

La biogeografía, disciplina integradora de las ciencias biológicas

JORGE MEAVE
ARMANDO LUIS MARTÍNEZ *

A la memoria de Carlos Vázquez-Yanes

La biogeografía es una disciplina de larga tradición en el desarrollo de las ciencias modernas y su campo de acción es muy amplio. Como su nombre lo indica, se encuentra en la intersección de la biología y la geografía, pero se trata de una ciencia netamente biológica, cuyo objetivo es describir y explicar la distribución de los seres vivos en los continentes y mares de la tierra. Esta distribución debe analizarse en una escala geográfica, es decir en escalas regionales, subcontinentales, continentales o globales. En contraste, la distribución fina en el plano de una localidad es más bien objeto de estudio de la ecología.

De cualquier manera, la búsqueda de fronteras conceptuales o teóricas bien marcadas entre la biogeografía y sus disciplinas afines como la geografía, la ecología, la sistemática, la geomorfología, la climatología, la evolución y la paleontología, entre otras, carece de mucho sentido. La biogeografía es una ciencia integradora que se apoya en todas ellas y a la vez las nutre, sin dejar por ello de mantener su individualidad como un campo de estudio que posee un conjunto propio de preguntas, premisas, hipótesis y teorías. La amplitud de la biogeografía se refleja en la variedad de definiciones que se ofrecen en los libros de texto dedicados a esta materia. Sin embargo, se puede descubrir fácilmente que la distribución geográfica de los seres vivos resulta un elemento común en ellas.

Definición de la distribución de las especies

Una herramienta básica de un biogeógrafo es un mapa de distribución. Éste puede concebirse como una abstracción de la realidad, es decir un modelo, que representa de manera gráfica y sencilla la distribución de una especie en un área geográfica. La información fundamental para conocer las distribuciones geográficas la conforman los datos de las localidades individuales en donde se han encontrado (observado o recolectado) especímenes de una cierta especie, un género o cualquier otro taxón supraespecífico. A partir de esos datos se puede delimitar sobre un mapa un área que englobe el conjunto de sitios donde es probable encontrar individuos de este grupo taxonómico o taxón. Evidentemente, entre mayor sea la escala de un mapa (es decir, mientras mayor sea la cantidad de terreno real representada en una cierta área del mapa), se pierde más detalle en la representación.

Al elaborarse los mapas de distribución se enfrentan varios problemas. El más común es la falta de información sobre las localidades donde existe un taxón, que en especial se requiere en un país de alta diversidad biológica como México, donde desafortunadamente no hay una larga tradición de exploración científica intensa ni son suficientes los recursos hoy asignados a esta actividad. Otros problemas son de naturaleza netamente biológica, y entre ellos destaca el caso de las distribuciones de animales cuyos patrones de migración a lo largo del año resultan complejos, pues surgen dudas respecto a si todas las regiones ocupadas por ellos en distintos momentos forman o no parte de su área de distribución o si sólo las áreas donde se reproducen deben considerarse como parte de ésta.

* Los autores expresan su agradecimiento al doctor Jorge Llorente por sus valiosos comentarios a una versión preliminar de este texto.

Cuando se observan coincidencias en las áreas de distribución de varios grupos de organismos, aun cuando éstos se hallen o no relacionados taxonómicamente, se dice que hay un patrón biogeográfico (Udvardy, 1969). Algunos ejemplos bien conocidos son el patrón cosmopolita (referente a especies que habitan prácticamente todas las regiones del mundo), el patrón circumpolar (alrededor de una región polar), el patrón americano (restringido al conjunto de Norte y Sudamérica) y el patrón paleotropical (correspondiente a los organismos que pueblan las regiones tropicales del Viejo Mundo). Otros patrones son menos conocidos, como por ejemplo el anfipacífico, propio de organismos asentados en regiones ubicadas a ambos lados del Océano Pacífico.

Divisiones de la biogeografía

La biogeografía puede abordarse desde varias perspectivas. La distinción más importante se reconoce entre la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica. Aspectos que pertenecen primordialmente a la biogeografía ecológica son el mantenimiento de la diversidad biológica, el proceso de dispersión de propágulos, el papel de las barreras en función de factores limitantes y la colonización de las islas. La biogeografía histórica, por su parte, atiende aspectos del origen de la diversidad, procesos de especiación resultantes de la fragmentación de poblaciones y, en general, el efecto de la historia geológica y climática de la tierra sobre la distribución de la biota.

En ocasiones se ha planteado que estos enfoques representan escuelas de pensamiento irreconciliables que pocas veces se asoman a los avances, descubrimientos e ideas producidos por sus contrapartes. En oposición a ello, puede argumentarse que éstos simplemente representan ajustes a las diferentes escalas temporales y espaciales en que ocurren los fenómenos biogeográficos, y que la interpretación de algunos de ellos tiene más sentido si se realiza en escalas grandes, mientras que la de otros debe llevarse a cabo en escalas mucho más pequeñas. En realidad, los cambios en la distribución de los taxones (especies, géneros, familias, etcétera) resultantes de la expansión del área, y el rastreo ambiental producido por cambios ecológicos y adaptaciones a nuevas condiciones son ejemplos de temas situados en la intersección entre ambas aproximaciones (Myers y Giller, 1988). De hecho, la ecografía o biogeografía ecológica comprende entidades conceptualizadas ecológicamente, y la macroecología, considerada

como una disciplina novedosa, estudia patrones de distribución a gran escala de entidades tales como los hábitats, las zonas de vida o los biomas.

Biogeografía ecológica

La biogeografía ecológica analiza la distribución geográfica de las especies desde la perspectiva de sus relaciones ecológicas. El concepto fundamental para lograr su fin es el de la tolerancia ecológica. A cada tipo de organismo que habita la tierra corresponden intervalos de tolerancias bien definidos respecto al conjunto de características abióticas o biológicas propias de su ambiente. Estos intervalos comprenden todos los valores que pueden alcanzar los diferentes gradientes donde la vida de un determinado organismo es factible. Sin embargo, el desarrollo de los organismos vivos no es igualmente posible en cualquiera de estos valores, ya que por lo general hay uno que es el más adecuado para el crecimiento y la reproducción de la especie, y donde la mortalidad es menor. Este valor se conoce como óptimo ecológico, y en él generalmente se registra la mayor abundancia de la especie en cuestión. Otros conjuntos de valores en el gradiente representan condiciones donde los organismos viven con dificultad. En éstas se presentan factores limitantes que pueden hacer que los organismos se encuentren en un estado de estrés fisiológico. Más allá de los umbrales que toleran estos organismos se encuentran las zonas de intolerancia ecológica, en las que no es posible la vida para ningún individuo de la especie en cuestión.

Con base en este modelo, se ha observado que los límites de distribución de algunas especies coinciden bastante bien con la distribución de algún factor ambiental. Por ejemplo, en Europa, la distribución del pasto *Corynephorus canescens* prácticamente coincide con la isoterma media de 15° C en julio, mientras que el límite norteño del ave migratoria *Sayornis phoebe* en Norteamérica es casi idéntica de la ubicación de la isoterma mínima de -4° C en enero (Cox y Moore, 1993). En ocasiones, el nexo entre distribución geográfica y ambiente es más complejo y difícil de apreciar. El límite norteño del árbol *Tilia cordata* en la península escandinava ilustra bien esta situación, ya que tal frontera puede modelarse como una línea recta que relaciona las temperaturas del mes más caliente con las del mes más frío en la región (Hengeveld, 1992). Uno de los ejemplos más impresionantes de este tipo de relaciones finas entre aspectos funcionales de los organismos y las ca-

N I H I L



Métaparfum.

G.M.

racterísticas del ambiente en que habitan lo proporcionan varias especies del género *Larrea* en Argentina (Ezcurra *et al.*, 1991). El balance energético en las hojas de estas especies —crucial para el adecuado funcionamiento de estos órganos fotosintéticos y determinado por su orientación y por la morfología de la planta en general— explica de manera muy satisfactoria la distribución geográfica diferencial de dichas especies en el territorio de ese país.

Uno de los modelos más formales de la biogeografía ecológica es el llamado teoría de equilibrio de biogeografía de islas (Mac Arthur y Wilson, 1967). Se basa en el análisis de las probabilidades de que una especie llegue a un espacio aislado (es decir, una isla real o virtual), donde en principio no habitaba, y de que la excesiva concentración de especies en dicho espacio acarree la desaparición de algunas ellas en el lugar. Debido a la interacción de estos dos procesos, el número de especies que viven en un hábitat se considera en equilibrio, ya que tiende a ser constante. Este modelo permite formular predicciones respecto a lo que podría resultar si aumenta el grado de aislamiento de ese hábitat o si disminuye su tamaño.

El enfoque ecológico de la biogeografía tiene raíces profundas en el conocimiento de la distribución geográfica de los climas mundiales, desde los grandes tipos climáticos (A, B, C, D y E) globales hasta los subtipos particulares de las regiones (Watts, 1971; Cox y Moore, 1993). Una cla-

sificación regional elaborada desde una perspectiva mundial, muy útil en ese sentido, es la basada en el reconocimiento de los biomas, ya que estas grandes unidades ecogeográficas sintetizan una enorme cantidad de información sobre las características de una biota particular que corresponde a un gran tipo climático y, en ocasiones, a grandes tipos edáficos. De esta manera sabemos que la selva tropical del sudeste asiático es bastante parecida a la de la cuenca del Amazonas, y que los desiertos del norte de África funcionan de manera similar a los de Norteamérica. Sin embargo, es muy importante enfatizar que estas grandes comunidades bióticas en diferentes partes del mundo tienen una correspondencia pobre con la distribución de la flora y la fauna. Es decir, pocas especies, si acaso alguna, se comparten entre las selvas asiáticas y las americanas, o entre los desiertos africanos y los norteamericanos.

En otras palabras, la biogeografía ecológica no

es capaz de explicar los patrones taxonómicos e históricos observados en el nivel global, por lo que la búsqueda de estas explicaciones tiene que hacerse en correspondencia con la historia de la tierra.

Biogeografía histórica

Desde que los avances tecnológicos permitieron realizar grandes viajes alrededor del mundo con relativa facilidad, los viajeros pudieron percatarse de que las plantas y los animales propios de sus lugares de origen no existían en los lugares remotos que visitaban, y que en cambio en éstos habitaba una biota nueva, formada por especies que nunca antes habían visto. Desde hace más de un siglo tales observaciones llevaron a proponer que se crearan divisiones del mundo basadas en esas caracterizaciones de biota exclusiva. En principio, cada una de dichas divisiones debía poseer taxones propios, ser más o menos homogénea en su interior, pero presentar claras diferencias con respecto a los conjuntos biológicos de las otras regiones de la clasificación biogeográfica. A las divisiones de más alto rango de este tipo se les conoce comúnmente como reinos. Por ejemplo, el famoso naturalista Alfred Wallace clasificó a las tierras emergidas en seis reinos biogeográficos: Neártico, Neotropical, Etiópico, Palearctico, Oriental y Australásico. El reino Neártico com-

prende desde el extremo boreal de Norteamérica hasta la mitad septentrional de México. Desde la mitad sur de México y hasta la Patagonia se extiende el reino Neotropical. El reino Etiópico comprende todo el continente africano al sur del desierto de Sahara, así como la península arábiga. El reino Paleártico, quizá el más grande, abarca la totalidad de Europa y la región asiática ocupada por Rusia, Mongolia, el norte de China, las antiguas repúblicas soviéticas y la península de Anatolia. El reino Oriental comprende el subcontinente indio, el sudeste asiático y la porción meridional de China, y se separa del anterior por la enorme barrera que constituye la cadena de los Himalayas. Finalmente, el reino de Australasia abarca el continente de Oceanía, incluida la isla de Nueva Guinea. Estas divisiones del mundo, y otras semejantes, se apoyan en comparaciones de la flora y la fauna entre ellas, pero no en el nivel de especie sino en el de grupos superiores, en particular familias (Cox y Moore, 1993).

Respecto a cada continente, se han propuesto a su vez regionalizaciones más finas. En esa escala, las categorías de regionalización más empleadas son precisamente la región o dominio y la provincia, las cuales suelen definirse por la presencia en ellas de taxones menores (como los géneros y las especies), particulares de cada una. Estos grupos de distribución restringida constituyen los llamados taxones endémicos. El concepto de endemismo reviste capital importancia en biogeografía, pues se considera que los grupos endémicos constituyen la característica más peculiar de cada región y proporcionan información muy detallada sobre su historia particular.

Como se desprende de un aspecto ya mencionado, varios autores han coincidido en señalar que el territorio mexicano se ubica justo en el contacto entre dos reinos. Para numerosos grupos de organismos, la mayor diversidad se encuentra en estados localizados justo donde se ha colocado ese límite o cerca de él (Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y Jalisco; Mittermeier y Mittermeier, 1992). Es interesante advertir que una de las regiones reconocidas por los fitogeógrafos, es decir los biogeógrafos que estudian la distribución geográfica de las plantas, se ubica a medio camino entre el reino Holártico y el Neotropical. Se trata de la región Mesoamericana de Montaña, en la que se desarrollan los espléndidos bosques nublados de montaña, o, como se les conoce más comúnmente en México, los bosques mesófilos de montaña, donde es posible ver crecer juntas a especies que son típicas representantes de la vida en Norteamérica y a otras cuyos parientes más cercanos habitan mucho más al sur, en el continente sudamericano.

La historia de la tierra ha tenido una duración enorme, y la historia de la vida en este planeta es casi tan larga como la del planeta mismo. Indudablemente es difícil para la mente humana comprender esta dimensión temporal, sobre todo si pensamos que ha habido seres vivos en el planeta desde hace aproximadamente 3 700 millones de años. Uno de los descubrimientos del siglo XX más perturbadores en cuanto al desarrollo de los organismos en la tierra es el de que la configuración de continentes y mares ha cambiado de manera notable y continua durante todo este tiempo. Tal fenómeno, conocido como tectónica de placas, consiste en el desplazamiento de segmentos de corteza terrestre movidos por la fuerza del calor interno de la tierra (Nava, 1998). El hallazgo de la tectónica alcanzó una enorme trascendencia, pues implica que el surgimiento de la mayor parte de los millones de especies vivas y extintas que han poblado el planeta se ha producido en escenarios geográficos totalmente diferentes de los que conocemos hoy en día (Llorente *et al.*, 1996). Ahora sabemos, por ejemplo, que, desde una perspectiva biogeográfica, no tiene sentido hablar de un continente americano, sino que es más correcto hablar de dos continentes: Norteamérica y Sudamérica. Éstos se separaron hace más de cien millones de años y en cada uno de ellos se desarrollaron biotas diferentes. Finalmente ambos comenzaron a reencontrarse a raíz del surgimiento del puente centroamericano, proceso que culminó aproximadamente hace tres millones de años.

Otros eventos de profundas consecuencias sobre la distribución geográfica de las biotas son los cambios climáticos. Éstos no ocurren muy frecuentemente, y de hecho se sabe que en la historia de la tierra sólo ha habido tres periodos de gran inestabilidad climática (Pielou, 1991). La última de estas edades glaciales, la cual fue bautizada con el nombre de Pleistoceno, comenzó desde el Plioceno hace unos tres millones de años y en realidad todavía no termina. El Pleistoceno se ha caracterizado por la alternancia de periodos anormalmente fríos y secos, conocidos como glaciaciones, y periodos más cortos denominados interglaciales, en los que se ha verificado una recuperación climática. En la actualidad vivimos en una etapa interglacial a la que quizá por razones prácticas llamamos Holoceno, y si el enfriamiento de la tierra ocurriera al mismo ritmo con que ha sucedido antes, quizá veríamos el inicio de una nueva glaciación en unos cinco mil años más. En general, durante las glaciaciones los pisos térmicos de las montañas descienden en altitud, de modo que las plantas y animales que hoy habitan las partes más altas se hallarían en eleva-

ciones menores. Además, en muchas regiones tropicales del mundo esta disminución de la temperatura se ha acompañado de reducciones en los niveles de precipitación, por lo que las selvas tropicales húmedas, y en particular las especies que las pueblan, modificaron drásticamente sus áreas de distribución (Flenley, 1979).

Basados en este tipo de fenómenos, bien conocidos por los geomorfólogos y los paleoclimatólogos, a finales de la década de 1960 apareció publicada la teoría de refugios pleistocénicos (Haffer, 1969). De acuerdo con ella, el origen de muchas especies tropicales es producto de la evolución alopátrida o vicariante, la cual consiste en que poblaciones de una misma especie quedan separadas por una barrera que antes no existía; a partir de ese momento, cada una sigue una ruta evolutiva independiente y comienza a convertirse en una especie nueva. Jürgen Haffer opinaba que una evolución de este tipo podría haberse dado en las regiones tropicales debido a la fragmentación repetida de su hábitat durante los cambios climáticos. Actualmente este modelo, propuesto en principio para explicar el origen de la gran diversidad de especies tropicales, ha perdido vigencia, pues ha sido duramente criticado con argumentos muy sólidos. Lo que resulta innegable, sin embargo, es que los grandes cambios climáticos del Pleistoceno moldearon en gran medida las distribuciones de los organismos en la tierra como las conocemos en la actualidad.

Una de las escuelas contemporáneas más formales del enfoque histórico de la biogeografía es la biogeografía filogenética. Sus seguidores pretenden reconstruir la historia de los eventos de vicarianza (es decir, la separación o ruptura entre poblaciones de las especies que conduce, en la mayor parte de los casos, al surgimiento de nuevas especies derivadas de la original) que dieron lugar a la configuración de las áreas de endemismo. De acuerdo con este enfoque se analizan las relaciones entre la evolución de la superficie de la tierra y las rutas que ha seguido la evolución de la vida, suponiendo que la correspondencia en las distribuciones de muchas especies implica que éstas comparten una historia única. Por ello, las relaciones filogenéticas entre las especies de un grupo se interpretan como un esquema de la historia de las regiones que ocupan. Esta historia puede definirse como toda la cadena de eventos que han ocurrido en ella, tales como su desplazamiento debido a la tectónica de placas, las emersiones y los hundimientos en el mar, y el surgimiento de cadenas montañosas o de otros rasgos geográficos que pueden funcionar como barreras efectivas e impedir la expansión de las áreas de las especies.

Theart parfum.

En el marco de la biogeografía filogenética, se puede hacer una distinción más entre la biogeografía de la vicarianza y la panbiogeografía. La biogeografía cladista de la vicarianza busca la correspondencia en las distribuciones a partir de la coincidencia de las localidades donde se han registrado las especies; en contraste, la panbiogeografía busca el solapamiento de las disyunciones, es decir las partes del mundo en que quedaron separadas las distribuciones de muchos grupos.

La biogeografía cladista busca establecer las áreas de endemismo con base en la genealogía de las especies, para lo cual es preciso descubrir primero las relaciones de parentesco entre las especies y después entre las áreas. En otras palabras, ello significa que, antes de pasar al análisis biogeográfico, el investigador requiere un estudio de la sistemática del grupo. Para la panbiogeografía, esta secuencia no resulta estricta, pues tal enfoque parte de la suposición de que, a partir de los resultados panbiogeográficos, es posible redefinir y precisar algunas relaciones de parentesco entre las especies (Llorente y Espinosa Organista, 1991).

Según esta concepción, el proceso biogeográfico fundamental es precisamente la vicarianza. Tal proceso, repetido un número infinito de veces, es capaz de generar una diversidad biológica de la dimensión que conocemos en nuestro planeta. El análisis panbiogeográfico permite ubicar, entre otras, a regiones cuyos complejos bióticos son muy diversos, las cuales suelen coincidir con regiones cuya historia geológica es muy intrincada. Los panbiogeógrafos conocen estas regiones como nodos, y uno de ellos se ubica precisamente en la parte sur de México y el norte de Centroamérica. No es sorprendente, pues, que la historia biogeográfica de una región tan compleja desde el punto de vista geológico como lo es Oaxaca siga planteando una cantidad de incógnitas que todavía no hemos sido capaces de resolver.

Aplicaciones de la biogeografía

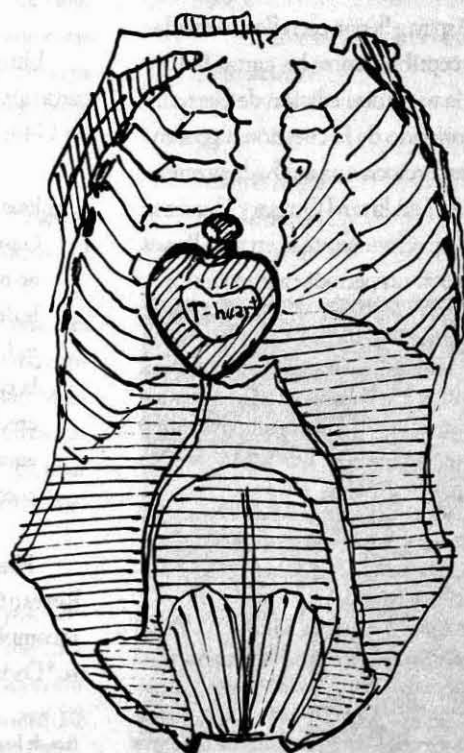
Esperamos que el panorama tan general de la biogeografía aquí presentado haya convencido al lector de que se trata de una disciplina enormemente atractiva en sí misma. Sin embargo, como cualquier otra ciencia, ésta no es puramente teórica y cada día surgen nuevas aplicaciones prácticas basadas en ella. Entre las más importantes se cuenta el reconocimiento de áreas cuya conservación resulta prioritaria, la definición de criterios para diseñar áreas naturales protegidas, la predicción de modificaciones en la distribución de las especies en distintos escenarios de cambio climático y el pronóstico de los efectos de la fragmentación de los sistemas ecológicos naturales.

Finalmente, los principios de la biogeografía pueden ayudarnos a entender los efectos de las invasiones biológicas, es decir, de la introducción voluntaria o fortuita de especies provenientes de otras regiones donde han tenido su propia historia evolutiva. Ahora, mucho más que en cualquier otra época de la historia de la humanidad, resulta increíblemente común ver proliferar a numerosas especies creciendo fuera de los límites originales de su distribución. A manera de ejemplo, puede señalarse que una buena parte de los habitantes del centro de México ignoran que los eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), los pirules (*Schirrus molle*) y los gorrones ingleses (*Passer domesticus*) son adquisiciones relativamente recientes del paisaje nacional. Entre otras múltiples tareas, los biogeógrafos del siglo que se inicia enfrentarán el reto de evaluar, en toda su magnitud, los efectos potenciales de incorporaciones tan masivas y permanentes de especies exóticas a una biota tan diversa como la que tenemos en nuestro país. ♦

Bibliografía

- Cox, C.B. y P.D. Moore, *Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach*, 5ª ed., Blackwell, Oxford, 1993.
- Ezcurra, E., C. Montaña y S. Arizaga, "Architecture, Light Interception and Distribution of *Larrea* Species in the Monte Desert, Argentina", en *Ecology*, 72, 1991, pp. 23-34.
- Flenley, J., *The Equatorial Rain Forest: a Geological History*, Butterworths, Londres, 1979.
- Llorente, J. y D. Espinosa Organista, "Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea", en *Ciencia*, 42, 1991, pp. 295-312.
- Llorente, J., N. Papavero y M. Simoes, *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*, FCE, México, 1996.

- Haffer, J., "Speciation in Amazonian Forest Birds", en *Science*, 165, 1969, pp. 131-137.
- Hengeveld, R., *Dynamic Biogeography*, Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- Mac Arthur, R. y E. O. Wilson, *The Equilibrium Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, 1967.
- Mittermeier, R. y C. Goettsch de Mittermeier, "La importancia de la diversidad biológica de México", en J. Sarukhán y R. Dirzo (comps.), *México ante los retos de la biodiversidad*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 1992, pp. 63-73.
- Myers, A.A. y P.S. Giller, *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, Chapman & Hall, Londres, 1988.
- Nava, A., *La inquieta superficie terrestre*, FCE, México, 1998.
- Pielou, C., *After the Ice Age: the Return of Life to Glaciated North America*, University of Chicago Press, Chicago, 1991.
- Udvardy, M. D. F., *Dynamic Zoogeography: with Special Reference to Land Animals*, Van Nostrand-Reinhold, Nueva York, 1969.
- Watts, D., *Principles of Biogeography*, McGraw-Hill, Londres, 1971.



T-heart
parfum. c.m.