo XIX se consolidó la idea que la biodiversidad que habita la Tierra muestra  
55 una distribución espacial no azarosa. Desde entonces, se distinguieron ciertos patrones espaciales  
56 (Juárez-Barrera et al., 2018): a) el gradiente latitudinal de riqueza y remplazo de especies, b) la  
57 variación latitudinal del fenotipo de grupos de cuadrúpedos (reglas zoogeográficas y de formas de  
58 vida vegetal), c) la sucesión de ensambles de formas de vida vegetal a lo largo de la latitud y de la  
59 elevación, d) la extensión y diferenciación de los linajes y e) la correspondencia entre las áreas de  
60 distribución de diferentes taxones, fueran éstas continuas (regiones biogeográficas) o disyuntas.

61 De este último patrón derivó la hipótesis de múltiples centros de origen donde surgieron las  
62 especies nuevas, y con ello el debate sobre el origen único o múltiple de las especies, tanto en el  
63 espacio como en el tiempo. Desde una perspectiva metafísica, algunos autores supusieron que  
64 una misma especie podía aparecer en diferentes áreas y tiempos por una voluntad supranatural,  
65 como sostenía Louis Agassiz (1848). Desde otra perspectiva más secular, la premisa fue el origen  
66 único de las especies en un determinado espacio y tiempo, como sostenía Alphonse de Candolle  
67 (1855), quien interpretó a las regiones botánicas como la evidencia de la existencia de floras  
68 ancestrales que a través del tiempo habían dado lugar a las floras actuales.

### 69 **El surgimiento de la hipótesis holartísta**

70 Luego de la difusión y adopción de la teoría de la evolución por selección natural (Darwin,  
71 1859), el estudio de los patrones biogeográficos, hasta entonces ampliamente aceptados, se fue  
72 relegando, en la medida que se iba adoptando un nuevo enfoque para el estudio de la distribución

73 espacial de los taxones. Las áreas de distribución de los distintos grupos se concibieron como  
74 entidades naturales sometidas a un cambio continuo. Bajo esta nueva perspectiva de una  
75 biogeografía dinámica, parecía carecer de sentido la búsqueda de sistemas de regionalización  
76 biogeográfica, los que representaban el viejo enfoque meramente descriptivo. Otro postulado  
77 relacionado con esta concepción dinámica, derivado de la teoría darwinista, fue que los grupos  
78 dominantes surgían originalmente en el hemisferio norte, para posteriormente invadir las áreas  
79 australes (Juárez-Barrera et al., 2018). En esas áreas de gran extensión, la variabilidad de los  
80 individuos de una misma especie y las presiones de selección se maximizaban. Por ello, el asumir  
81 que habían ocurrido oleadas sucesivas y continuas de invasión, hacía irrelevante el interés por  
82 encontrar una regionalización natural, como lo había propuesto anteriormente Sclater (1858). En  
83 las últimas décadas del siglo XIX, varios estudiosos de la distribución geográfica de la vida  
84 habían abandonado el interés por establecer clasificaciones biogeográficas. Allen (1878)  
85 estableció que todos los patrones latitudinales y graduales de la distribución de la vida en la  
86 Tierra podían ser razonablemente explicados por lo que él llamó “ley general de la adaptación”.  
87 Bajo esta perspectiva, las regiones postuladas por Sclater (1858) y Wallace (1876) eran un mero  
88 constructo que solo se justificaba por razones didácticas. El incluir en una misma región a  
89 organismos con formas de vida completamente diferentes, era no solo artificial, sino irrelevante.

90 "Afirmo sin vergüenza ... la distribución geográfica de la vida está por necesidad  
91 en armonía con una "ley de adaptación", es decir, de adaptación climática; que tal ley es  
92 legítima con esta relación, y que la referencia al "encubrimiento superficial" que adapta  
93 esencialmente a organismos de diferentes formas de vida a formas de vida similares es  
94 totalmente irrelevante para el punto en cuestión, una comparación de cosas que son en  
95 cierto sentido incomparable, además, que la "ley de distribución de vidas en zonas

96 circumpolares" se aplica tanto en un sentido general como a los detalles: "a grupos de  
97 géneros y familias", así como a las especies" (Allen, 1878: 326).

98 Bajo el determinismo ecológico de Allen, las causas históricas de los patrones  
99 biogeográficos quedaron relegadas, en favor de la determinación de los factores ambientales  
100 presentes sobre la distribución de las especies.

101 El naturalista canadiense William Diller Matthew (1871-1930) siguió las ideas de Wallace, en  
102 particular la idea de sucesivas olas de migración provenientes de centros de evolución  
103 septentrional. Sin embargo, a diferencia de Wallace, Matthew (1915) sostuvo que el centro de  
104 origen de las especies no solo abarcaba el norte de Eurasia, sino que también incluía el norte de  
105 América. A la unión de estas dos regiones norteñas la llamó región Holártica, retomando el  
106 nombre acuñado por Alfred Newton, en una correspondencia a Wallace, donde propuso la unión  
107 de las regiones Neártica y Paleártica (Ebach, 2015: 162).

108 De acuerdo con Matthew (1915), la flora y la fauna que habitaban el hemisferio meridional  
109 podían explicarse como remanentes de especies surgidas originalmente en el norte,  
110 temporalmente dominantes, que posteriormente se extinguieron en su centro de origen y fueron  
111 desplazadas hacia el sur por el surgimiento de nuevas especies competitivamente superiores. Así,  
112 algunos grupos, como los marsupiales, se habrían originado en el norte, luego migraron hacia el  
113 sur y posteriormente fueron extinguidos en su área de origen por los placentarios, con excepción  
114 de aquellos que quedaron confinados en áreas aisladas geográficamente durante largos periodos  
115 de tiempo, como Australia y la Patagonia.

116 "La no existencia de marsupiales en el registro de faunas en el Terciario Tardío de  
117 Europa occidental es un hecho significativo en la distribución de este orden. Su no  
118 existencia en el Terciario Temprano de Asia tiene poco peso, y hasta cualquier  
119 descubrimiento reciente éste era nulo. Esto se debe a que las faunas terciarias tardías de

120 Europa occidental son extensas y variadas, representan varias facies y, en conjunto,  
121 probablemente la mayoría, aunque no todos, de los mamíferos que viven en esa región.  
122 Uno podría esperar que si algún marsupial hubiera sobrevivido allí hasta el Terciario  
123 Tardío, algunos restos de ellos habrían aparecido entre las faunas fósiles conocidas”  
124 (Matthew, 1915: 165).

### 125 **México como área o zona de transición**

126 Más tarde, los biogeógrafos líderes de la “Síntesis Moderna” (Mayr, 1976; Simpson, 1965;  
127 Darlington, 1957) ya no aceptaron la idea de un solo centro de origen norteño. Ante la innegable  
128 evidencia de la distribución congruente entre varios grupos de taxones, propusieron múltiples  
129 centros de origen. En cada uno de ellos, aislados durante largos periodos, evolucionaron faunas  
130 típicas. Cuando eventualmente estas faunas establecían contacto geográfico, se producía un  
131 intercambio faunístico. Sin embargo, se mantuvo la idea de la predominancia de la fauna norteña  
132 sobre la sureña. A partir de ahí se retomó la idea de Wallace, desarrollada por Matthew, según la  
133 cual la biota mexicana es el resultado de la mezcla entre las faunas neártica y neotropical que  
134 constituye un área de transición biótica ubicada en el sureste de México (Darlington, 1957). Al  
135 igual que Matthew, Ernst Mayr sostuvo la idea de la dominancia de los grupos norteños durante  
136 los periodos de intercambio:

137 “... Los elementos norteños han tenido mucho más éxito que los elementos de  
138 América del Sur al cruzar la brecha de agua terciaria entre América del Norte y América  
139 del Sur. Muchos de los supuestos elementos de origen norteño, las tangaras, por  
140 ejemplo, han tenido una radiación adaptativa extremadamente exitosa en América del  
141 Sur, por lo que ahora pueden considerarse elementos verdaderamente sudamericanos”  
142 (Mayr, 1976: 558-559).

143 A pesar de que Mayr admitía que podía haber excepciones a la regla y la invasión también  
144 podía ocurrir de sur a norte, había un sesgo marcado de migraciones norte – sur:  
145 "Si bien solo dos familias de origen sureño, Trochilidae y Tyrannidae, han invadido con  
146 éxito América del Norte, prácticamente todas las familias de presunto origen norteamericano  
147 están ahora bien representadas en América del Sur" (Mayr, 1976: 558-559).

148 Mayr, además, terminó por dismantelar el propósito de hacer regionalización en  
149 biogeografía, que ya desde fines del siglo XIX se asociaba con una biogeografía obsoleta,  
150 esencialmente descriptiva (Ebach, 2015: 135):  
151 "Eventualmente se comprendió que el enfoque – Fragestellung [pregunta] – de esta  
152 zoogeografía esencialmente estática estaba equivocado. En lugar de pensar en regiones fijas,  
153 era necesario pensar en faunas fluidas" (Mayr 1946: 5).

154 Simpson (1965) sostuvo una posición menos rígida y aceptó un intercambio faunístico  
155 bidireccional más intenso entre América del Norte y del Sur, a través del puente de Panamá,  
156 aunque sostuvo también la idea de la predominancia de la mastofauna nortea sobre la del sur.  
157 Simpson mostró cómo las faunas de América Norte y del Sur se mantuvieron aisladas hasta antes  
158 del Pleistoceno, que fue cuando se dio un intercambio masivo de la mastofauna que elevó  
159 temporalmente el número de familias presentes en cada área, pero que finalmente se revirtió  
160 debido a la extinción diferencial de muchas familias (tabla 1, fig. 1).

161 Darlington (1957) propuso la existencia de un área de transición Centroamericano-Mexicana,  
162 cuyo límite indicativo es el Istmo de Tehuantepec (fig. 2). Según Darlington (1957), este límite es  
163 traspasado por la fauna del sur hacia el norte y por la de América del Norte en sentido inverso,  
164 que transitan a través del puente de Panamá.

165 "Las faunas de vertebrados de las regiones Neártica y Neotropical son muy diferentes en  
166 muchos aspectos, pero también comparten muchas familias, géneros y algunas especies, y



167 hay una transición especialmente en México y América Central, y algunas se extienden a  
168 áreas más amplias" (Darlington, 1957: 456).

169 "Esta zona de transición nunca ha sido tratada adecuadamente en detalle por los  
170 zoogeógrafos. No ha recibido la importancia prestada a la Línea de Wallace y la  
171 Wallacea, aunque es probablemente de igual importancia" (Darlington, 1957: 460).

172 Según Darlington (1957), cada taxón de la fauna neártica avanza hacia el sur más allá del  
173 Istmo de Tehuantepec de acuerdo con su propia capacidad de dispersión hasta Nicaragua e  
174 incluso hasta Chiriquí (Panamá). En sentido contrario, ocurre algo similar, donde los taxones del  
175 sur pueden alcanzar hasta el río Bravo o el suroeste de los Estados Unidos de América. Pero hay  
176 2 rasgos que Darlington destaca particularmente: uno es el predominio de la fauna neártica sobre  
177 la neotropical; y otro, el carácter idiosincrásico de las historias de dispersión desde centros de  
178 origen particulares. Bajo la perspectiva de Darlington, resulta irrelevante el reconocimiento de  
179 patrones congruentes de distribución entre diferentes linajes.

180 Desde una perspectiva diferente, Léon Croizat distinguió 5 grandes portales ('gates')  
181 biogeográficos, que hoy corresponden con la definición de zonas de transición biogeográfica por  
182 adición (Ferro y Morrone, 2014): áreas amplias donde 2 o más biotas se superponen  
183 diferencialmente. A diferencia de las historias idiosincrásicas de dispersión de Darlington (1957:  
184 460-461) y Mayr (1976: 553), Croizat (1958) puso énfasis en buscar la congruencia entre las  
185 distribuciones de 2 o más especies para descubrir conjuntos de especies con historias evolutivas  
186 compartidas que ocurrieron en un espacio común y sufrieron conjuntamente los efectos de los  
187 mismos eventos geológicos históricos. El método de Croizat permite reconocer eventos  
188 tectónicos tanto de fragmentación como de convergencia. Estos últimos están representados por  
189 lo que Croizat denomina "nodos", que son áreas donde 2 o más trazos generalizados convergen y  
190 representan el encuentro de biotas con distintas historias. Más aún, Croizat encontró algunas

191 áreas particularmente complejas, donde se concentran muchos nodos y trazos, a las cuales  
192 denominó portales. Entre ellos destaca el portal Mesoamericano-Antillano, que incluye el sur y  
193 sureste de México, como una gran zona de convergencia (fig. 3). Croizat aceptó abiertamente una  
194 geografía cambiante que tiene por causa la translación de los continentes, aunque discrepó  
195 sustancialmente con la teoría de la deriva continental de Wegener (1920) en cuanto a la secuencia  
196 de las fragmentaciones. La panbiogeografía de Croizat representó un modelo de explicación que  
197 subvirtió radicalmente los principios de la biogeografía neodarwinista, pues abrió la posibilidad  
198 de explicar la complejidad de la biota mexicana desde perspectivas nuevas y claramente  
199 diferentes a las explicaciones dispersalistas-holarticistas.

200 Algunos científicos mexicanos (v. gr., Hoffman, 1933; Miranda, 1959) reconocieron  
201 claramente las relaciones complejas de la biota de México. Estos autores discutieron  
202 explícitamente las ideas del fijismo geográfico, el extensionismo (sensu Fichman, 1977) y el  
203 translacionismo, aunque no se comprometieron en particular con ninguna de ellas (Miranda,  
204 1959).

205

## 206 **El concepto de zona de transición desde la perspectiva de los estudiosos del territorio** 207 **mexicano**

208 A finales del siglo XIX e inicios del XX, varios botánicos y zoólogos extranjeros se  
209 establecieron en México de forma permanente e hicieron valiosas contribuciones al conocimiento  
210 de la biota mexicana. Podemos mencionar entre los pioneros a Karl Friedrich Reiche, Eizi  
211 Matuda, Cassiano Conzatti y Carlos Hoffmann. Ya desde los trabajos de Carlos Hoffmann se  
212 mantuvo la idea de transición como resultado de la mezcla de 2 faunas en México:

213 “En términos generales puede decirse, que las formas del sur proviniendo de centros  
214 australes, se reparten hacia el norte tomando su camino preferentemente por las tierras

215 calientes y templadas de las dos costas y que viceversa, las formas septentrionales se  
216 extienden al sur siguiendo en su mayoría el curso de las grandes cordilleras. De esta  
217 manera se efectúa un constante contacto entre el norte y el sur y un progreso lento de  
218 géneros y especies sobre la base de una aclimatación lenta y graduada durante el curso  
219 de una infinidad de años” (Hoffmann, 1933: 208).

220 Entre las crisis económicas, las 2 guerras mundiales y otras guerras y revoluciones internas  
221 ocurridas en varios países, México recibió también a personajes que consolidarían las nuevas  
222 instituciones científicas, como Faustino Miranda, Enrique Rioja Lo Bianco, Cándido Bolívar y  
223 Federico Bonet, entre otros. Sus ideas ejercerían una influencia importante sobre los estudios de  
224 generaciones posteriores de estudiantes e investigadores.

225 En México, Faustino Miranda tuvo una vida académica relativamente corta debido a su muerte  
226 temprana. No obstante, en sus trabajos sobre la vegetación de México encontró patrones de  
227 distribución geográfica que lo llevaron a proponer relaciones históricas complejas que podrían  
228 calificarse como vicariancistas. Miranda (1959), además de utilizar términos de connotación  
229 ecológica, también recurrió a causas históricas al elaborar sus explicaciones biogeográficas.

230 “Se pueden distinguir en la zona tropical húmeda americana dos grupos florísticos con  
231 arreglo a las relaciones de distribución de sus elementos bicontinentales: uno que  
232 podemos llamar ‘anfi-Atlántico’, con ligero predominio de elementos africanos-  
233 americanos, se encuentra en los lugares bajos, sobre todo en los pantanosos y tiene  
234 actualmente su mayor desarrollo hacia la zona ecuatorial; el otro, o ‘anfi-Pacífico’, con  
235 acentuado predominio de elementos asiático-americanos, caracteriza a las regiones  
236 montañosas sobre todo hacia el límite norte de la zona tropical” (Miranda, 1959: 129).

237 “[...] Pudiera pensar que lo que antecede habla a favor de la difusión de los géneros  
238 africano-americanos a través del Atlántico Central (Brasil-África), ya por emigración a

239 la larga distancia, o bien mediante puente intercontinental, o por contigüidad de los  
240 continentes (translaciones continentales)” (Miranda, 1959: 130).

241 Miranda (1959) planteó así 3 explicaciones alternativas para entender los patrones de la  
242 vegetación de México: 1) una migración a larga distancia, como sería el intercambio entre el sur  
243 de América y África; 2) un puente continental hipotético a través del Atlántico; o 3) una conexión  
244 antigua entre ambos continentes, que permitiría la comunicación entre ambas áreas. Continúa  
245 diciendo:

246 “Diversos matices de la vegetación no dependen sólo del clima y el suelo, sino también  
247 de la evolución propia de la vegetación misma o de los elementos que la forman,  
248 evolución que por lo general se halla relacionada con la evolución de los procesos  
249 geológicos” (Miranda y Hernández, 1963: 30).

250 Como se puede apreciar, Miranda consideró que los factores ecológicos son insuficientes para  
251 explicar los patrones biogeográficos; en sus razonamientos está implícita la idea de que vida y  
252 tierra comparten una misma historia. Recurre así tanto a causas ecológicas como paleoclimáticas  
253 en su intento por explicar los patrones de distribución de la flora mexicana.

#### 254 **Los elementos florísticos de Rzedowski**

255 Jerzy Rzedowski (1965) también hizo énfasis en la complejidad histórica de la flora mexicana.  
256 Reconoció diferentes géneros que relacionan a ésta con otras floras tropicales como la antillana,  
257 centroamericana, sudamericana del Pacífico y del Caribe, la del Amazonas e incluso la africana.  
258 Las floras de los bosques templados de México comparten géneros con el resto de América del  
259 Norte y Eurasia. A diferencia de naturalistas del siglo XIX como Fournier (1877), Rzedowski  
260 (1965) no invocó puentes como la mítica Atlántida, sino planteó posibles rutas y tiempos de  
261 migración que convergieron en México.

262 Rzedowski (1965, 1978, 1991) reconoció la existencia de 6 elementos florísticos principales  
263 de distinto origen en el territorio nacional: 1) elementos con afinidades meridionales, es decir,  
264 taxones neotropicales relacionados con formas centroamericanas y sudamericanas, los cuales  
265 constituían la mayor parte de la flora del país; 2) elementos con afinidades septentrionales, los  
266 cuales son taxones neárticos, relacionados con formas de regiones templadas y frías de Estados  
267 Unidos de América y Canadá; 3) elementos con afinidades antillanas, los cuales son taxones  
268 neotropicales con formas emparentadas con las de las Antillas; 4) elementos con afinidad a los  
269 del este de Asia, los cuales son más evidentes en formas de montaña, como el bosque mesófilo de  
270 montaña; 5) elementos con afinidades africanas, poco frecuentes y presentes en plantas de clima  
271 cálido; y 6) finalmente, elementos endémicos, no tan abundantes como en Australia y África del  
272 sur, pero que le confieren un sello particular a la flora del país. Si bien algunos de estos  
273 elementos coinciden en parte con los que reconoce Halffter, Rzedowski no profundizó en las  
274 causas que han producido estas afinidades y se limitó a invocar la dispersión como causa general.

#### 275 **Las ideas sobre la zona de transición de Halffter**

276 A diferencia de Rzedowski, Gonzalo Halffter intentó recurrentemente buscar explicaciones  
277 más concretas acerca de los patrones de distribución de las especies. Sus trabajos (Halffter, 1962,  
278 1964, 1965, 1967, 1976) tuvieron un impacto mayor sobre los análisis biogeográficos posteriores  
279 e incluso hasta nuestros días, sobre el complejo mosaico geográfico de la biota mexicana  
280 (Morrone, 2015). Su acierto fue someter a prueba los patrones biogeográficos que propuso,  
281 derivados de sus amplios trabajos con escarabajos estercoleros y necrófagos (Morrone, 2015;  
282 Halffter y Morrone, 2017). A lo largo de sus trabajos, Halffter ha ido refinando su “teoría sobre la  
283 Zona de Transición Mexicana” (ZTM), como él la denomina, al comparar información  
284 taxonómica con información geológica (Halffter y Morrone, 2017: 82).

285 Como muchos autores, en sus primeros trabajos Halffter coincide en lo general con la idea de  
286 que no existe un límite definido entre las regiones Neártica y Neotropical, sino una superposición  
287 compleja, determinada por las particularidades fisiográficas de México, su historia geológica y  
288 las condiciones ecológicas. En todo caso, la línea divisoria entre ambas regiones estaría definida  
289 geográficamente por la Sierra Madre Occidental, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra  
290 Madre Oriental, que en conjunto forman una gran barrera orográfica que separa el Altiplano  
291 Mexicano de las tierras bajas tropicales. La configuración fisiográfica particular de la ZTM reside  
292 en que ninguna otra zona de transición tiene tal profundidad y complejidad, ya que cuenta, por un  
293 lado, con 2 cordilleras que corren latitudinalmente y permiten la entrada de elementos templados  
294 norteños, y por otro, con 2 planicies costeras que permiten la entrada de elementos tropicales  
295 provenientes del sur. Ello explica la extensa superposición de faunas con historias distintas.  
296 Además, otro factor que ha contribuido a incrementar la complejidad de la ZTM es que ha habido  
297 diferentes eventos de dispersión (Halffter y Morrone, 2017). Halffter adicionalmente señaló que  
298 el límite de esta zona compleja no es el mismo para diferentes taxones (Halffter, 1965). Por  
299 ejemplo, en el caso de los vertebrados, este límite es más claro que en el de los insectos.

300 “En relación con los límites entre ambas regiones e incluso directamente con la  
301 existencia de las mismas, está el hecho, poco evidente, casi nunca mencionado, pero no  
302 por eso menos real, de que las dos regiones se han establecido utilizando casi  
303 exclusivamente la distribución de los vertebrados terrestres, y no la totalidad de la  
304 fauna” (Halffter, 1965).

305 “En el Altiplano dominan insectos de origen sudamericano [...] un contraste  
306 marcadísimo con la distribución de los vertebrados que en esta área son claramente  
307 neárticos” (Halffter, 1967: 109).

308 Previamente, el concepto de área o Zona de Transición Mexicana ya había sido abordado  
309 implícita o explícitamente por una serie de autores desde el siglo XIX, como Alexander von  
310 Humboldt, Alphonse de Candolle, Alfred R. Wallace, Hobart M. Smith, Philip Darlington y León  
311 Croizat, entre otros. El consenso general es que la ZTM tiene límites complejos, producto de la  
312 superposición de varias áreas de distribución geográfica. Algunos de estos autores propusieron  
313 que esta zona de transición se explicaba por la superposición continua y gradual de las áreas de  
314 distribución de varios taxones de origen distinto. Sin embargo, de acuerdo con Halffter (1962,  
315 1965, 1966, 1967, 1987; Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Morrone, 2017), dentro de esa  
316 aparente continuidad se pueden reconocer conjuntos de especies que muestran patrones de  
317 extensión-diferenciación congruentes. Al revisar los trabajos de Halffter, llama la atención que su  
318 idea acerca de tales patrones fue cambiando desde su primera propuesta en 1962 hasta sus  
319 trabajos más recientes (Morrone, 2015). En su primera etapa, propone a la dispersión como la  
320 causa principal de los patrones, pero posteriormente asigna un papel más importante a las causas  
321 históricas (Halffter, 1987). Inicialmente, Halffter se refirió a los patrones que encontró en la zona  
322 de transición como ‘patrones de dispersión’ aunque después los llamó ‘patrones de distribución’:

323 “Aunque en algunos de sus primeros trabajos, Halffter usa el término "patrón de  
324 dispersión", esto no es correcto ya que el patrón no está determinado exclusivamente  
325 por los fenómenos de dispersión, sino también por la evolución que ha ocurrido en la  
326 zona y, por lo tanto, por la vicarianza” (Halffter et al., 1995: 152).

327 Halffter (1965) reconoció patrones congruentes de extensión-diversificación que lo  
328 llevaron a retomar la idea de Smith (1941) de ‘horofauna’, entendida como un conjunto de  
329 linajes que muestran distribución y diferenciación congruente debido a que se expandieron  
330 simultáneamente por causa de los mismos eventos geológicos o paleo-climáticos. Este  
331 mismo concepto es nombrado años más tarde como ‘cenocrón’ por Osvaldo Reig (1968), al

332 analizar la transición entre las biotas patagónica y neotropical. Quizás el antecedente más  
333 antiguo sobre el reconocimiento y estudio de este tipo de patrones lo encontramos en las  
334 obras de Augustin y Alphonse de Candolle. En 1820, Augustin de Candolle propuso el  
335 concepto de ‘género endémico’ en un sentido un poco diferente al utilizado en la actualidad  
336 (Juárez-Barrera et al., 2018). Lo distinguió del concepto de ‘género esporádico’. Con estos 2  
337 conceptos distinguió patrones de extensión y diversificación. Un “género endémico” es un  
338 taxón altamente diversificado, cuyas especies no han traspasado las barreras que los  
339 confinan. Así, los géneros endémicos les dan identidad a las regiones. Por otra parte, los  
340 “géneros esporádicos” muestran una distribución amplia, más diferenciados en especies en  
341 una región que en las otras. Para Alphonse de Candolle (1855), este último patrón podría  
342 servir para relacionar históricamente a 2 o más regiones (Juárez-Barrera et al., 2018). Hoy  
343 en día, desde un enfoque biogeográfico histórico, un taxón endémico es simplemente un  
344 taxón propio o exclusivo de un área.

345 A lo largo de sus trabajos, el criterio de Halffter para asignar el origen y la edad de cada  
346 patrón de distribución se fundamenta en 4 aspectos: 1) la amplitud del área de distribución de  
347 cada linaje, 2) las afinidades filogenéticas de los linajes; 3) la diversidad diferencial de especies  
348 de un mismo linaje entre áreas o regiones, y 4) la amplitud ecológica como indicador de la edad  
349 del taxón.

350 “Estos grupos, originados en el Viejo Mundo, tienen una penetración muy antigua por la  
351 ruta del norte hacia el continente americano. Su riqueza y diversidad (tanto taxonómica  
352 como ecológica) son mucho mayores en el Viejo Mundo que en América. A partir de tal  
353 riqueza y diversidad (tanto a nivel específico como supra-específico) se puede deducir  
354 que el principal centro de evolución ha sido el Viejo Mundo. Aunque haya habido una  
355 expansión secundaria, ésta habría afectado a un número muy pequeño (a veces solo una)



356 de especies ancestrales que derivaron claramente de las poblaciones del Viejo Mundo"  
357 (Halffter, 1976: 7).

358 “Los grupos que han dado lugar a elementos paleoamericanos, tanto en América como  
359 en el Viejo Mundo, revelan una amplia diversificación ecológica, aunque es obvio que  
360 predominan en climas cálidos y templados y en ningún caso son elementos típicos de  
361 climas fríos (excepto por consideraciones muy locales, las especies que se derivan  
362 claramente de troncos tropicales o subtropicales que logran colonizar las partes más  
363 altas y más frías de las montañas tropicales no pueden tomarse como elementos de  
364 climas fríos). Existe un marcado contraste dentro y fuera de América entre los  
365 elementos paleoamericanos y los que siguen en el patrón Neártico, que son grupos  
366 ecológicamente vinculados a climas fríos o templados fríos y bosques árticos y  
367 subárticos o fríos del norte. En la zona de transición mexicana, los insectos  
368 paleoamericanos no tienen sus límites necesariamente en las montañas; pueden  
369 extenderse a Sudamérica y las Antillas. Antes del Mioceno, estos grupos ocuparon el  
370 altiplano, que junto con las montañas sirvieron como centros de diversificación y  
371 evolución. Asimismo, estos grupos se extendieron incluso antes de las desertizaciones  
372 del oeste de América del Norte, que dieron lugar a formas especializadas.

373 Como un todo, el patrón paleoamericano incluye 2 tipos de linajes: 1) los  
374 ampliamente exitosos (generalmente también dominantes fuera del continente  
375 americano, especialmente en áreas tropicales y templadas cálidas). Las especies de estos  
376 grupos se encuentran en el este y oeste de los Estados Unidos, mientras que otras siguen  
377 en México y América Central y América del Sur, aunque en América del Sur el número  
378 de especies disminuye. 2) Formas con distribuciones relictuales altamente localizadas,  
379 que generalmente indican nichos ecológicos especializados o áreas geográficas que de

380 alguna manera están protegidas; las especies del mismo género o grupo en el Viejo  
381 Mundo pueden tener una distribución euritópica" (Halffter, 1976: 8).

382 Así, un género cuya distribución abarca América del Sur y del Norte, más rico en especies en  
383 América del Norte, especialmente en el Altiplano mexicano, que ocupa una mayor diversidad de  
384 ecosistemas, y con una diversidad más pobre y con distribución relictual en América del Sur  
385 (generalmente con especies más primitivas), indica un origen que se remonta al Cenozoico  
386 temprano, al cual denomina Paleoamericano. En cambio, un género muy diversificado en  
387 América del Norte y, particularmente, en las montañas del territorio mexicano continental, con un  
388 fuerte sesgo hacia los ambientes templados y fríos, sería evidencia de un patrón septentrional más  
389 reciente, al que denomina Neártico. De esa forma, Halffter no solo pudo reconocer patrones  
390 septentrionales y meridionales, sino que además pudo distinguir entre patrones antiguos y  
391 recientes (Halffter, 1962, 1965, 1967, 1987).

392 Una vez reconocidos los patrones de distribución, Halffter explicó qué tipo de eventos los  
393 produjeron. En sus primeros trabajos, adoptó un enfoque dispersalista. Entre los geólogos, aún no  
394 había consenso sobre el fijismo geográfico y la deriva continental. Así que, igual que Miranda  
395 (1959), Halffter no toma partido en ese debate y simplemente explica sus patrones por  
396 migraciones sobre una geografía estable, adoptando implícitamente las ideas de Darlington  
397 (1957):

398 "En cierto número de casos, es muy difícil determinar si los grupos se originaron en el  
399 Viejo Mundo o en América. Es posible que algunos de los grupos que consideramos que  
400 siguen el patrón paleoamericano se hayan originado en América del Norte, desde donde  
401 se han extendido hacia la zona de transición y a Eurasia, a través del estrecho de  
402 Behring. Sin embargo, toda evidencia parece sugerir que la mayor parte de los

403 elementos paleoamericanos se han originado en el Viejo Mundo, especialmente en los  
404 trópicos" (Halffter, 1976: 7).

405 Hasta ese momento, lo relevante del método de Halffter es que puede descomponer los  
406 patrones imbricados de la zona de transición. Cuando se encuentran varios taxones con los  
407 mismos rasgos de distribución geográfica, ecológica y de diversificación, se puede separar como  
408 una unidad histórica. Ello permite deconstruir la compleja zona de transición en capas  
409 temporales, lo cual permite recuperar patrones biogeográficos históricos independientes (Halffter  
410 y Morrone, 2017).

411 Desde sus primeros trabajos, Halffter afirmó que los eventos geológicos generan diferencias  
412 ecológicas, lo que favorece y mantiene la separación faunística (Halffter y Matthews, 1966: 61).  
413 Parafraseando a Croizat (1958), se puede decir que tierra, ambiente y biota evolucionan juntos.  
414 Por ello, Halffter mencionó, en sus obras posteriores, que los ensambles de especies y todos los  
415 aspectos de la biodiversidad son de naturaleza eminentemente histórica (Halffter y Moreno,  
416 2005).

417 A diferencia de autores holarticistas como William D. Matthew, o neodarwinistas posteriores  
418 como George G. Simpson y Philip J. Darlington, Halffter modificó sus explicaciones sobre la  
419 naturaleza y origen común de los patrones. Conforme a la idea de Wegener de la deriva de los  
420 continentes iba evolucionando hacia la moderna teoría de la tectónica de placas, Halffter fue  
421 adaptando la explicación de las causas que dieron lugar a los patrones imbricados en la ZTM. A  
422 partir de 1978, sus trabajos ya se apoyan en la idea de una geografía dinámica, explicando los  
423 patrones de distribución geográfica como resultado de la expansión y diferenciación de linajes  
424 por razones geo-históricas, ya sean eventos tectónicos o paleoclimáticos. Esto puede observarse  
425 si comparamos los primeros trabajos de Halffter (1962), donde emplea el concepto de "patrones  
426 de dispersión", con sus trabajos posteriores, donde considera que este término no es correcto, ya

427 que dichos patrones no se originan sólo por migración, sino también por eventos de  
428 fragmentación de áreas (vicarianza) (Halffter et al., 1995) y lo sustituye por “patrones de  
429 distribución”. Estos patrones integran a un grupo de organismos que arribaron desde un área  
430 externa, en un periodo geológico dado, y que estuvieron sujetos a las mismas presiones  
431 macroecológicas durante un tiempo prolongado.

432 Una descripción de los diferentes patrones de distribución dentro de la ZTM fue realizada por  
433 Halffter y Morrone (2017). En el cuadro 2 y la figura 4 se sintetiza la extensión geográfica,  
434 diversificación (especiación), amplitud ecológica y la edad de cada patrón, así como sus  
435 equivalencias a través de los trabajos publicados por Halffter y sus diferentes colaboradores  
436 desde 1962 hasta 2017.

#### 437 **Conclusión**

438 La revisión de las ideas de los naturalistas que han abordado la complejidad de la biota  
439 mexicana y la discusión de sus viejas polémicas suelen abrir perspectivas novedosas que ayudan  
440 a esclarecer la compleja ZTM. Las ideas biogeográficas de Halffter ilustran una aproximación  
441 progresiva a la resolución de la compleja composición de la ZTM, mediante la deconstrucción  
442 temporal del modo en que se ensamblaron los distintos taxones. El desarrollo de su obra  
443 biogeográfica a lo largo de varias décadas muestra un distanciamiento progresivo del paradigma  
444 dispersalista prevaleciente durante la mitad del siglo XX. La originalidad de sus ideas brinda una  
445 perspectiva más integral sobre la formación de la Faja Volcánica Transmexicana. Mediante el  
446 cotejo de su análisis taxonómico y sus inferencias paleogeográficas y paleoclimáticas, Gonzalo  
447 Halffter fue capaz de reconocer que la biota de la ZTM está constituida por patrones de distintos  
448 cenocrones.

449 De acuerdo con Halffter, todas las cordilleras continentales de México son parte de la zona de  
450 transición, por lo que no es tan marcada ni tan espectacular como la línea de Wallace. La notable

451 extensión de la ZTM resulta congruente con su explicación sobre la evolución geológica de lo  
452 que actualmente es México. Es claro que, hasta el Cretácico, México no existía sino como una  
453 península del continente norteamericano. La emersión de la tierra que dio la configuración al  
454 actual territorio nacional jugó inicialmente un papel de corredor para el encuentro de las faunas  
455 laurásicas y gondwánicas. Solo hasta el Mioceno, pudieron formarse las barreras fisiográficas  
456 para la formación de islas virtuales que propiciaron la diferenciación y el origen *in situ* de  
457 especies propiamente mexicanas.

458       Antes de que se desarrollaran las técnicas de reconstrucción filogenética y filogeografía,  
459 Halffter tuvo la capacidad de revelar patrones que hasta ese entonces no habían sido descifrados.  
460 A partir de ellos reconstruyó la historia evolutiva de la entomofauna mexicana, con base en el  
461 análisis minucioso de la distribución geográfica y ecológica y su diversificación diferencial con  
462 respecto a otras regiones. Esto es, mediante una síntesis evolutiva de espacio, tiempo, forma y  
463 ambiente. Así, la idea de una zona de transición que resulta de la superposición de varios  
464 cenocrones o conjuntos de linajes que comparten un escenario espacial y temporal de evolución  
465 persiste hasta hoy. Se entiende así a la Zona de Transición como un conjunto de linajes de  
466 historias evolutivas diferentes que ocupan una misma área con diferentes patrones de  
467 diferenciación. Esto se debe a que estos cenocrones han ingresado al área en diferentes tiempos  
468 geológicos.

469       Lo más relevante de las aportaciones de Halffter es echar por tierra diferentes postulados  
470 implícitos en los análisis anteriores: 1) El predominio de los linajes del norte sobre los del sur;  
471 Halffter considera que, en el caso de los insectos, el predominio se da de sur a norte. 2) La  
472 reducción temporal de la mezcla de faunas en un momento geológico; de acuerdo con Halffter, la  
473 composición actual de la fauna de la ZTM es el resultado de distintos procesos geológicos  
474 temporalmente separados. 3) La idea que la ZTM es meramente resultado de la superposición de

475 2 biotas (neártica y neotropical); para Halffter existen al menos 5 diferentes cenocrones que se  
476 integraron en la ZTM desde el Cretácico hasta el Pleistoceno.

477 Las ideas de Halffter han sufrido una marcada evolución que va desde una explicación  
478 dispersalista hasta una de múltiples historias de fragmentación geológica. Al revisar su obra,  
479 resulta claro cómo Halffter incorpora sucesivamente la evidencia geológica y evolutiva que otros  
480 especialistas han ido investigando. Las innovaciones en la datación geológica de fósiles en la  
481 calibración de filogenias y la inferencia del espacio ocupado por especies en el pasado, así como  
482 la integración de todas estas herramientas, siguen teniendo como punto de partida los estudios de  
483 la distribución geográfica de la biodiversidad, la discriminación de patrones de distribución,  
484 horofaunas y cenocrones.

485 A lo largo de varias décadas, Halffter elaboró una explicación sobre los patrones  
486 biogeográficos de la ZTM que toma en cuenta tanto procesos de dispersión como de vicarianza.  
487 En ese sentido, su enfoque coincide con el de autores que han promovido el modelo de  
488 dispersión-vicarianza (Reig 1981; Savage 1982; Morrone 2003, 2009; Brooks 2004; Lieberman  
489 2004; Sanmartín y Ronquist 2004; Riddle et al. 2008; Crisci y Katinas 2009).

490 El estudio pionero de Halffter (1964) contradujo la tesis preponderante del enfoque  
491 holarticista: si bien los vertebrados americanos habían tenido una dispersión norte-sur a fines del  
492 Cenozoico, los insectos, de manera sincrónica, habían tenido principalmente una dispersión  
493 inversa, es decir, de sur a norte. La dominancia de las formas norteñas no se podía tomar como  
494 una premisa básica, al menos no en todos los taxones.

495 Halffter consideró la diferente temporalidad de diversos procesos paleoecológicos y  
496 paleogeográficos para explicar los diferentes patrones que mostraban los insectos. Pudo así  
497 distinguir dos eventos de dispersión, uno fue el de algunos grupos de escarabajos que alcanzaron  
498 la actual Altiplanicie Mexicana, pero que ocurrieron desde el Mioceno, antes de la formación de

499 este Altiplano, y otro posterior, que no pudo superar su elevación y se dispersó dicotómicamente  
500 por las costas del Pacífico y del Golfo de México.

501 La explicación de Halffter sobre la ZTM desde mediados del siglo XX significó un impulso  
502 para el estudio de los patrones biogeográficos de México. Desde entonces se han realizado una  
503 serie de estudios desde diferentes enfoques, que incluyen el dispersalismo, el análisis de trazos, el  
504 análisis biogeográfico cladístico, el análisis de parsimonia de endemismos y la filogeografía  
505 (Morrone, 2015). La distinción que ha hecho Halffter entre distintos cenocrones coincidentes en  
506 la ZTM y su reconocimiento de eventos tanto de dispersión como de vicarianza ha permitido  
507 avizorar de manera más fina la compleja historia de la ZTM y abre la posibilidad de contrastarlos  
508 con estudios filogenéticos y biogeográficos que permitan identificar otros cenocrones.

509

#### 510 **Agradecimientos**

511 Los autores agradecen a Gonzalo Halffter por responder nuestras inquietudes de manera cálida  
512 y atenta. Este estudio es parte de la investigación doctoral de la primera autora y fue apoyado por  
513 el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de  
514 México. La primera autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)  
515 por la beca brindada durante esta investigación. El presente trabajo fue parcialmente financiado  
516 por los proyectos PAPIIT IN-215914 y PAPIME-PE-209216

517

#### 518 **Referencias**

519 Agassiz, L. (1848) *Bibliographia Zoologiae et Geologiae. A general catalogue of all books,*  
520 *tracts, and memoirs on zoology and geology.* 4 Vol, London: Ray Society.  
521 Allen, J. A. (1878). The geographical distribution of the Mammalia, considered in relation to the  
522 principal ontological region of the Earth, and the laws that govern the distribution of

523 American life. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the*  
524 *Territories*, 4 (1), 313-377.

525 Brooks, D. R. (2004). Reticulations in historical biogeography: The triumph of time over space in  
526 evolution. En Lomolino, M. V. & L. R. Heaney (eds.), *Frontiers of biogeography: New*  
527 *directions in the geography of nature*, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.,  
528 pp. 125-144.

529 de Candolle, A. P. (1820). *Essai élémentaire de géographie botanique. Dictionnaire des Sciences*  
530 *Naturelles* (Vol. 18, pp. 1-64). F. Paris: Levrault.

531 de Candolle, A. P. (1855) *Géographie botanique raisonnée, ou exposition des faits principaux et*  
532 *des lois concertant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Paris:  
533 Masson.

534 Crisci, J. V. y L. Katinas. (2009). Darwin, historical biogeography, and the importance of  
535 overcoming binary oppositions. *Journal of Biogeography*, 36, 1027–1032.

536 Croizat, L. (1958). *Panbiogeography*. Vols. 1 and 2. Caracas: Publicado por el autor.

537 Darlington, J. P. Jr. (1957). *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. New York:  
538 John Wiley & Sons, Inc.

539 Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. Londres: John Murray.

540 Ebach, M. C. (2015). *Origins of biogeography: The role of biological classification in early plant*  
541 *and animal geography*. New York and London: Springer.

542 Ferro, I y J. J. Morrone 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis.  
543 *Biological Journal of the Linnean Society*, 113:1-12

544 Fichman, M (1977) Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges.  
545 *Journal of the History of Biology*, 10(1): 45-63.



- 546 Fournier, E. (1877). Sobre la distribución geográfica de los helechos. *La Naturaleza*, 4(1), 82.
- 547 Halffter, G. (1962). Explicaciones preliminares de la distribución geográfica de los Scarabaeidae  
548 mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 5(5), 1-17.
- 549 Halffter, G. (1964). La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia*  
550 *Entomológica Mexicana*, 6, 1-108.
- 551 Halffter, G. (1965) Algunas ideas acerca de la zoogeografía de America. *Revista de la Sociedad*  
552 *Mexicana de Historia Natural*, 26, 1-16.
- 553 Halffter, G. (1967). La distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. En G.  
554 Halffter, F. Flores-Quero, S. D. Enquerlin; A. Ortega, S. Flores-Cáceres, R. MacGregor-  
555 Loaeza, L. Gallardo, C. García-Martell, y C. Sosa-Moss. *VI Congreso Nacional de*  
556 *Entomología*. Ciudad de México: Centro Médico.
- 557 Halffter, G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones  
558 con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 35, 1-64.
- 559 Halffter, G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America.  
560 *Annual Review of Entomology*, 32, 95-114.
- 561 Halffter, G., Favila, M. E. y Arellano, L. (1995). Spatial distribution of three groups of  
562 Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its  
563 biogeographical implications. *Elytron*, 9, 155-185.
- 564 Halffter, G. y Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily  
565 Scarabaeinae. *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- 566 Halffter, G. y Moreno, C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y  
567 gamma. En G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad*  
568 *biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (pp. 5-18). Zaragoza:

569 m3m-Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS &  
570 CONACyT.

571 Halftter, G. y Morrone, J. J. (2017). An analytical review of Halftter's Mexican transition zone,  
572 and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical  
573 regionalization. *Zootaxa*, 4226, 001-046.

574 Hoffmann, C. (1933). La fauna de lepidópteros del distrito del Soconusco (Chiapas). Un estudio  
575 zoogeográfico. *Anales del Instituto de Biología (UNAM)*, 4, 207-225.

576 Juárez-Barrera, F., Bueno-Hernández, A., Morrone, J. J., Barahona-Echeverría, A., Espinosa, D.  
577 (2018). Recognizing spatial patterns of biodiversity during the nineteenth century: the  
578 roots of contemporary biogeography. *Journal of Biogeography*, 45, 995-1002.

579 Lieberman, B. S. (2004). Range expansion, extinction, and biogeographic congruence: A deep  
580 time perspective. En: Lomolino MV, Heaney LR (eds.), *Frontiers of biogeography: New*  
581 *directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts,  
582 pp. 111–124.

583 Matthew, W.D. (1915). Climate and Evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24,  
584 171-318.

585 Mayr, E. (1946) History of the North American bird fauna. *Wilson Bulletin*, 58, 3–41.

586 Mayr, E. (1976). What is a fauna. *In Evolution and the Diversity of Life: Selected Essays*.  
587 Cambridge: Mass.

588 Miranda, F. (1959). Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América  
589 Tropical. *Anales del Instituto de Biología (UNAM)*, 30 (1-2), 117- 150.

590 Miranda, F. y Hernández, X. E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación.  
591 *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-72.

592 Morrone, J. J. (2003). Las ideas biogeográficas de Osvaldo Reig y el desarrollo del

593 “dispersalismo” en América Latina. En Morrone JJ, Llorente J (eds.), Una perspectiva  
594 latinoamericana de la biogeografía, Las prensas de Ciencias, UNAM, Ciudad de México,  
595 pp. 69–74.

596 Morrone, J. J. (2009) *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*.  
597 Columbia University Press, Nueva York.

598 Morrone, J. J. (2015). Halfpeter's Mexican transition zone (1962-2014), cenocrons and  
599 evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary*  
600 *Research*, 53, 249-257.

601 Reig, O. A. (1968). Peuplement de vertébrés tétrapodes de l'Amérique de Sud. En C. Delamare  
602 Deboutteville y E. H. Rapoport (Eds.), *Biologie de l'Amérique Australe, Vol. 4*. (pp. 215-  
603 260). París : Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.

604 Reig, O. A. (1981). *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*.  
605 Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata.

606 Riddle, B. R., M. N. Dawson, E. A. Hadly, D. J. Hafner, M. J. Hickerson, S. J. Mantooth y A. D  
607 Yoder. (2008) The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative  
608 biogeography. *Progress in Physical Geography*, 32, 173–202.

609 Rzedowski, J. (1965) Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Boletín*  
610 *de la Sociedad Botánica de México*, 29, 151-177.

611 Rzedowski, J. (1978). *La vegetación de México*. Ciudad de México: Editorial Limusa.

612 Rzedowski, J. (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica*  
613 *Mexicana*, 14, 3-21.

614 Sanmartín, I. y F. Ronquist (2004). Southern Hemisphere Biogeography Inferred by event-based  
615 models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology*. 53(2): 216-243.

616

- 617 Savage, J. M. (1982). The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or  
618 vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69, 464–547.
- 619 Sclater, P. L. (1858). On the general geographic distribution of the members of the class Aves.  
620 *Journal of the Linnean Society of Zoology*. 2, 130-145.
- 621 Simpson, G. G. (1965). *The geography of evolution*. Philadelphia and New York: Clinton.
- 622 Smith, H. M. (1941). Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las  
623 lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*,  
624 2, 103-110.
- 625 Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals: With a study of the relations of*  
626 *living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface* (Vol. 1 and  
627 2). London: McMillan.
- 628 Wegener, A. (1920) *Die entstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig: Druk und  
629 Verlag for Friedr. Vieweg & Sons.

630

### 631 **Pies de figuras**

632 **Figura 1.** Relaciones entre las regiones zoogeográficas. a) Relación de los continentes de acuerdo  
633 con la teoría de Wegener (1920): b) conexiones y barreras entre los bloques continentales en  
634 el Eoceno diferentes a las que propuso Wegener.

635 **Figura 2.** Ubicación de la línea divisoria (círculos negros) entre las regiones Neártica y  
636 Neotropical, de acuerdo con Darlington (1957).

637 **Figura 3.** Resumen del análisis biogeográfico de Croizat (1958), donde se destaca el nodo 5  
638 (México- Mesoamérica) como un área particularmente compleja.

639 **Figura 4.** Configuración de tierras y mares durante la evolución de la Zona Transición Mexicana  
640 (a) Jurásico Medio, (b) Cretácico Temprano (Berriasiano), (c) Cretácico Temprano, (d)

641 Cretácico Temprano (Hauteriviano), (e) Cretácico Tardío (Cenomaniano), (f) Cretácico  
642 Tardío (Coniaciano), (g) Paleoceno (Selandiano), (h) Eoceno, (i) Oligoceno, (j) Mioceno, (k)  
643 Plioceno, (l) Presente  
644  
645  
646  
647

648 **Tabla 1.** Mamíferos terrestres de América del Norte (AN) y América del Sur (AS), durante el  
 649 Cenozoico tardío.

	AS Total	AS únicas	AS y AN	AN únicas	AN Total	Similitud (100C/N <sub>1</sub> )
Reciente	30	15	15	8	23	65
Pleistoceno	35	14	21	11	34	62
Tardío	26	21	5	22	27	19
Medio	25	23	2	24	27	8
Temprano	26	24	2	26	28	8
Tardío	24	23	1	25	26	4
Medio	23	23	0	26	27	0

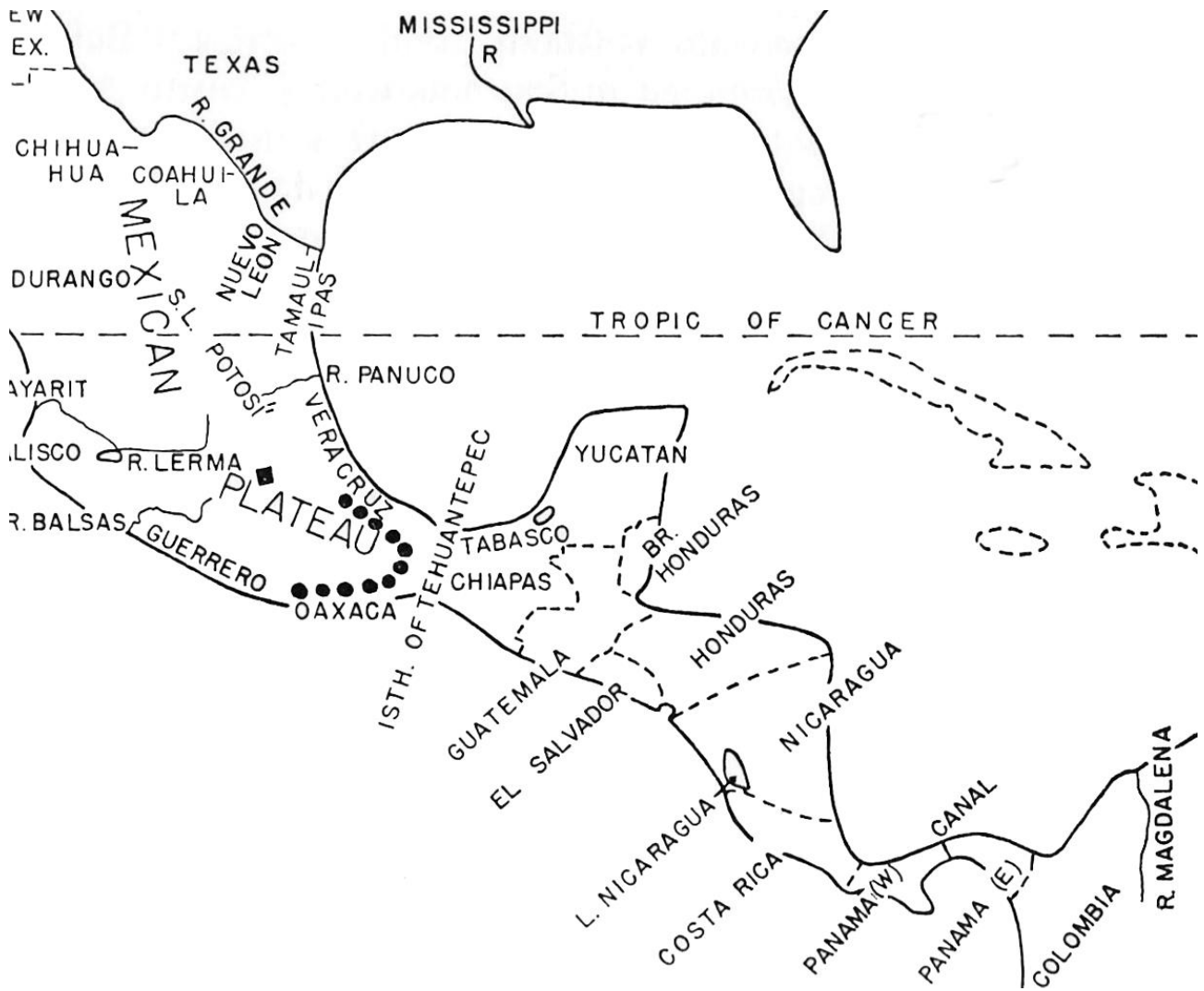
650

651

2. Patrones de distribución propuestos por Gonzalo Halffter en sus trabajos y su caracterización (con base en Halffter y Morrone, 2017)-

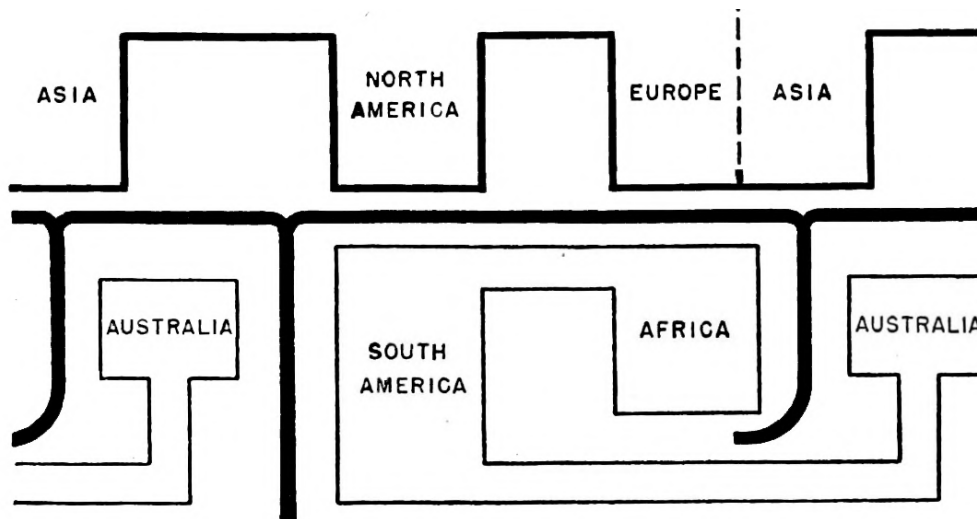
Publicación (Halffter)			Cenocrones (distribución)		Edad	Distribución geográfica y ecológica y diversificación											
1962-1966	1976	1995-2017	Patrón mayor	Patrón menor		AM	SMW	SME	FVTM	SMS	NCA	PCM	ANT	AN	ASA	EA	AF
X	X	X	Neotropical	Neotropical Típico	Plio-Plei						md	md			hd		
X	X	X	Neártico	Neártico	Mio-Plio	pd	md	md	md	md	md				dga		
	X	X	Mesoamericano de Montaña Altiplano mexicano		Oli-Mio			md	md	md	md		md	pd	pd		
X	X	X			L-Cret-Paleo	md, de, dea						de					pd, re, se
	X	X	Paleoamericano	Tropical	Jur-Cret		pd	pd	pd	pd	pd	pd	ed		dga, dea		dga
X		X		Mesoamericano de Montaña			dee	dee	dee	dee					dga dea		
	X	X		Paleoamericano de Montaña			md	md	md	md					dga dea		dga dea
		X		Paleoamericano Relictual			ed	ed	ed	ed	ed				dga dea		dga dea

**Simbología:** Plei (Pleistoceno), Plio (Plioceno), Mio (Mioceno), Oli (Oligoceno), Paleo (Paleoceno), Jur (Jurásico), L-Cret (Cretácico Tardío); AM (Altiplano Mexicano), SMW (Sierra Madre Occidental), SME (Sierra Madre Oriental), FVTM (Faja Volcánica Transmexicana), SMS (Sierra Madre del Sur), NCA (Núcleo Centroamericano), MCP (Planicie Costera Mexicana), ANT (Antillas), AN (América del Norte), AS (América del Sur), EA (Eurasia), AF (África); md (muy diversificado), pd (poco diversificado), dea (distribución ecológica amplia), de (distribución endémica), re (distribución relictual), dee (distribución ecológica estrecha), dga (distribución geográfica amplia).

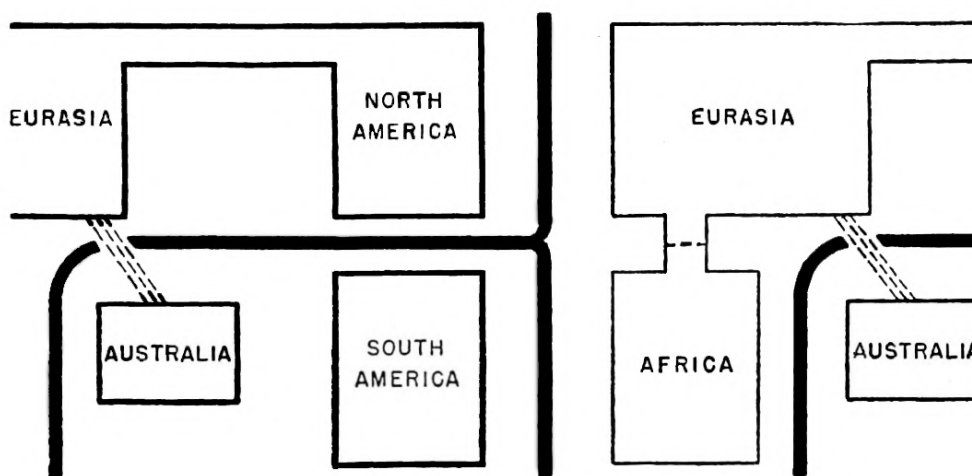


**Figura 1**



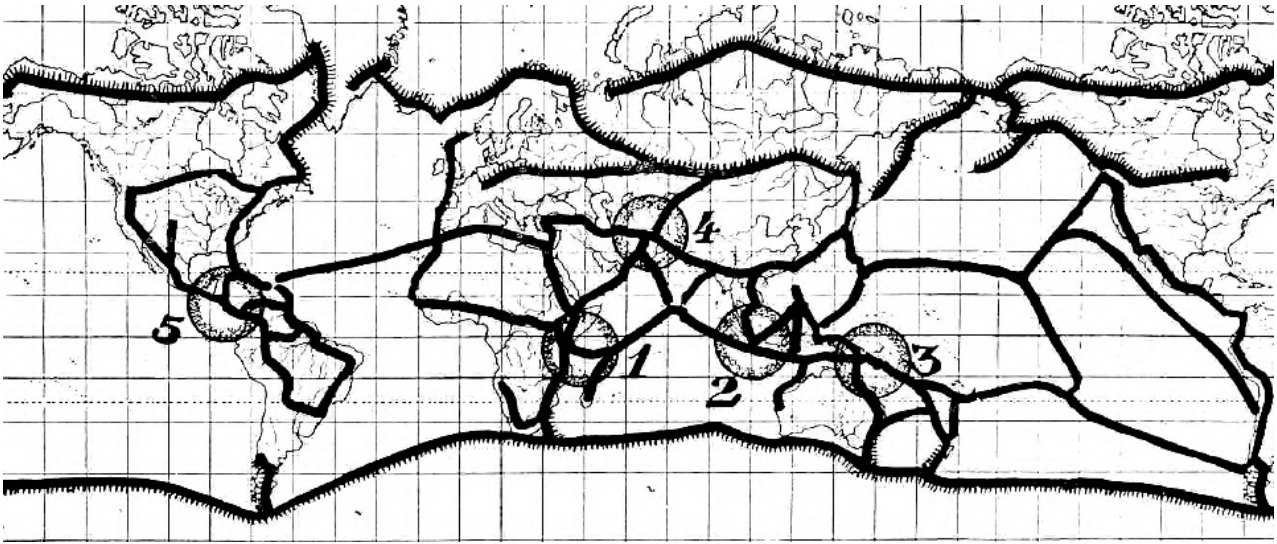


ACCORDING TO WEGENER

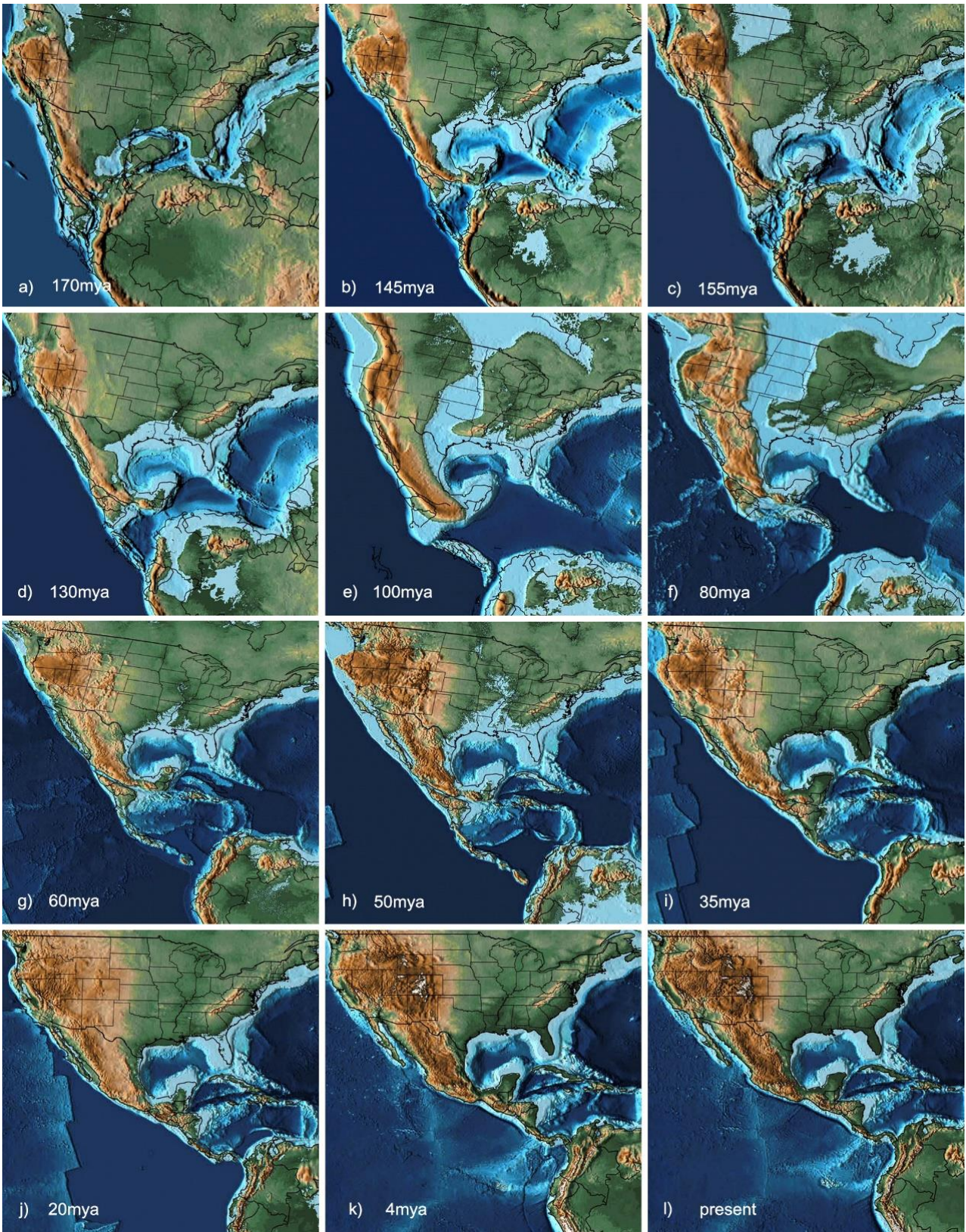


ACCORDING TO FOSSILS AND RELATED EVIDENCE

Figura 2.



**Figura 3.**



**Figura 4.**

# CONCLUSIONES

---

Aunque los estudios sobre la distribución geográfica de los organismos son muy antiguos, la Biogeografía como disciplina científica institucionalizada es muy reciente, si se compara con otras ramas de la Biología. Dentro de esta disciplina no encontramos un dogma central ni un paradigma dominante. Quizá esto explica por qué se han desarrollado diversas historias de la biogeografía, y por qué existe en la actualidad un gran debate por poder explicar las causas que han originado los patrones biogeográficos.

Dentro de la gran diversidad de autores que han escrito sobre la historia de la Biogeografía se pueden rescatar dos enfoques: por un lado, como es el caso de Malte Ebach, hay quienes hacen una historia sobre las prácticas de la biogeografía; por el otro, están los que han apoyado más hacer una historia de las ideas, como es el caso de Janet Brown. Ambos enfoque son válidos, ya que no se puede negar la importancia de los estudios sociales de las ciencias, así como de la relevancia del entorno social, cultural y económico en que se constituye una tradición científica, aunque por otra parte, es difícil deslindar las prácticas científicas de un marco teórico, por más general que éste sea. Sin embargo, ha adquirido gran ímpetu el estudio histórico de las prácticas científicas y de la construcción social del conocimiento, que incluye los componentes sociales, culturales y políticos que la hacen posible. De cualquier manera, el interés por continuar haciendo una historia de las ideas más equilibrada que el que se dio entre biogeógrafos neodarwinistas y biogeógrafos cladistas, resulta legítimo desde un punto de vista académico. La revisión histórica de las ideas ha sido muy relevante para el desarrollo de la biogeografía, a diferencia de la opinión de Ebach. Por lo tanto, además del valor intrínseco que tiene estudiar la historia de la biogeografía, es un referente para tener una visión más amplia e informada sobre los debates que se han dado y se siguen dando para explicar la distribución espacio-temporal de la biodiversidad.

Como ya se mencionó, los estudios biogeográficos son muy antiguos (véase, por ejemplo, la *Historia Natural y Moral de las Indias* de Joseph de Acosta, 1590). Pero fue durante la Ilustración que inició un lento reemplazo de la fe por

la razón, y es ahí cuando el conocimiento acerca de la biodiversidad comienza a incrementarse, promovida en gran medida por las expediciones patrocinadas por la corona española, cuya finalidad fue la de compilar el conocimiento metódico de las producciones naturales de la Nueva España.

Un grupo de criollos de la Ilustración novohispana tuvo un gran interés por el estudio de las ciencias, entre ellos, podemos destacar a Antonio Alzate y Francisco Javier Clavijero. Además de destacarse como cabezas del movimiento de reivindicación criolla de la Nueva España, ellos fueron dos de los primeros intelectuales mexicanos interesados en el conocimiento de la distribución geográfica de las producciones naturales de México. Sin embargo, Alzate contribuyó más a la geografía cartográfica, y si bien realizó también algunos estudios sobre historia natural, no llegó a ligar estos dos campos, es decir, no llegó a enfocarse específicamente sobre la distribución espacial de los seres orgánicos.

Por otra parte, Clavijero mostró gran pasión por la geografía, la flora y la fauna novohispanas. Conocedor de la gran biodiversidad americana, se enfrentó contra todos aquellos que creían que las especies de América eran producciones degeneradas. Su obra representa una reivindicación de las razas americanas, incluida la humana, frente a los prejuicios y calumnias promovidos por varios intelectuales europeos, como el conde de Buffon, Cornelius de Pauw geógrafo y filósofo holandés y William Robertson, líder de la iglesia presbiteriana de Escocia, entre otros. El legado de los naturalistas del México de la primera mitad del siglo XIX como Mariano Mociño, Pablo de la Llave y Juan Martínez de Lexarza, merecerían un análisis aparte, dado su papel como estudiosos de la biota mexicana, al mismo tiempo como representantes del movimiento de la Ilustración en México.

El reconocimiento de los patrones espaciales de la vida y la búsqueda de explicaciones sobre ellos ha sido una práctica recurrente, tanto entre los naturalistas del siglo XIX como en el presente. En cierto modo, los hechos, patrones e ideas de la primera mitad del siglo XIX allanaron el camino para la teoría de Darwin. Los patrones biogeográficos reconocidos en el siglo XIX hicieron posible que surgiera la pregunta sobre sus relaciones. Solo después de llevar a cabo tales regionalizaciones se podían buscar correlaciones entre las áreas de endemismo a través de los géneros esporádicos disjuntos.

Al revisar el trabajo de los naturalistas del siglo XIX queda claro que su búsqueda de patrones biogeográficos no fue una labor meramente descriptiva. A lo largo de la historia de la biogeografía, los tres componentes epistemológicos (descripción, narración especulativa y postulación de hipótesis) se han producido conjuntamente, independientemente de que el modelo

epistemológico canónico en el siglo XIX haya sido el inductivismo. Los autores analizados tuvieron sus sesgos particulares hacia alguno de esos componentes, además de que no necesariamente siguieron un orden lógico estricto de manera lineal. Agustín de Candolle y Humboldt alternaron entre la evidencia empírica y la especulación, mientras Alphonse de Candolle fue más allá de la exposición de algunas posibles explicaciones alternativas, y juzgó cuáles parecían empíricamente más convincente que las otras.

Tanto de Candolle padre como su hijo, lo mismo que el Barón de Humboldt, evitaron hacer generalizaciones apresuradas y basaron su investigación en una caracterización sistemática y confiable. Quizás su compromiso de dar más importancia al ordenamiento sistemático de los hechos que a las conjeturas y especulaciones puede explicar el hecho de que los patrones que reconocieron sigan reconociéndose actualmente, lo que indirectamente apunta a su objetividad. Otros autores, como Allen y Cope, propusieron patrones cuya objetividad aún se está cuestionando, por lo que podrían ser meros constructos.

A diferencia de Ian Ball, Gareth Nelson y Norman Platnick y Malte Ebach, lo que se plantea es que los trabajos de los de Candolle, Humboldt y sus contemporáneos, no pertenecen a una etapa meramente descriptiva de la Biogeografía. Estos naturalistas también propusieron algunas explicaciones e hipótesis, siguieron principios deductivos y dejaron preguntas planteadas que no pretendieron responder, a falta de mayor evidencia, pero que sirvieron como puntos de partida para investigaciones posteriores. Desde el siglo XX hasta el presente, se han propuesto muchos métodos y técnicas poderosas para analizar los mismos patrones biogeográficos analizados por ellos. Quizás la principal contribución de la Biogeografía, en los últimos 50 años, ha sido la incorporación de evidencia filogenética sólida al análisis biogeográfico histórico. Ésta ha sustentado sólidamente los patrones biogeográficos descubiertos originalmente por Alexander Humboldt, Augustin de Candolle y Alphonse de Candolle

Humboldt explicó la complejidad de los patrones biogeográficos mexicanos por el contacto entre dos floras diferentes: norteamericana y sudamericana. Por el contrario, Agustín de Candolle estableció su región botánica mexicana con base en la peculiaridad de la composición de sus familias de plantas, principalmente cactáceas.

Alphonse de Candolle argumentó que en México existe un fuerte reemplazo biótico debido a la existencia de cuatro regiones botánicas. Antes de la aceptación de la teoría de la evolución, la descripción de estos diferentes patrones espaciales (endemismo, riqueza de especies y gradientes de

reemplazo taxonómico, entre otros) coexistía sin contradicciones. Cada patrón implicaba un conjunto de preguntas y explicaciones sin excluirse entre sí. Posteriormente, el interés de algunos autores se centró en el estudio de organismos con amplia distribución (principalmente distribuciones disjuntas). Se generaron hipótesis sobre las relaciones históricas entre floras y faunas basadas en eventos de dispersión, ya que las regiones botánicas y zoológicas se consideraron como centros de origen.

Después de la publicación de la teoría de Darwin, autores como Fournier minimizaron la importancia de los taxones endémicos. Fournier propuso diferentes relaciones para la pteridoflora mexicana, además de aceptar ideas extensionistas propuestas ya anteriormente por Edward Forbes. Por otro lado, Sumichrast y Wallace adoptaron una posición intermedia y, aunque reconocieron los límites regionales, explicaron las relaciones históricas entre áreas por eventos de dispersión. Más tarde, los intentos de regionalización biogeográfica de México intentaron ordenar su compleja biodiversidad. Al final, el arreglo jerárquico de áreas de endemismo constituye solo un marco de referencia preliminar para representar un escenario en el que algunos taxones han evolucionado en el tiempo y el espacio. En el siglo XX, Darlington (1957) sugirió la existencia de una zona de transición mexicana donde existe una mezcla gradual de distribuciones individuales, y donde la extensión del área de las distintas especies se correlaciona directamente con sus capacidades de dispersión. Halffter (1962, 1964, 1967, 1976, 1987) concibió que la biota mexicana estaba compuesta por varios conjuntos de taxones históricamente integrados en el espacio y el tiempo.

Las contribuciones de los naturalistas del siglo XIX sentaron las bases del reconocimiento de patrones biogeográficos complejos en México. Estos patrones fueron reconsiderados y analizados en el siglo XX, a la luz de nuevas pruebas y herramientas analíticas.

La revisión de las ideas de los naturalistas que han abordado la complejidad de la biota mexicana y la discusión de sus viejas polémicas suelen abrir perspectivas novedosas que ayudan a esclarecer la compleja Zona de Transición Mexicana (ZTM). En ese sentido, las ideas biogeográficas de Halffter ilustran una aproximación progresiva a la resolución de la compleja composición de la ZTM, mediante la deconstrucción temporal de faunas. El desarrollo de su obra biogeográfica, a lo largo de varias décadas muestra un distanciamiento progresivo del paradigma dispersionista prevaleciente durante la mitad del siglo XX. La originalidad de sus ideas brinda una perspectiva más integral sobre la formación del Eje Neovolcánico. Mediante la cruce de su análisis taxonómico y sus inferencias paleogeográficas y paleoclimáticas,

Gonzalo Halffter fue capaz de reconocer que la ZTM está constituida por patrones de distintos cenocrones.

De acuerdo con Halffter, todo México (excepto la península de Baja California y Yucatan) es una zona de transición, por lo que no existe un límite tan marcada como la línea de Wallace. La notable extensión de la ZTM resulta congruente con su explicación sobre la evolución geológica de lo que actualmente es México. Es claro que, hasta el Cretácico, México no existía sino como una península del continente norteamericano, por lo que no pudo originarse fauna terrestre propia. La emersión de la tierra que dio la configuración al actual territorio nacional jugó inicialmente un papel de corredor para el encuentro de las faunas Laurásica y Gondwánica. Solo hasta la revolución geológica del Mioceno, pudieron formarse las barreras fisiográficas para la formación de islas virtuales que propiciaron la diferenciación y el origen *in situ* de especies propiamente mexicanas.

Antes de que se desarrollaran las técnicas de reconstrucción filogenética y filogeografía, Halffter tuvo la capacidad de revelar patrones, que hasta ese entonces no habían sido descifrados y, a partir de ellos, trató de reconstruir la historia evolutiva de la entomofauna mexicana, con base en el análisis minucioso de la distribución geográfica y ecológica de escarabajos, y su diversificación diferencial con respecto a otras regiones, esto es, mediante una síntesis evolutiva de espacio, tiempo, forma y ambiente. Así, la idea de una zona de transición que resulta de la superposición de varios conjuntos de linajes que comparten un escenario espacial y temporal de evolución persiste hasta hoy. Por ello se entiende a la Zona de Transición como un conjunto de linajes de historias evolutivas diferentes que ocupan una misma área con diferentes patrones de diferenciación. Esto se debe a que estos conjuntos han ingresado al área en diferentes tiempos geológicos.

Quizá el aspecto más relevante de las aportaciones de Halffter es echar por tierra diferentes postulados implícitos en las definiciones anteriores:

- 1) El predominio de los linajes del norte sobre los del sur. Halffter considera que, en el caso de los insectos el predominio se da de sur a norte.
- 2) La reducción temporal de la mezcla de faunas en un momento geológico; de acuerdo con Halffter, la composición actual de la fauna de la ZTM es el resultado de distintos procesos geológicos temporalmente separados.

Las ideas de Halffter han sufrido una marcada metamorfosis que va desde una explicación dispersalista hasta una de múltiples historias de fragmentación geológica. Al revisar su obra, resulta claro cómo Halffter incorporó



sucesivamente la evidencia geológica y evolutiva que otros especialistas han ido investigando.

Las innovaciones en la datación geológica de fósiles, en la calibración de filogenias, en la inferencia del espacio ocupado por especies en el pasado, así como la integración de todas estas herramientas, siguen teniendo como punto de partida los estudios de la distribución geográfica de la biodiversidad, la discriminación de patrones de distribución, horofaunas y cenocrones o *time-slices*.

Es así que la revisión histórica de ideas y conceptos en las ciencias ayuda a visualizar los problemas actuales. Poner las ideas en un contexto histórico ayuda a fortalecer y aclarar, en tanto se destaca su aportación verdadera a la ciencia. Ese es el aporte central de la historia al desarrollo mismo de la ciencia.

