

Conceptos biogeográficos

Raúl
Contreras Medina
Isolda
Luna Vega
Juan J.
Morrone

Los cambios en métodos son las armas más poderosas del progreso. Encontrar un hecho nuevo puede ser muy importante para la ciencia, pero desarrollar un nuevo método para interpretar globalmente hechos del pasado, presente y en parte, al menos, del futuro, es aún más importante. Las ventajas de un método nuevo son aseveradas razonablemente sobre la base de su eficiencia. Nunca ha habido un caso en toda la historia de la ciencia en que un método más eficiente haya sido descartado por uno menos eficiente.

LEÓN CROIZAT, 1964: VII

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando también los procesos que dieron lugar a dicha distribución. Básicamente esta disciplina presenta dos vertientes: la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica (Morrone y cols., 1996).

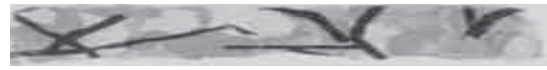
Dentro de la biogeografía histórica contemporánea existen tres enfoques para explicar la distribución de los seres vivos, a saber: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística. De ellos, el más antiguo es la biogeografía dispersalista, la cual se considera que se originó a partir de las ideas de Darwin y Wallace a mediados del siglo XIX (Crisci y Morrone, 1992). Este enfoque trabaja con taxones individuales, en el sentido de que son los organismos los que se dispersan sobre una geografía estable. Como reacción a la biogeografía dispersalista, a mediados del siglo XX surge la panbiogeografía, la cual fue propuesta originalmente por León Croizat (1958). Este autor hizo énfasis en el análisis conjunto de diferentes taxones para buscar patrones comunes de distribución, evitando analizar un solo taxón como se hacía tradicionalmente. Esto se debe a que organismos con

distintas capacidades de dispersión pueden compartir similitudes en sus distribuciones, ya que cualquier distribución en plantas de alguna u otra forma tiene su contraparte en los animales (Craw y cols., 1999). A partir de la combinación de la panbiogeografía con la sistemática filogenética de Willi Hennig, surge la biogeografía cladística en la década de los setenta (Espinosa y Llorente, 1993; Morrone y cols., 1996).

A pesar de las diferencias conceptuales y metodológicas entre los enfoques de la biogeografía dispersalista y de la panbiogeografía, en ocasiones se confunden algunos de sus términos. Nuestro objetivo es comentar y diferenciar algunos conceptos de ambas escuelas a partir de nuestras experiencias docentes con los estudiantes de los cursos de biogeografía.

DISPERSIÓN VERSUS MOVILIDAD

En un sentido amplio, el término dispersión implica el proceso mediante el cual un organismo es capaz de propagarse desde su lugar de origen hacia otro sitio (Udvardy, 1969). En el idioma inglés existen dos términos diferentes que a veces se confunden, pero que implican conceptos completamente distintos: *dispersal* y *dispersion*; ambas palabras hacen referencia a la dispersión en español. La primera se refiere al movimiento azaroso a grandes



distancias y atravesando barreras, que lleva a que la especie se establezca en nuevos sitios que antes no habitaba; por esta razón varios autores que escriben en español prefieren utilizar el nombre de biogeografía dispersalista en lugar de biogeografía dispersionista (e.g. Crisci y Morrone, 1992; Morrone y cols., 1996; Morrone, 2000), debido a que el primero se ajusta mejor al proceso más importante en esta escuela biogeográfica. *Dispersion* implica la expansión gradual del área de distribución bajo condiciones favorables del medio, lo que permite la ampliación del área de distribución original de una especie sin atravesar barreras. Sin embargo, en nuestro idioma un solo término (dispersión) alude a ambos conceptos y no existe diferencia entre ellos, por lo que no es raro que exista confusión.

Desde el punto de vista de Croizat, los organismos de una especie presentan una etapa de movilidad que consiste precisamente en la expansión del área de distribución original a todas las áreas con condiciones favorables posibles sin que intervengan barreras, generación tras generación (Figura 1A), lo que se podría definir como difusión a zonas adyacentes al sitio original de distribución de una especie (Espinosa y Llorente, 1993; Craw y cols., 1999). Como puede observarse, la movilidad no se relaciona con la dispersión de la escuela dispersalista, proceso que involucra el traslado a través de barreras (Figura 1B).

Si comparamos los dos términos del inglés con los enfoques biogeográficos, *dispersion* equivaldría a la etapa de movilidad en ausencia de barreras propuesta en la panbiogeografía, mientras que *dispersal* implicaría el proceso de cruzar barreras de la biogeografía dispersalista.

CENTRO DE ORIGEN VERSUS CENTRO DE MASA

Uno de los conceptos fundamentales de la biogeografía dispersalista se refiere al sitio particular del planeta donde se originó un determinado taxón —denominado centro de origen— a partir del cual se dispersó y adquirió su distribución actual (Croizat y cols., 1974). Aunque el significado de este concepto no representaría problema alguno, los criterios que se han utilizado para establecerlo son muy variables. Cain (1944) discutió trece criterios diferentes para reconocer centros de origen, los que en ocasiones pueden ser contradictorios entre sí al analizar el sitio probable de origen de un taxón. Ya en 1909, Adams (en Cain, 1944) reconoció que un criterio puede tener gran peso en algunos casos, mientras

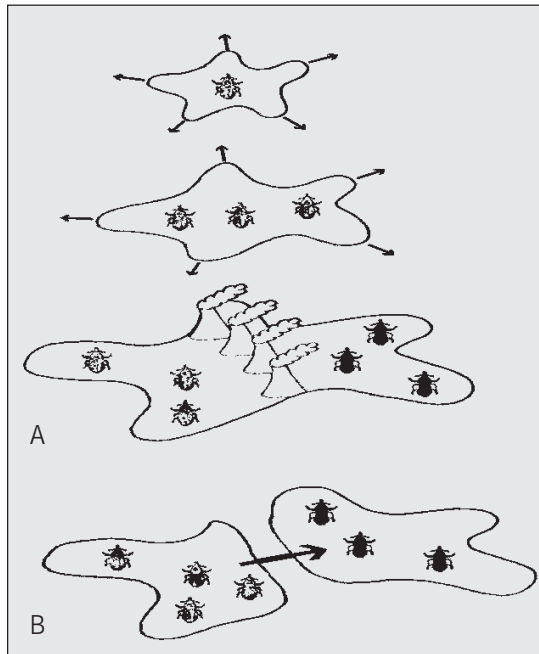


FIGURA 1. Comparación entre: A, periodo de movilidad de la panbiogeografía (dispersión) y posterior surgimiento de barreras; B, dispersión (*dispersal*).



que para otros grupos no tiene valor. Para mencionar algunos ejemplos, tomemos el género *Pinus*, la familia de las cactáceas, los marsupiales y el género *Pseudotsuga*. Los pinos están ampliamente distribuidos en el hemisferio norte. Según el criterio de ubicar el centro de origen de un taxón en el sitio con su mayor diversidad, este centro debería localizarse en México, debido a que es en nuestro país donde habita el mayor número de especies de pinos. Sin embargo, actualmente se considera que México es un centro de diversificación secundario. Para las cactáceas sucede algo similar, ya que México representa el país con mayor diversidad, pero se ha considerado que la parte norte de América del Sur es el centro de origen de la familia, según el criterio de localización de las formas más primitivas del grupo. En el caso de los marsupiales, Australia es el país con su mayor diversidad y por ello podría considerarse como su centro de origen, sin embargo, algunos autores sostienen que el estado norteamericano de Utah es el centro de origen del grupo, debido a que de ese lugar proviene el fósil de marsupial más antiguo conocido. El género *Pseudotsuga* presenta una distribución disyunta entre el norte de América y el este de Asia, considerándose al estado mexicano de Coahuila como el centro de origen (Figura 2A), basándose en el registro fósil más antiguo que se conoce (Domínguez, 1994).

Aunque existen otros problemas asociados con el concepto de centro de origen, como las ideas de dominancia, razas favorecidas y de dispersión a través de barreras, la falta de un solo criterio para reconocer tales centros es el mayor problema de la biogeografía dispersalista, sobre todo si se considera que en este enfoque una de las tareas fundamentales es precisamente determinar el centro de origen de los taxones estudiados (Croizat y cols., 1974).

En relación con los centros de origen, cabría hacer una aclaración. Suele pensarse que los biólogos que no siguen los principios de la escuela dispersalista, como aquellos que aplican los métodos de la biogeografía cladística y la panbiogeografía, niegan rotundamente que las especies se hayan originado en un área determinada. Ésta es una idea errónea, porque dichos biólogos no niegan la existencia de áreas donde se originaron las especies, pero determinar su ubicación no constituye un tema central de sus investigaciones, enfocadas más bien a la búsqueda de patrones comunes y no de historias biogeográficas individuales. Para ilustrar lo anterior, consideremos el caso de ciertos taxones que habitaron una parte de la Gondwana, específicamente África y América del Sur. Cuando estos continentes derivaron, separaron algunas poblaciones originalmente continuas de ciertos taxones. ¿Cuál sería su centro de origen? Actualmente no existe como tal el área original de distribución de dichos taxones, sin embargo existió y no carecería de interés encontrarlo, el problema sería ¿cómo?

El centro de masa es un concepto panbiogeográfico que se refiere al sitio donde se encuentra la máxima concentración de diversidad de un taxón dentro de su área de distribución

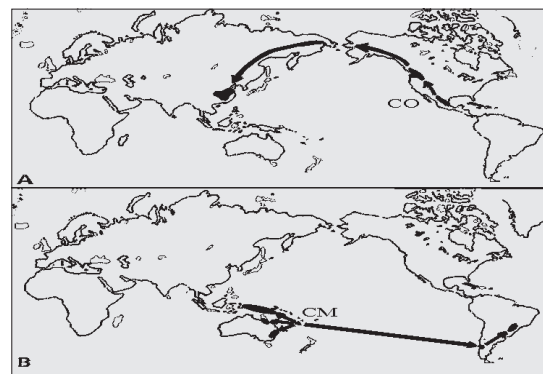
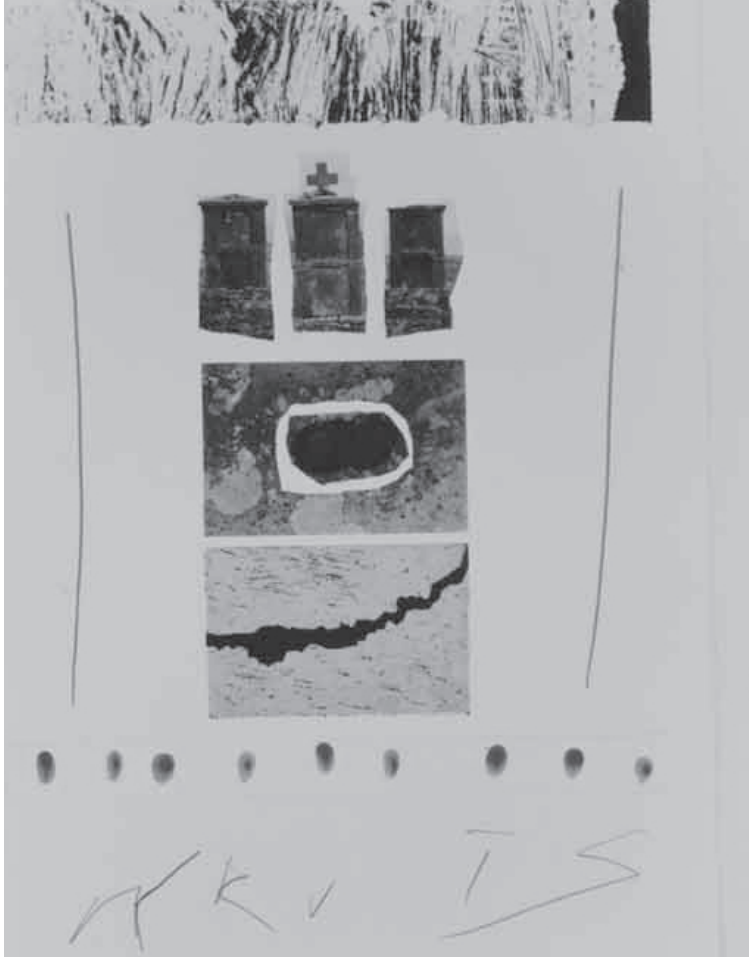


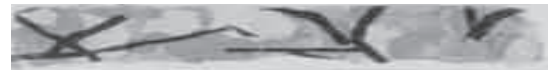
Figura 2. Comparación entre: A, centro de origen (CO) y rutas de dispersión de la escuela dispersalista, tomando como ejemplo al género *Pseudotsuga*; y B, centro de masa (CM) y orientación del trazo de la escuela panbiogeográfica, aplicado a la distribución del género *Araucaria*.



(Craw y cols., 1999). Junto con la línea de base y el análisis filogenético, constituyen los criterios para orientar o dar dirección al trazo individual de un taxón (Espinosa y Llorente, 1993). El centro de masa presenta el inconveniente de tener cierta similitud con el criterio de mayor diversidad para ubicar los centros de origen, por lo que frecuentemente se los confunde. Sin embargo, en el método panbiogeográfico, el centro de masa es el sitio a partir del cual se orienta el trazo, mas no el lugar en el que se originó el taxón y desde donde se dispersaron posteriormente los individuos pertenecientes al mismo. En la Figura 2B se muestra el trazo individual del género *Araucaria*, el cual fue orientado tomando en cuenta el criterio de centro de masa, ubicado en Nueva Caledonia, debido a que en esta isla habitan trece de las diecinueve especies conocidas (Setoguchi y cols., 1998); las líneas indican relación entre áreas y no la dirección de la dispersión.

RUTAS DE DISPERSIÓN VERSUS DIRECCIÓN DE LOS TRAZOS

En la biogeografía dispersalista, las rutas de dispersión representan un concepto que se refiere a los caminos que recorrie-



ron y atravesaron los individuos de cierto taxón para alcanzar su distribución actual, a partir de su centro de origen. En la literatura dispersalista dichas rutas generalmente se representan en una figura donde aparecen las áreas de distribución y una serie de flechas que indican la dirección de las rutas recorridas (Figura 2A). Por otro lado, cuando se dibuja un trazo individual en un mapa, su dirección u orientación se representa mediante una serie de flechas que conectan las localidades o las áreas de distribución del taxón (Figura 2B). Conceptualmente, el trazo individual representa el lugar en el espacio donde ocurre la evolución de un taxón (Morrone y cols., 1996).

Si se comparan ambas figuras, es notoria cierta similitud gráfica entre ellas; sin embargo, conceptualmente son completamente diferentes. En el primer caso, la ruta de dispersión indica la secuencia e historia de la dispersión, mientras que en el segundo, el trazo indica la relación de localidades o áreas como se comentó anteriormente, y no se analiza aisladamente, sino que se compara con los trazos de otros organismos pertenecientes a taxones diferentes. Pese a que la diferencia entre estos conceptos es importante, algunos autores como Savage (1982) han considerado a los trazos como rutas de dispersión.

Con respecto a las rutas de dispersión, los peces de agua dulce representaron un serio problema para los biogeógrafos de la primera mitad del siglo xx, ya que era difícil de imaginar el movimiento de algunos peces a través de tierras y mares para alcanzar su distribución actual, particularmente en el caso de ciertos grupos de peces que actualmente están separados por una gran masa de agua salada y cuyas relaciones indican que están emparentados. En este sentido, los métodos de la panbiogeografía representan una ventaja, al plantear que los continentes se mueven y llevan consigo a los seres vivos, permitiendo además considerar la existencia de biotas ancestrales.

A M A N E R A D E C O N C L U S I Ó N

A pesar de que ciertos términos y conceptos aparentan ser lo mismo o estar relacionados, como sucede con los comentados anteriormente, ellos implican principios y métodos diferentes aplicados en distintas escuelas biogeográficas. En parte esto se debe, tal vez, a que las representaciones gráficas son similares, por lo que los conceptos pueden confundirse, pero sus implicaciones biogeográficas son totalmente distintas. Si, por ejemplo, observamos de manera aislada el trazo individual de un taxón



particular, se puede interpretar erróneamente como la señalización de sus rutas de dispersión y centro de origen, mientras que en la panbiogeografía el análisis se realiza con varios taxones en forma conjunta, tratando de develar la existencia de biotas ancestrales y no de estudiar historias biogeográficas individuales, como sucede en la escuela dispersalista.

La panbiogeografía de Croizat vino a revolucionar la biogeografía, al reconocer las insuficiencias de los métodos dispersalistas y sugerir un método significativamente más apropiado (Morrone, 2000). Éste permite analizar áreas de distribución conjuntas de diversos organismos, buscar relaciones espaciales entre las mismas y reconocer los nodos, los cuales son áreas que representan fragmentos bióticos y geológicos ancestrales distintos, que se relacionan en espacio y tiempo como respuesta a algún cambio tectónico (Crisci y Morrone, 1992). En este contexto, la vicarianza representa el proceso causal primario en la biogeografía histórica, mientras que la dispersión es un fenómeno secundario (Croizat y cols., 1974).

Los patrones de distribución biótica que actualmente observamos son el resultado de una compleja interacción entre la evolución de la Tierra y la evolución de los seres vivos. La aplicación de métodos modernos en la biogeografía histórica, como los de la panbiogeografía, nos ayudan a develar parte de esta compleja historia.

A G R A D E C I M I E N T O S

Los autores desean expresar su agradecimiento a Adrián Nieto y a Othón Alcántara por sus valiosas sugerencias al manuscrito. El presente trabajo fue apoyado parcialmente por los proyectos PAPIIT IN205799 de DGAPA-UNAM, y 31879-N de CONACYT.

G L O S A R I O

Biota: conjunto de seres vivos (plantas, animales, hongos, algas y microorganismos) que habitan una determinada área geográfica.

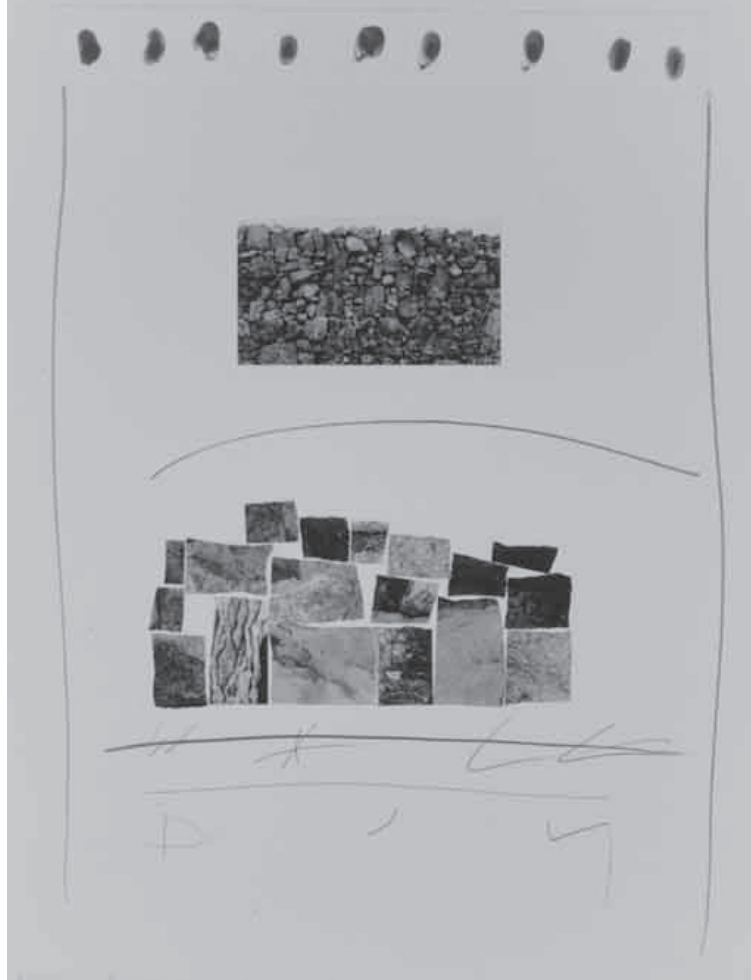
Gondwana: antiguo continente del periodo Jurásico (aproximadamente hace 136 millones de años) que se originó por el rompimiento del supercontinente Pangea y que agrupaba a América del Sur, África, Australia, Nueva Zelanda, India y la Antártida.

Taxones: grupo de seres vivos de cualquier nivel en la jerarquía lineana (por ejemplo: *Homo sapiens*, mamíferos, angiospermas, etcétera).

Vicarianza: fenómeno por el cual el surgimiento de una barrera divide a una población o una biota en dos o más fragmentos, permitiendo que con el paso del tiempo cada uno evolucione aisladamente.

R E F E R E N C I A S

Cain, S. A., *Foundations of plant geography*, Hafner Press, Nueva York, 1944.
Craw, R. C., Grehan, J. R. y Heads, M. J., *Panbiogeography: Tracking the*



history of life, Oxford University Press, Nueva York, 1999.

Crisci J. V. y Morrone, J. J., "Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica", *Ciencias*, núm. especial 6, 1992, pp. 87-97.

Croizat, L., *Panbiogeography*, publicado por el autor, Caracas, 1958.

Croizat, L., Nelson, G. y Rosen, D.E., "Centers of origin and related concepts", *Systematic Zoology*, Vol. 23, Núm. 2, 1974, pp. 265-287.

Dominguez, F.A., *Análisis histórico-ecológico de los bosques de Pseudotsuga en México*, SARH, México, folleto técnico núm. 23. 1994.

Espinosa, D. y Llorente, J., *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, UNAM-CONABIO, México, 1993.

Morrone, J.J., "Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía", *Interciencia*, Vol. 25, núm. 1, 2000, pp. 41-47.

Morrone, J.J., Espinosa, D. y Llorente, J., *Manual de biogeografía histórica*, UNAM, México, 1996.

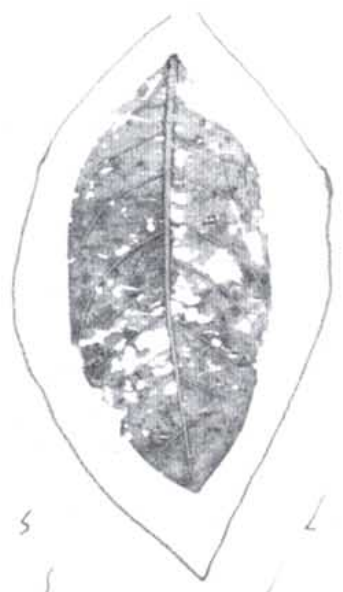
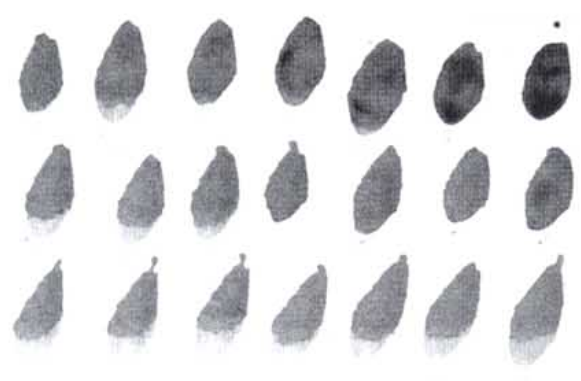
Savage, J., "The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance?", *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 69, núm. 3, 1982, pp. 464-547.

Setoguchi, H., Asakawa, T., Pintaud, J.-C., Jaffré, T. y Veillon, J.-M., "Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences", *American Journal of Botany*, Vol. 85, núm. 11, 1998, pp. 1507-1516.

Udvardy, M.D.F., *Dynamic zoogeography*, Van Nostrand Reinhold Company, Nueva York, 1969.

Raúl Contreras Medina, Isolda Luna Vega y Juan J. Morrone son profesores del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Handwritten symbols or characters at the top of the page, including a large '7' on the left, a stylized 'A' in the center, and a large 'E' on the right.



Handwritten labels and symbols below the drawing, including 'L', 'A', 'N', 'D', and 'E'.