

# ANARTIA

Publicaciones ocasionales del Museo de Biología de La Universidad del Zulia  
Facultad Experimental de Ciencias, LUZ, Edificio A-1, Grano de Oro,  
Apartado Postal 526, Maracaibo 4011, Zulia, Venezuela  
Depósito legal pp. 88-0384  
ISSN: 1315-642X

Número 10

diciembre 2000

## **Panbiogeografía 1981-2000: Desarrollo de una síntesis tierra/vida<sup>1</sup>**

JOHN R. GREHAN

47 Dover Road, Wainuiomata, Nueva Zelandia

*Dirección actual:* Department of Entomology,

Pennsylvania State University,

University Park, PA16802, U. S. A.

e-mail: jrg13@PSU.EDU

- 1 Publicado originalmente en inglés en *Progress in Physical Geography* 15(4): 331-363, 1991, bajo el título "Panbiogeography 1981-91: development of an earth/life synthesis". Esta traducción al castellano fue realizada por Leticia MARTÍNEZ DE MURGUÍA (Urb. Jaizkibel 38, Hondarribia, Guipuzcoa, España), actualizada recientemente por el autor, transcrita por Yelitza VELÁSQUEZ, y revisada y editada por Angel L. VILORIA.

Se publica esta traducción en memoria del entomólogo venezolano Dr. Rodolfo BASTIDAS, fiel divulgador de la obra de Croizat y quien hizo llegar el manuscrito original a la dirección editorial de *Anartia* en 1994. Agradecemos el permiso obtenido de los editores de *Progress in Physical Geography*.

**ANARTIA, Publicaciones ocasionales del Museo de Biología de La Universidad del Zulia.** Depósito Legal pp. 88-0384.  
ISSN: 1315-642X.

**COMITÉ EDITORIAL:**

*Editor Jefe:*

Ángel L. VILORIA

*Editores Asociados:*

Tito R. BARROS

Rosanna CALCHI LA C.

John M. MOODY

*Anartia* es una publicación ocasional de artículos originales, en el área de las ciencias naturales, editada por el Museo de Biología de La Universidad del Zulia (Facultad Experimental de Ciencias).

Serán considerados para publicación, artículos redactados en español, portugués e inglés, que no se hayan publicado ó estén bajo consideración en otra revista. *Anartia* publicará un solo artículo por número. La revista no tiene propósitos comerciales y puede ser adquirida mediante canje con publicaciones similares y/o por compra. La tarifa es individual y varía según el costo de cada edición.

Toda correspondencia relacionada con *Anartia* deberá dirigirse a:

**ANARTIA**

Museo de Biología de LUZ (MBLUZ),

Facultad Experimental de Ciencias

La Universidad del Zulia

Apartado 526, Maracaibo 4011

Zulia, Venezuela.

Los trabajos publicados en *Anartia*, aparecen referidos en *Biological Abstracts* y *Zoological Record*.

**SE AGRADECE CANJE**

# ANARTIA

Publicaciones ocasionales del Museo de Biología de La Universidad del Zulia  
Facultad Experimental de Ciencias, LUZ, Edificio A-1, Grano de Oro,  
Apartado Postal 526, Maracaibo 4011, Zulia, Venezuela  
Depósito legal pp. 88-0384  
ISSN: 1315-642X

Número 10

diciembre 2000

## PANBIOGEOGRAFÍA 1981-2000: DESARROLLO DE UNA SÍNTESIS TIERRA/VIDA

John R. GREHAN

47 Dover Road, Wainuiomata, Nueva Zelandia

*Dirección actual:* Department of Entomology, Pennsylvania State University,  
University Park, PA16802, U. S. A.  
e-mail: jrg13@PSU.EDU

*Estamos actuando como si la diferencia entre el espacio  
y el tiempo fuera dada como una diferencia obvia  
y constituida. Ahora bien, como Hegel y Heidegger nos recuerdan,  
uno no puede tratar al espacio y al tiempo como dos conceptos separa-  
dos o como dos temas'*  
(DERRIDA, 1982: 55)

### RESUMEN

Las contribuciones al método y a la teoría de la panbiogeografía se revisan en relación al interés neozelandés que surgió a finales de 1970 y principios de 1980. La panbiogeografía fue desarrollada por León Croizat en los años 50, pero ignorada por prominentes teóricos evolutivos en favor de las explicaciones tradicionales de distribución geográfica establecidas desde los tiempos de Darwin. El interés neozelandés provee una reevaluación crítica del trabajo de Croizat y de su mantenida relevancia en la teoría evolutiva a través de nuevos progresos en el método y en la síntesis.

La panbiogeografía se presenta en esta revisión como una exploración de la paradoja de Hooker -el problema de integrar aspectos contradictorios de tierra y vida en el espacio / tiempo. El enfoque que Croizat dió a la biogeografía involucró análisis de distribución geográfica enlazando localidades para formar gráficos de líneas llamados trazos. El análisis y la interpretación de los trazos se ha desarrollado mediante la aplicación de técnicas de la teoría de gráficos para medidas cuantitativas y estadísticas de las interrelaciones entre trazos, y de su significación biogeográfica.

Los enfoques panbiogeográficos han desarrollado la aplicación de definir rasgos llamados 'líneas de base' que representan caracteres espaciales de homología en biogeografía. Las

cuenas oceánicas comprenden importantes caracteres biogeográficos para la orientación de los trazos por las líneas de base. Este enfoque ha resultado en un nuevo sistema de clasificación en el cual las cuencas oceánicas son las regiones biogeográficas naturales mientras que las grandes masas de tierra se encuentran localizadas en los límites regionales. Esto resuelve los conflictos y contradicciones inherentes a las clasificaciones geográficas desarrolladas desde Wallace en adelante.

La correlación panbiogeográfica de los trazos con caracteres tectónicos provee una base geográfica para interpretar la relación evolutiva entre la tierra y la vida. Diferentes trazos estándar son comparados en referencia a los caracteres tectónicos asociados tales como zonas tectónicas de expansión, sistemas de fallas y zonas de sutura. Predicciones geológicas noveles fueron generadas a partir de la congruencia distribucional y tectónica ilustrada para las Americas, y para Nueva Zelandia, en donde un nuevo modelo de arcos paralelos ha sido propuesto para su historia natural y su evolución.

Las implicaciones conceptuales en ecología evolutiva son exploradas en términos de la vida evolucionando como una capa 'geológica', en donde las relaciones organismo-medio ambiente evolucionan a través de la co-construcción de procesos interdependientes antes que por la interacción de organismos y medio ambiente como entidades, preformadas separadamente. El progreso de la panbiogeografía durante las dos últimas décadas provee una contribución significativa a la teoría evolutiva a través del desarrollo continuo de una síntesis espacio-temporal para entender procesos biológicos y geológicos responsables de la biodiversidad local y global.

**Palabras clave:** biogeografía, conservación, Croizat, ecología, espacio, evolución, geografía, geología, Hooker, métodos, panbiogeografía, tiempo.

### ABSTRACT

Contributions to the method and theory of panbiogeography are reviewed in relation to a New Zealand interest that arose from the late 1970s and early 1980s. Panbiogeography was developed by Léon Croizat in the 1950s, but ignored by prominent evolutionary theorists in favour of traditional explanations of geographic distribution established from Darwin's time. The New Zealand interest has provided a critical reappraisal of Croizat's work and its continued relevance to evolutionary theory through new developments in methods and synthesis.

Panbiogeography is presented in this review as an exploration of Hooker's paradox – the problem of integrating contradictory aspects of earth and life in space/time. Croizat's approach to biogeography involved analyses of geographic distribution by linking localities together to form line graphs called tracks. Analysis and interpretation of tracks has been developed by application of graph theory techniques for quantitative and statistical measures of track inter-relationships and their biogeographic significance.

Panbiogeographic approaches have developed the application of defining features called 'baselines' that represent spatial characters for biogeographic homology. Ocean basins comprise important biogeographic features for the baseline orientation of tracks. This approach has resulted in a new classification system where ocean basins are the natural biogeographic regions while major landmasses are located at regional boundaries. This subsumes the conflicts and contradictions inherent in the geographic classifications developed from Wallace onwards.



Panbiogeographic correlation of tracks with tectonic features provides a geographic basis for interpreting the evolutionary relationship between earth and life. Different standard tracks are compared in reference to the associated tectonic features such as spreading ridges, fault systems and suture zones. Novel geological predictions generated from distributional and tectonic congruence illustrated for the Americas, and for New Zealand where a novel parallel arcs model has been proposed for its natural history and evolution. The conceptual implications for evolutionary ecology are explored in terms of life evolving as a 'geological' layer where organism-environment relationships evolve through coconstruction of interdependent processes rather than by interaction of organisms and environments as separately preformed entities. Progress in panbiogeography over the last decade provides a significant contribution to evolutionary theory through the continued development of a spatiotemporal synthesis for understanding biological and geological processes responsible for local and global biodiversity.

**Key words:** biogeography, conservation, Croizat, ecology, evolution, geography, geology, Hooker, methods, panbiogeography, space, time.

## INTRODUCCIÓN

La panbiogeografía ha estado directa o indirectamente en el centro del debate biogeográfico durante las dos últimas décadas. Desarrollada y articulada principalmente por Léon CROIZAT (1952; 1958), la panbiogeografía dió una perspectiva global a la biogeografía, en la cual la información distribucional quedaba establecida como la 'autoridad' directa en la biogeografía. A través de análisis comparativos e interpretación de distribuciones, Croizat identificó los modelos biogeográficos y centros evolutivos principales o estándar. A partir de este comienzo, Croizat desarrolló una síntesis de las implicaciones biogeográficas para comprender la evolución en el espacio y el tiempo. Croizat creía que la teoría evolutiva tradicional reconocía al espacio y al tiempo sólo en el nombre -mencionados, pero tomados gratuitamente-, como elementos del 'escenario' sobre el cual la evolución tuvo lugar. Croizat creía que la consideración explícita del espacio y del tiempo era esencial para cualquier teoría evolutiva competente (ver

CRAW, 1988; CROIZAT, 1988, para comentarios generales). El enfoque de Croizat fue tratar la biogeografía como una disciplina con derecho propio, que pudiera generar 'evidencias' sobre evolución en el espacio y en el tiempo, antes que confiar en presunciones sobre el espacio / tiempo derivadas de la geología, la ecología, la sistemática, la genética, etc. La elección de Croizat por el prefijo 'pan' reflejó su enfoque uniforme hacia la biogeografía, que no distinguía entre plantas y animales, diferentes medios de dispersión, o presuntos orígenes evolutivos basados en fósiles o teorías geológicas. El método y la síntesis de la panbiogeografía de Croizat es actualmente la base para la investigación en nuevas percepciones biogeográficas y para extender la síntesis entre la biología y la geología.

Esta revisión cubre las contribuciones al método y a la síntesis panbiogeográfica de la década 1980-90 (y un anexo a la década posterior), las cuales surgieron principalmente de autores en Nueva Zelanda y de sus colaboradores de

ultramar. El interés neozelandés no representa una 'escuela' de pensamiento, porque los participantes no se adhieren a ninguna serie de principios o teorías biogeográficas. Los programas de investigación son a menudo definidos en términos de una esencia que define el programa, pero esta aproximación a la panbiogeografía sería engañosa. CROIZAT (1964) declaró que no existían últimas verdades que la panbiogeografía tuviera que atacar o defender. GRAY (1988a) sugiere que la panbiogeografía era un ejemplo de individuos sociopolíticos en donde las características del programa eran contingentes sobre los participantes en lugares y tiempos particulares. Actualmente existe un difundido interés en el análisis explícito y en la crítica del trabajo de Croizat con respecto a la relación evolutiva entre la tierra y la vida, y el papel de la distribución geográfica como una fuente de información espacio-temporal. Esta investigación implica diversidad de puntos de vista con respecto a diferentes problemas, y a veces, a diferentes filosofías.

La perspectiva que aquí presento hará una distinción *relativa* entre lo que puede ser descrito como el 'método' panbiogeográfico, interesado en el análisis de distribución, y la 'síntesis' panbiogeográfica, que abarca consideraciones sobre las implicaciones del espacio / tiempo de la biogeografía en la teoría y en la investigación evolutiva. Es el propósito de esta revisión describir los aspectos generales del método y de la síntesis explorados en las dos décadas pasadas, y ofrecer a los lectores una apreciación de la diversidad y relevancia de la panbiogeografía en la teoría evolutiva de hoy día.

## DESARROLLOS HISTÓRICOS

Los esfuerzos iniciales de CROIZAT fueron ignorados por prominentes fundadores de la "nueva síntesis" (p. ej., Ernst MAYR y George Gaylord SIMPSON), y más tarde trivializados en los años 70 por la opinión ampliamente aceptada de que los métodos cladísticos de análisis de área convertían en redundantes las contribuciones panbiogeográficas de CROIZAT. El renovado interés en la panbiogeografía fue iniciado por Robin CRAW con respecto a la biogeografía de Nueva Zelandia (CRAW, 1978; 1979) y al problema de homología y clasificación biogeográfica (CRAW, 1982; 1983; 1985). Un número de cuestiones teóricas y conceptuales relacionadas fueron también reunidas en este tiempo en una edición especial de *Tuatara* dedicada a la panbiogeografía (CRAW & GIBBS, 1984), incluyendo procesos evolutivos (GREHAN, 1984), principios botánicos (HEADS, 1984), y una contribución histórica póstuma, escrita por CROIZAT antes de su muerte en 1982 (CROIZAT, 1984).

Desde mediados hasta finales de los años 80 el interés neozelandés se diversificó con una mayor consideración de las implicaciones evolutivas (GRAY, 1987; 1988a; 1988b; GREHAN & AINSWORTH, 1985; HEADS, 1985a; 1985b), filosofía de la ciencia (CRAW & WESTON, 1984), el problema del espacio / tiempo (CRAW, 1988), la metodología biogeográfica y sus inter-relaciones con la geología, ecología y sistemática (CRAW, 1988; CRAW & PAGE, 1988; GRAY, 1988b; PAGE, 1987). Una edición especial de panbiogeografía de la *Rivista di Biologia* (1988) presentó artículos sobre las implicaciones evolutivas del es-

pacio / tiempo (GREHAN, 1988), las raíces históricas e intelectuales de la panbiogeografía en relación con los principales movimientos filosóficos europeos y el desarrollo del postmodernismo (CRAW & HEADS, 1988), y sobre perspectivas panbiogeográficas expresadas en programas individuales de investigación (CLIMO, 1988; CHIBA, 1988).

CROIZAT (1964) creía que una teoría evolutiva comprensible no podía darse sin una biogeografía competente, ya que la biogeografía proveía el registro evolutivo en el espacio / tiempo. Esta creencia se reflejó en su principio de que la evolución = espacio + tiempo + forma. El espacio / tiempo es tanto una parte de la evolución como lo es la forma física de los organismos, y la biogeografía tiene, por tanto, relevancia directa en todas las ramas de la biología evolutiva y de la geología. Este alcance multidisciplinario se desarrolló en Nueva Zelandia y condujo al Primer Simposio de Panbiogeografía en 1988, que estuvo patrocinado por el Museo Nacional de Nueva Zelandia con el apoyo del conservador de Mollusca, F. CLIMO, y del director, J. YARDWIN (GREHAN, 1990a). El simposio invitó a los participantes a considerar si la panbiogeografía había contribuido constructivamente a la historia natural de Nueva Zelandia o no. Las actas se encuentran publicadas en una edición especial del *New Zealand Journal of Zoology* (volumen 16), y contiene 20 artículos que abarcan cuestiones generales y específicas en metodología, geología, ecología, geografía, historia, taxonomía y ciencias de la conservación (ver además el anexo al final).

## LA PARADOJA DE HOOKER

La distribución geográfica dio a Darwin evidencias importantes sobre el origen de las especies, pero esta percepción estuvo limitada a un mundo en donde el espacio y el tiempo comprendían las dimensiones separadas de un contenedor medio-ambiental dentro del cual tuvo lugar la evolución (CRAW, 1988). El espacio y el tiempo eran tomados gratuitamente: los organismos evolucionan; el espacio y el tiempo no, y el problema en la biogeografía estaba en conectar las disyunciones de una geografía estática, externa. En la teología natural las lagunas se conectaron mediante la migración desde un único lugar de nacimiento o, más tarde, múltiples centros de creación. Con los comienzos de la biología evolutiva, el mismo enfoque se presentó otra vez mediante la dualidad de migración versus 'puentes terrestres'. Charles Darwin y su colega Joseph Hooker se enzarzaron en una larga, pero cordial, discusión sobre la evolución de la distribución geográfica (GREHAN, 1988). La preferencia de Darwin por un proceso de migración desde los lugares de nacimiento, o centros de origen, es bien conocida. Ésta reflejaba la creencia decimonónica y victoriana del Viejo Mundo del hemisferio norte como lugar de origen y de la diseminación de la dominancia política y cultural del mundo (CRAW, 1988). Los principales intereses de Hooker estaban centrados en la distribución geográfica más que en mecanismos de adaptación medio ambiental, y gran parte de su atención y experiencia estuvo enfocada en el origen de las biotas (CROIZAT, 1958: 1282-1302). Hooker favorecía las conexiones terrestres pasadas, tales como las de Nueva

Zelandia y Suramérica, para explicar sus similitudes bióticas. El marco conceptual frente a Darwin y Hooker implicaba la alternativa que vino a resucitarse en los años 70 mediante el debate de la vicarianza (puentes de tierra / deriva continental) y de la dispersión (migración) (GREHAN, 1990b).

El trabajo de Darwin en historia natural tendió a centrarse en ejemplos específicos, tanto singularmente como colectivamente, y para tratar el problema de la vicarianza / dispersión utilizó un enfoque experimental para comprobar la efectividad de diferentes "medios de dispersión". Hooker quedó lo suficientemente impresionado con los resultados como para dar mayor crédito al poder de la migración, aunque se mantuvo turbado sobre la cuestión principal -si tanto la hipótesis de migración como la de los puentes terrestres podían explicar completamente cualquier situación dada, por lo que la elección de una sobre la otra no ofrecía realmente una solución (GREHAN, 1988). Permaneció esta paradoja en necesidad de una nueva teoría (es decir, un marco metodológico y conceptual) que aún no existía.

Una paradoja como la enfrentada por Hooker puede describirse como una oposición binaria (GRAY, 1987; 1988a). Un proceso natural se presenta e interpreta en términos de alternativas irreconciliables y mutuamente exclusivas. Las alternativas son, sin embargo, también mutuamente interdependientes con cada una existiendo como cómplice de la otra (SPITVAK, 1976). GRAY (1987) sugiere que muchas de tales elecciones binarias representan, en teoría evolutiva, falsas oposiciones que tienden a legitimar prácticas y perspectivas tradicionales, más que

a contribuir a nuevas percepciones de los procesos naturales. En este contexto, la panbiogeografía es significativa por su operación de un método biogeográfico que excluye la geografía estática del marco de la vicarianza-dispersión (CRAW, 1988; GREHAN, 1988; 1990c; PAGE, 1990a) mediante el desarrollo de nuevos conceptos de región biogeográfica y homología biogeográfica. Estos progresos resuelven e incorporan las contradicciones presentes en la biogeografía tradicional desde el tiempo de Darwin hasta hoy. Las cuestiones metodológicas y conceptuales se presentan en las siguientes secciones.

## MÉTODOS PANBIOGEOGRÁFICOS

Existen cuatro elementos principales en el método panbiogeográfico de Croizat: trazos (*tracks*), líneas de base (*baselines*), centros de masa (*main massings*) y nodos (*nodes*). Los trazos representan probablemente el aspecto mejor conocido de la biogeografía de Croizat. Los trazos identifican las coordenadas espacio-temporales de una distribución mediante líneas dibujadas en un mapa que conectan localidades disyuntas. Un trazo NO es sinónimo de distribución. Una distribución comprende una serie de localidades individuales (Fig. 2a), pero el trazo de una distribución registra ambas, las localidades y sus coordenadas espacio-temporales, estando el tiempo representado en la diferenciación de los taxones (Fig. 2b). La teoría biogeográfica está tradicionalmente constreñida dentro de la oposición binaria entre el modelo y el proceso. Una distribución (el modelo) es el resultado de un proceso (la dispersión) tal que el



proceso no puede ser representado como un modelo. Esta es una limitación aceptable en la cual el término "dispersión" deriva de la ecología para enfatizar el movimiento activo o migración de organismos, pero Croizat alejó a la biogeografía de esta dicotomía de modelo / proceso mediante el reconocimiento de una referencia biogeográfica para el término "dispersión". Si dispersión se refiere a la evolución de la distribución, ésta implica dos elementos interdependientes: un cambio en las localidades, o coordenadas espacio-temporales (p. ej., 'una translación en el espacio'), y un cambio en los caracteres físicos (p. ej., evolución de la forma [*form-making*]) (Fig. 3) (GREHAN & HENDERSON, 1991). La translación en el espacio y la evolución de la forma se representan geográficamente en forma de coordenadas de trazos que Croizat trató como modelos de dispersión.

CROIZAT (1952; 1958) no se centró en un modelo explícito para la construcción de los trazos, y parece haber utilizado diferentes enfoques (PAGE, 1987; HENDERSON, 1990; HEADS, 1990a). CROIZAT (1964) consideraba los trazos estándar como sumarios 'estadísticos' de medias biogeográficas. La base estadística y cuantitativa para el análisis de los trazos ha sido recientemente explorada en términos de la teoría de gráficos. Si los trazos son tratados como gráficos de líneas puede que sea posible desarrollar medidas consistentes de afinidades biogeográficas. Este potencial metodológico ha sido investigado para un tipo de gráfico lineal: el árbol de mínimas distancias (*minimal spanning tree*). El árbol se forma mediante la conexión de localidades en un orden que dé el mínimo total de longitud lineal. Este es el modelo más simple para la construcción de trazos y puede que sea el más repre-

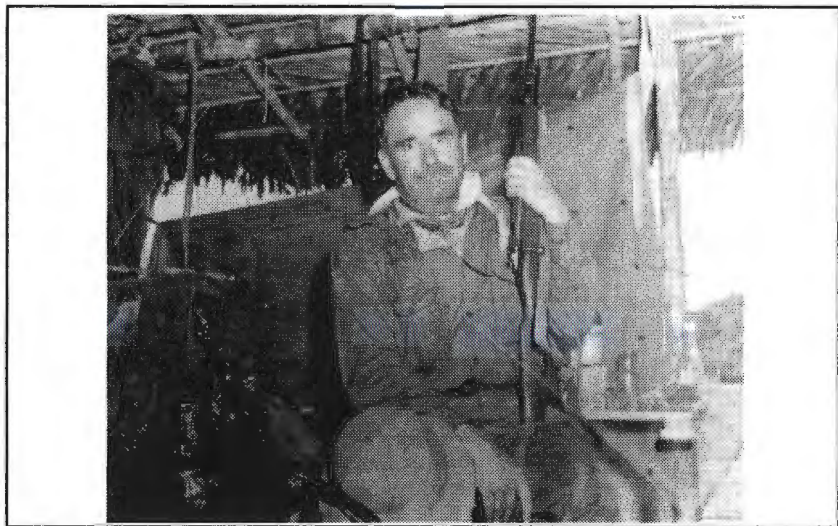


FIG. 1. León Croizat, autor y promotor de la panbiogeografía.

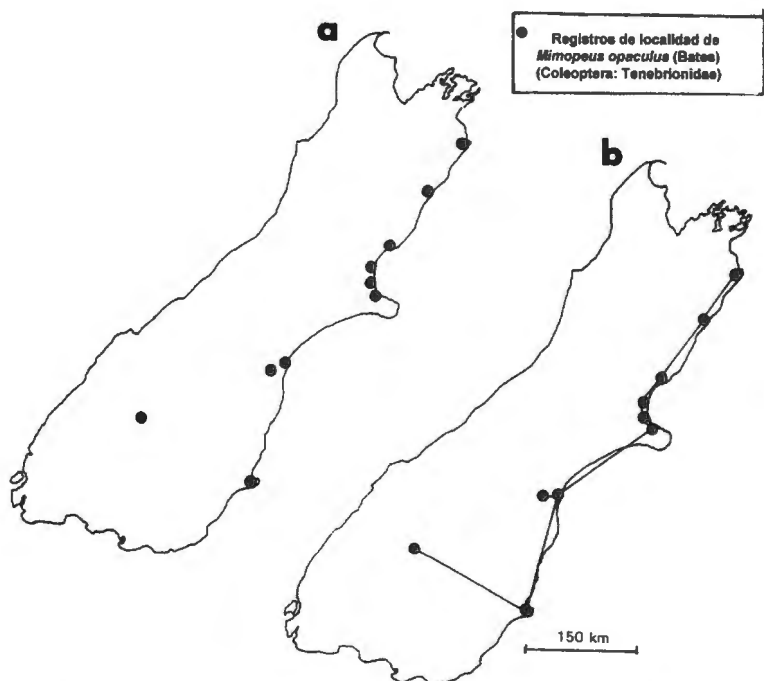


FIG. 2. Diferencia conceptual entre una distribución: a) como un conjunto de localidades, y un trazo biogeográfico de dispersión; b) incorporando las coordenadas espacio/temporales de una distribución- un bio-geo-gráfico.

### Biogeografía tradicional

Significado ecológico: Dispersión = migración

### Panbiogeografía

Significado biogeográfico: Dispersión = evolución de la distribución por lo cual:

Distribución = espacio y forma

Dispersión = translación en el espacio + generación de la forma

FIG. 3. Comparación de los diferentes significados del término 'dispersión' en la biogeografía tradicional y en la panbiogeografía.

sentativo del enfoque de Croizat. PAGE (1987; 1990b) identificó tres etapas principales en la construcción de los trazos: 1) marcar el registro de localidades de cada taxón en un mapa (Fig. 4a); 2) conectar todas las localidades de cada taxón por medio de un árbol de mínimas distancias (Fig. 4b); y 3) conectar cada uno de los árboles de mínimas distancias para todos los taxones mediante más enlaces de mínimas distancias (Fig. 4c). Se encuentra implícita en esta construcción de trazos una interacción entre la información sistemática y la geográfica. El trazo de *Gossipium*, por ejemplo, (Fig. 4c) conecta entre sí a las Galápagos, Revilla Gigedo y la Baja California, más que estar ninguna de ellas conectadas con América Central, porque comparten un taxón que no se encuentra en esta última (PAGE, 1987; 1990b).

PAGE (1987) exploró varias posibilidades para la aplicación de la teoría de gráficos en la construcción de trazos. Los árboles de conexión toman dos formas, dirigidos (*directed*) y no dirigidos (*undirected*). Los árboles dirigidos son de interés biogeográfico porque ayudan a identificar los centros geográficos involucrados con los orígenes de un grupo (p. ej., los taxones evolucionan dentro de un sector espacio-temporal particular antes que uniformemente sobre todo el globo). La orientación de un trazo hacia un sector geográfico particular es dada por la designación de una línea de base. Una línea de base identifica la primera característica diagnóstica de un trazo individual o trazo estándar de acuerdo con qué sector de la tierra se encuentra geográficamente más próximo al trazo. El carácter de línea de base más común utilizado por Croizat involucra

características geográficas / geológicas dentro del alcance de un trazo. A escala global las cuencas oceánicas eran a menudo utilizadas como los principales caracteres de línea de base para delimitar el sector geográfico de un trazo (Fig. 5a). Trazos individuales compartiendo la misma línea de base o carácter diagnóstico comprenden trazos estándar que son interpretados como representantes de biotas ancestrales (CRAW, 1983; 1985; PAGE, 1987). El enfoque de la línea de base puede sugerir homologías en distribuciones que de otro modo podrían parecer tener muy poco en común. Por ejemplo, los trazos de *Magnolia* y *Aristotelia* no tienen un traslapeo geográfico, pero puede que compartan una línea de base Pacífica (Fig. 5b). La asignación de una línea de base no siempre es clara, debido a los complejos modelos de información geográfica y filogenética.

PAGE (1987) presentó un enfoque cuantitativo que incluía matrices de conexión basadas en afinidad filogenética o, allí en dónde la información filogenética no estaba disponible, en mínimas distancias geográficas. Para una serie de localidades en un trazo, a cada par de puntos conectados le es dado el valor '1' y a aquellos sin conexión les son designados un valor de '0'. Un trazo no dirigido conectando puntos sólo en base a los vecinos más próximos, produce una matriz simétrica (Fig. 6a). Si la dirección se orienta lejos de la línea de base (Nueva Guinea, en este ejemplo) el valor 1 es dado únicamente para aquellas localidades conectadas desde el primer al segundo punto en la matriz, resultando en una distribución asimétrica de valores en la matriz (Fig. 6b). PAGE (1987) sugiere

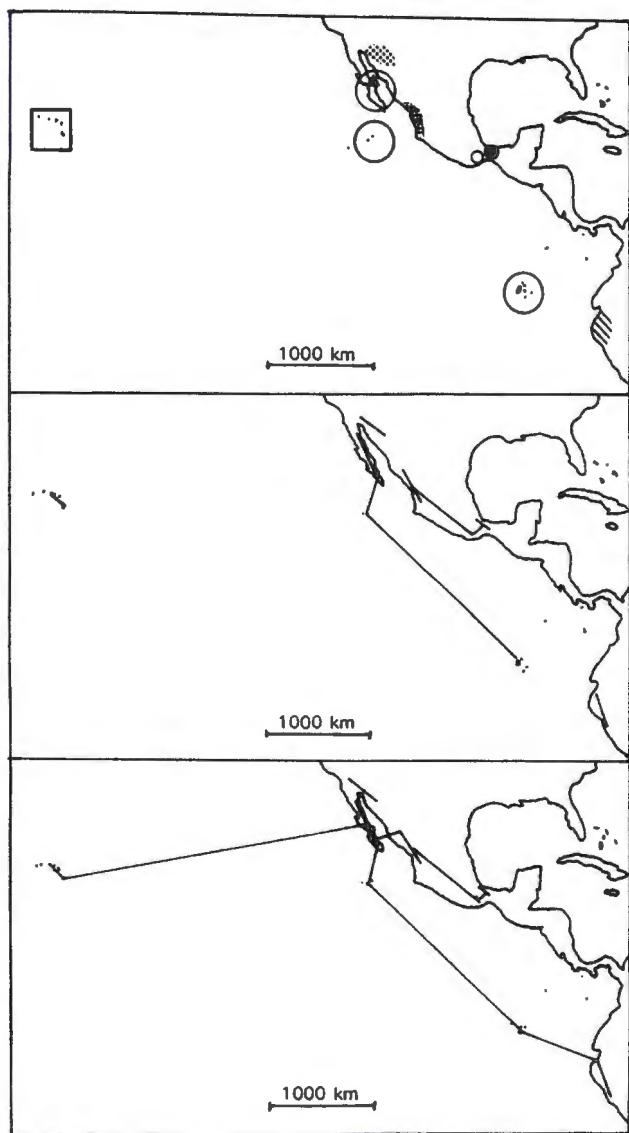


FIG. 4. Ilustración de tres etapas en el delineamiento de trazos como un árbol de mínimas distancias: a) puntualizar la distribución de cada taxón; b) dibujar un árbol de mínimas distancias para cada taxón; c) conectar cada taxón mediante un árbol de mínimas distancias. Ejemplo tomado de CROIZAT (1964) como fuera analizado por PAGE (1990b).



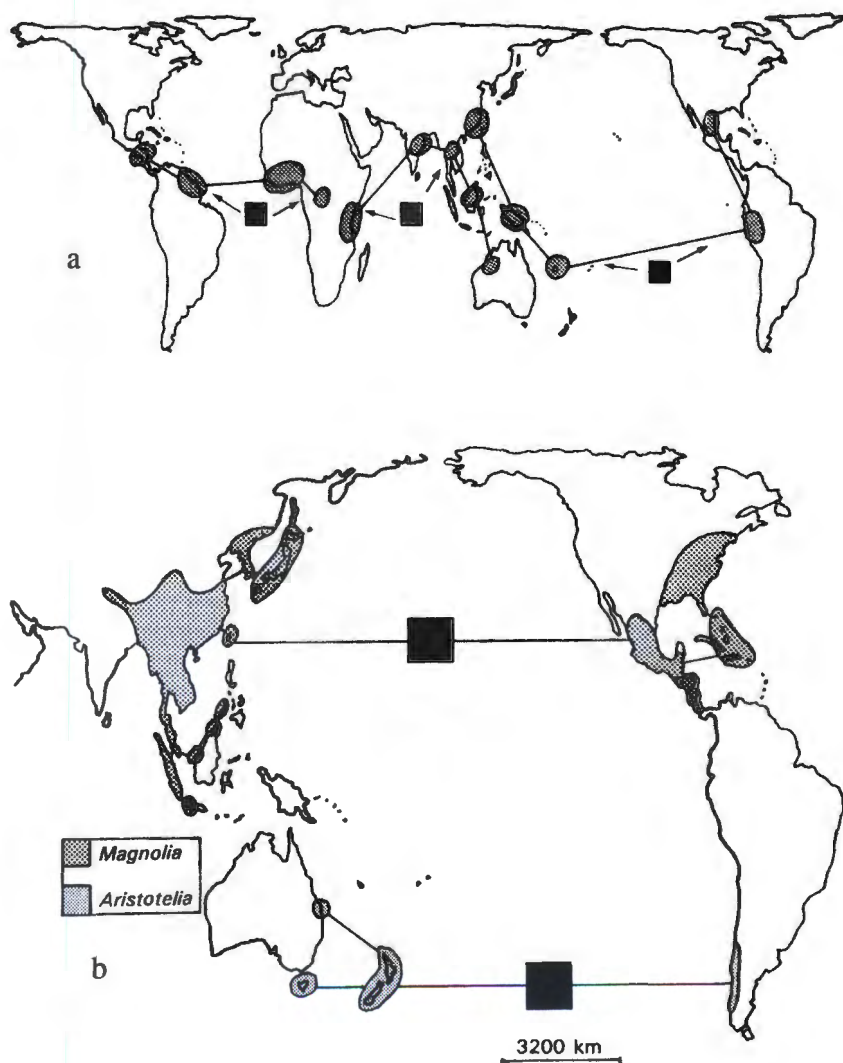


FIG. 5. Concepto de líneas de base oceánicas para diferenciar trazos dibujados como árboles de mínimas distancias: a) a los trazos que cruzan diferentes cuencas oceánicas se les asignan líneas de base distintas (ejemplo hipotético) (según CRAW & PAGE, 1988); b) distribuciones con diferentes extensiones geográficas pueden compartir una línea de base común tal como el Pacífico en este ejemplo de *Magnolia* y *Aristotelia*.

que este enfoque podría identificar el lugar donde se solapan dos o más trazos, para revelar varias posibilidades: la presencia de trazos con diferentes polaridades, diferentes distribuciones ancestrales dentro de la misma geometría total del trazo, o traslapo de distintos trazos para organismos con relaciones filogenéticas localmente congruentes.

CRAW (1989) aplicó un enfoque cuantitativo al análisis de trazos para la comparación de relaciones biogeográficas de las Islas Chatham en Nueva Zelanda. Las Islas Chatham comparten afinidades biológicas con áreas de gran endemismo del norte y del sur de 'las islas principales' de Nueva Zelanda, y éstas han sido tradicionalmente interpretadas como el resultado de migraciones aleatorias. CRAW (1989) identificó las afinidades de los trazos construyendo una matriz taxón / trazo a partir del análisis de compatibilidad de caracteres. Trazos estándar, septentrional y meridional, se dibujaron a partir del dique más grande de distribuciones compatibles (CRAW, 1989: 301). Los mayores diques fueron analizados estadísticamente para una asociación aleatoria utilizando una prueba de aleatoriedad de matrices. Los resultados sugirieron que una migración individual aleatoria de los taxones no podía proveer la explicación más sencilla de sus modelos de distribución ( $p < 0.04$ ), y apoyaron la interpretación de cada dique principal como rastro de una biota ancestral conectando a las Chatham al norte y al sur respectivamente. El traslapo de trazos estándar en las Chatham identifica a estas islas como un nodo biogeográfico (Fig. 7).

La aplicación de la teoría de gráficos

y el desarrollo del método de trazos en términos de un árbol de mínimas distancias no eliminan una potencial ambigüedad ni tampoco se encuentran libres de limitaciones inherentes (PAGE, 1987; WESTON, 1990). El enfoque del árbol de mínimas distancias puede generar señales biogeográficas conflictivas antes que una única solución, pero esto no es necesariamente una debilidad. La carencia de resoluciones conflictivas en cualquier caso dado puede sugerir un resultado significativo, mientras que los conflictos mismos abren nuevas posibilidades para la investigación (HENDERSON, 1990). Henderson sugiere que la información filogenética puede no ser crítica para determinar el orden de conexiones cuando se construye un trazo, pero ahí queda la necesidad de desarrollar medidas de consistencia y probabilidad para los enfoques de árboles de conexión. Las simulaciones de Monte-Carlo son sugeridas como un método para valorar el impacto de la información distribucional en la construcción del trazo. Por ejemplo, el trazo más corto dibujado conforme a relaciones filogenéticas para una distribución dada de *Cryptobiosella* fue solamente un 0.6% más largo que el árbol absoluto de mínimas distancias, pero la disparidad incrementó a un 10% por adición de un registro 'hipotético' dentro de la zona de distribución del género.

Una gran parte de los análisis de trazos de Croizat estuvieron interesados en la identificación de puntos de significado biogeográfico llamados 'nodos'. Los nodos son puntos en donde uno o más trazos interseccionan (CRAW, 1989). Los trazos pueden tener mayor o menor significado de acuerdo con el nivel del aná-

lisis. A escala intercontinental, por ejemplo, CROIZAT (1958) identificó cinco centros biogeográficos principales: 1) el portal africano; 2) Tenasserim-Flores / Soembawa; 3) Neo-Caledonia; 4) Altáis; y 5) Mesoamérica nuclear-Caribe (Fig. 8). El trabajo actual en nodos incluye ambas perspectivas, interpretativa y analítica. HEADS (1990a) identifica cuatro características evolutivas principales de los nodos: 1) presencia, tales como endémicos; 2) ausencia, p. ej., de grupos encontrados extensamente en otros lugares; 3) afinidades filogenéticas y geográficas diversas; y 4) límites filogenéticos y geográficos de los taxones (HEADS, 1990a: 551).

Se han sugerido dos enfoques para un análisis objetivo de los nodos. PAGE (1987) sugiere que el concepto panbiogeográfico de nodo corresponde al concepto de región nodal en teoría de gráficos, refiriéndose a puntos de alta conectividad. Es posible, por lo tanto, construir índices de conectividad para representar nodos como áreas que conectan trazos con diferentes líneas de base. HENDERSON (1990) sugirió que los nodos pueden ser identificados como puntos con gran densidad de vértices terminales de trazos. Los vértices son puntos de conexión, y pueden ser agrupados de acuerdo con el número de conexiones involucradas. Por ejemplo, de grado 1, o vértices terminales, que tienen un solo punto conectando a otro vértice, vértices de grado 2, que tienen dos enlaces a otros vértices. El enfoque de vértice cuantifica el primer y cuarto carácter asociados con los nodos identificados por HEADS (1990a). HENDERSON (1990) sugiere que un número mayor de vértices de grado 1 puede encontrar-

se en la periferia de un árbol de mínimas distancias, y una mayor densidad de vértices de grado 1 debería aparecer allí donde diferentes trazos se aproximan estrechamente (Fig. 9).

HENDERSON (1990) utilizó una simulación de Monte-Carlo para generar una distribución aleatoria de densidades nodales para vértices terminales, y los nodos fueron identificados como aquellos puntos en los cuales la densidad de vértices terminales es mayor que la esperada a un 5% de nivel de significación. Puntos significativamente con menos vértices fueron identificados como 'antinodos', en referencia a la ausencia de carácter descrito por HEADS (1990a).

HENDERSON (1990) también utilizó el análisis de distribución de vértices para comprobar la probabilidad de que el sumario global de trazos de CROIZAT (1958) (Fig. 8) es el resultado de una coincidencia debido a un proceso al azar. La figura de Croizat fue convertida en un gráfico (Fig. 10), y analizada para determinar si era significativamente diferente a una población de gráficos aleatorios. El análisis comparó el número de vértices de grado 3 en la figura de CROIZAT (1958) con la función de probabilidad de densidad generada a partir de 500 gráficos aleatorios. Se encontró que el número de conexiones representadas en la figura de Croizat estaba bastante lejos del 95% del límite de probabilidad de la distribución aleatoria. HENDERSON (1991) ha sugerido que este tipo de análisis de trazo / nodo sería un enfoque útil y válido a la biogeografía para situaciones con traslapo extensivo de distribuciones, y allí donde el foco de interés se encuentra en los taxones más que en las áreas.

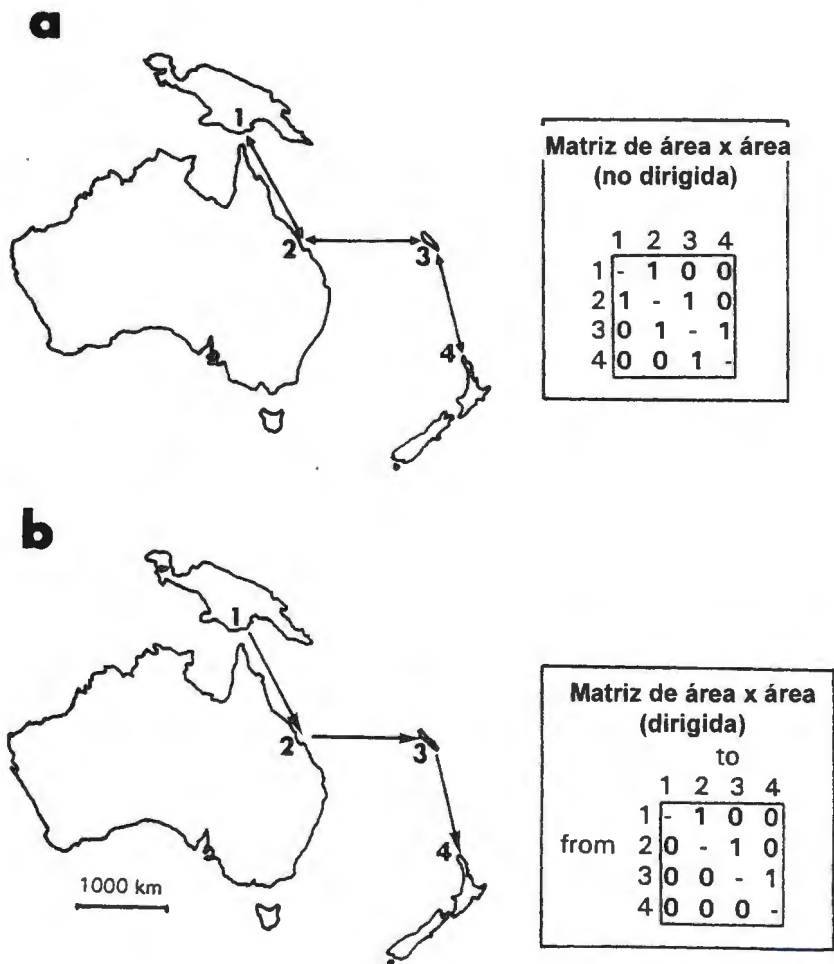


FIG. 6. Conversión de trazos en matrices de área para a) un trazo no dirigido y b) un trazo dirigido. En el trazo no dirigido las localidades pueden enlazarse en dos direcciones resultando en una matriz simétrica. Con el trazo dirigido las conexiones se orientan lejos de una línea de base o un centro de diversidad (centro de masa) resultando en una matriz asimétrica (según PAGE, 1987).



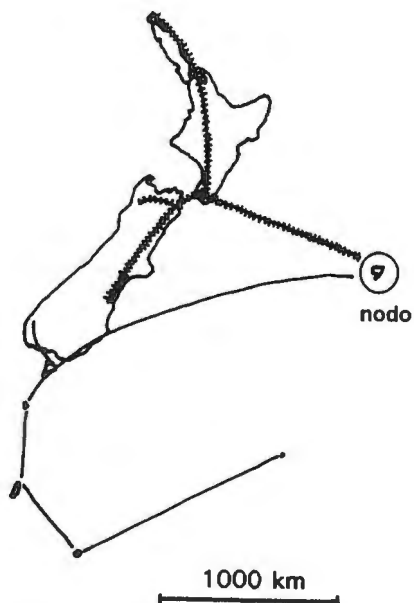


FIG. 7. Ejemplo de dos trazos estándar que se encuentran en un nodo biogeográfico (Islas Chatham) (según CRAW, 1989).

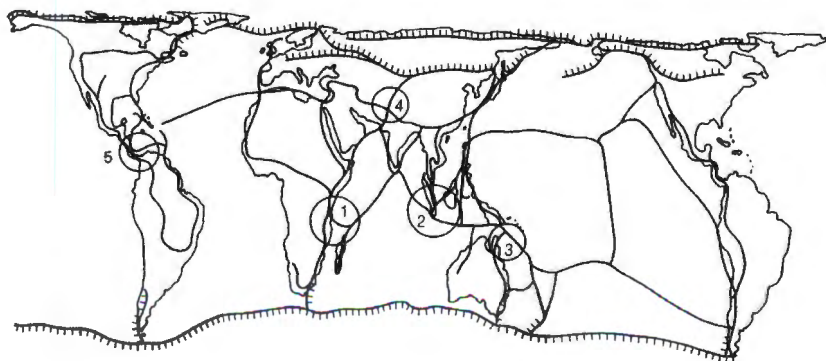


FIG. 8. Las características principales de la biogeografía global resumida por CROIZAT (1958, IIb: 1018, Fig. 259). Las líneas representan los trazos estándar principales del globo. Las líneas rayadas destacan los trazos septentrional 'boreal' y meridional 'austral'. Los nodos biogeográficos principales relacionados con trazos intercontinentales aparecen numerados 1-5 (ver texto). Nótese como las Américas se representan dos veces para enfatizar las diferentes conexiones Pacíficas y Atlánticas.

Las investigaciones actuales confirman una base estadística para ambos, el análisis de Croizat y los progresos actuales, y sugieren que se pueden incorporar consideraciones analíticas espaciales en la biogeografía cuantitativa (*cf.*, SMITH, 1990). La teoría de gráficos ofrece importantes recursos para cuantificar análisis de trazos, pero los problemas pueden ser complejos y los enfoques a los trazos son diversos, hasta dentro del propio trabajo de Croizat. El papel e interrelación entre la información filogenética y geográfica permanece así mismo como una cuestión compleja.

## BIOGEOGRAFÍA Y SISTEMÁTICA

La información sistemática puede ser considerada un elemento crítico del análisis biogeográfico porque los biogeógrafos utilizan algún tipo de ordenamiento de los taxones, de caracteres individuales o de entidades taxonómicas. Esto, algunas veces, ha conducido a la opinión de que la validez de un análisis biogeográfico se encuentra a merced de la sistemática, y sin una sistemática 'resuelta' no puede darse una biogeografía resuelta. Dejando a un lado la cuestión imponderable de cuándo una clasificación se encuentra totalmente resuelta (y ¿por la autoridad de quién?), la sistemática y la biogeografía han compartido una estrecha relación histórica. La sistemática en panbiogeografía ha sido tratada en términos de la propia familiaridad de Croizat con principios y métodos filogenéticos (CRAW, 1982), y en la significación del análisis biogeográfico para la construcción de la filogenia. PAGE (1987; 1990b) y CRAW & PAGE (1988) han enfatizado una rela-

ción recíproca en panbiogeografía entre biogeografía y sistemática.

PAGE (1990b) describe el enfoque de Croizat como aquel en el que la información geográfica se encuentra incluida en el grupo de falsificadores potenciales para una hipótesis filogenética. Esta perspectiva fue ilustrada por PAGE (1987) para el análisis de Croizat de las relaciones filogenéticas del género *Ficus* de Nueva Caledonia. El botánico Córner sugirió que éstos se encontraban más estrechamente relacionados con los *Ficus* de las Américas (Fig. 11a), pero Croizat sugirió, en base a su interpretación biogeográfica, que las higueras de Nueva Caledonia se encontraban más estrechamente relacionadas a las formas del Viejo Mundo (Fig. 11b). PAGE (1987) presentó información sobre la filogenia de unas avispas simbriontes obligadas asociadas con los grupos de *Ficus*, lo que mostró que las avispas en Nueva Caledonia no estaban más intimamente relacionadas con aquellas de las Américas, y sugirió que esto proveía evidencia corroboradora independiente en favor de la hipótesis biogeográfica de Croizat para la filogenia de *Ficus* en Nueva Caledonia.

El ejemplo de *Ficus* sugiere que el potencial de caracteres sistemáticos para orientar las afinidades biogeográficas se refleja en el potencial opuesto para la biogeografía de contribuir con información sobre relaciones sistemáticas. Esto sugiere que la biogeografía y la sistemática no deben presentarse en oposición entre sí, pero sí como diferentes aspectos interesados en establecer medidas de homología apropiadas para análisis comparativos. Las áreas geográficas pueden ordenarse sistemáticamente por las relaciones de sus plantas y animales, pero

esto solo no determina una homología espacio / temporal para los caracteres. El desarrollo de medidas biogeográficas (espacio / temporales) de afinidad se ilustran en las dos secciones siguientes.

### EL PROBLEMA NEOZELANDÉS

Gran parte del trabajo (e interés internacional) en la panbiogeografía se

ocupa del problema biogeográfico de Nueva Zelanda. NELSON (1975: 494) sugirió que si Nueva Zelanda pudiera explicarse, el resto del mundo encajaría a su alrededor. La diversa, y a veces desafiante biota de Nueva Zelanda desmintiendo su aislamiento geográfico actual, y sus elementos han entrado en la ciencia de la conservación como los únicos

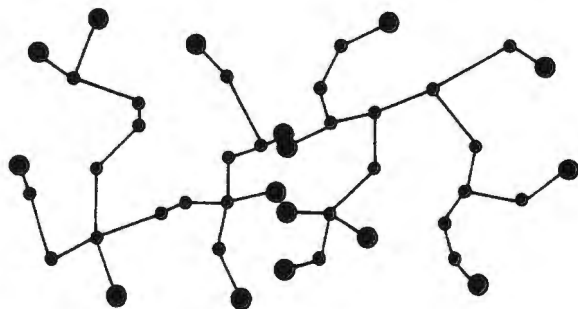


FIG. 9. Árboles hipotéticos de mínimas distancias para los trazos de dos especies que son ampliamente vicariantes (ocupan diferentes coordenadas del espacio / tiempo) con una ligera sobreposición periférica. Los puntos grandes son vértices de grado 1 (según HENDERSON, 1990).

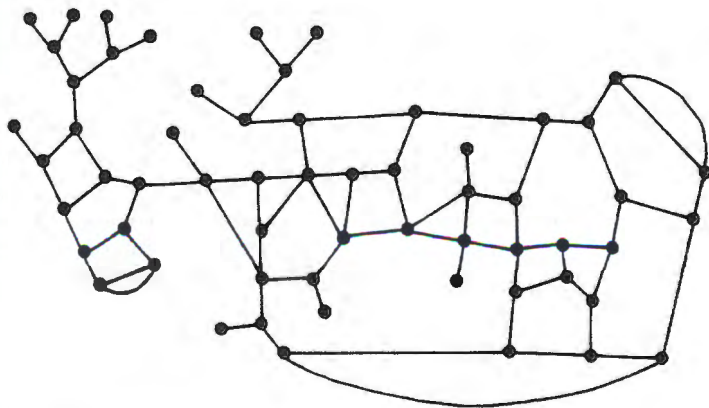


FIG. 10. El sumario global de CROIZAT (1958) representado como un gráfico conectado (según HENDERSON, 1990).

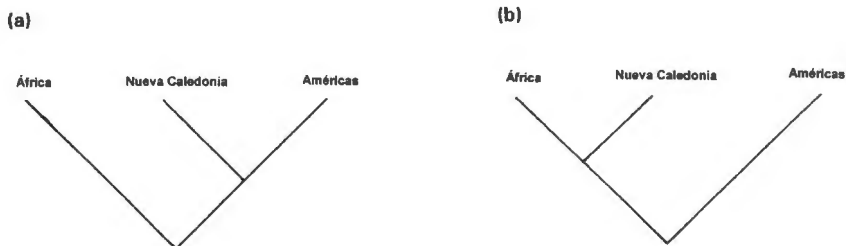


FIG. 11. Representación cladística de dos afinidades biogeográficas y filogenéticas diferentes entre las higueras de Nueva Caledonia y las de las Américas: a) una afinidad primaria trans-pacífica utilizando caracteres de forma en un estudio sistemático de Córner; b) una afinidad principal trans-índica / atlántica sugerida por Croizat incorporando información biogeográfica (según PAGE, 1990b).

símbolos de una herencia Gondwaniana perdida hace ya mucho tiempo (ver CRAW, 1991; GREHAN, 1990d). Los símbolos se popularizan en la televisión y en la prensa escrita (gubernamental y privada) mediante la metáfora teológica de la deriva continental del 'Arca del Moa', en la cual Nueva Zelanda se representa como un refugio aislado para una biota mesozoica primitiva (p. ej., tuatara, moa, kiwi, ranas, hayas, podocarpos) y para la desamparada y más reciente biota terciaria llegada de todas partes del globo (ver CRAW, 1978).

El modelo Gondwaniano de Nueva Zelanda es una versión modificada de la teoría de la deriva continental de Alfred Wegener en la cual se abren los océanos Atlántico e Índico y Nueva Zelanda queda aislada por la formación del Mar de Tasman. Esta interpretación de la biota de Nueva Zelanda estuvo apoyada por análisis cladísticos de áreas en los años 70, pero no por los primeros modelos panbiogeográficos de Croizat (CRAW, 1985). Esta diferencia ayudó a precipitar el interés neozelandés en la panbiogeografía. A principios de los

años 80, la panbiogeografía fue puesta en duda por algunos sistemáticos como una empresa 'fenética' (es decir, cladísticamente no informativa). CRAW (1982) evaluó esta crítica valorando la presunción común de que Nueva Zelanda es una unidad biogeográfica natural o 'área de endemismo'. Nueva Zelanda comprende una estructura geológica compuesta, y CRAW (1982) sugirió que la geología compuesta podía reflejarse en una biogeografía compuesta. Se encuentran evidencias de una biogeografía compuesta en la presencia de afinidades biogeográficas trans-tasmánianas entre Nueva Zelanda y Australia (Fig. 12a) que son incongruentes con la secuencia de escisión -generalmente aceptada- del supercontinente de Gondwana, lo cual requiere una relación biogeográfica primaria entre Nueva Zelanda y Suramérica (Fig. 12b).

Los enfoques de la sistemática sobre la evolución de Nueva Zelanda requerían, únicamente en términos de eventos de desintegración, que las afinidades biogeográficas incongruentes fueran tratadas como 'no informativas', o debido



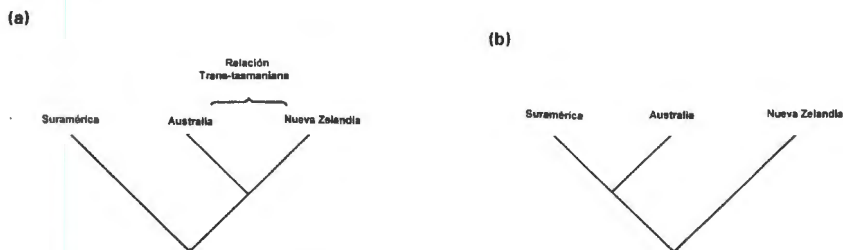


FIG. 12. Incongruencia de afinidades trans-tasmanianas y un modelo tradicional de la historia geológica de Nueva Zelanda con Gondwana: a) la relación primaria trans-tasmaniana de algunos animales y plantas con Nueva Zelanda, más estrechamente relacionada con Australia que con Suramérica; b) el escenario geológico con Suramérica habiéndose escindido más recientemente de Australia que de Nueva Zelanda (según CRAW, 1982).

a error, tal como a una taxonomía equivocada o a 'dispersión casual'. CRAW (1982) propuso que diferentes modelos biogeográficos (cladísticamente incongruentes) eran informativos sobre la geología compuesta de Nueva Zelanda, y que Nueva Zelanda podía ser analizada tanto en términos de eventos de integración, como de desintegración. La investigación de CRAW (1982) sugirió que la panbiogeografía se encontraba lejos de hacerse redundante y que las consideraciones geográficas podían representar un elemento crítico del análisis biogeográfico. La situación de Nueva Zelanda sugería que filogenias absolutamente resueltas no eran por sí solas suficientes como solución biogeográfica sin la incorporación de un concepto apropiado de homología geográfica- de eventos compartidos de espacio / tiempo. Nueva Zelanda parecía tener más de un tipo de afinidad biogeográfica primaria con respecto a la historia geológica, y CRAW (1982) sugirió que la panbiogeografía de Croizat proveía un marco metodológico y teórico necesario para una re-evaluación de las unidades

biogeográficas naturales y de la base de homología biogeográfica.

### ÁREAS BIOGEOGRÁFICAS

En la panbiogeografía de Croizat la incógnita de afinidad biogeográfica surgió a partir de sus observaciones de las incongruencias entre la geografía y los diferentes 'medios de dispersión' (habilidad o potencial migratorio) entre organismos. En ocasiones Croizat utilizó la incongruencia geográfica como la base para comparar y analizar distribuciones. En afinidades intercontinentales la incongruencia geográfica principal se encontraba en la forma de las cuencas oceánicas. CRAW (1985) formalizó el enfoque de Croizat e ilustró su significado para tres grupos gondwanianos tradicionales en Nueva Zelanda: las hayas meridionales, las ranas leiopélmidas, y las aves ratites (Fig. 13a). CRAW (1985) identificó estas distribuciones en términos de las cuencas oceánicas con las que se encuentra más estrechamente asociados espacial y filogenéticamente cada uno de los grupos.

Sólo la distribución de las ratites es

biogeográficamente congruente con el presunto origen gondwaniano (Fig. 13b), porque están representadas en todos los continentes y masas de tierra principales de Gondwana, y sus afinidades filogenéticas sugieren que las relaciones más estrechas conectan a las ratites del Pacífico suroeste con las de África. Las distribuciones y afinidades de las ranas y hayas se centraron geográficamente en el Pacífico, con representación exclusiva en los bordes de la región gondwaniana (p. ej., Pacífico suroeste, Suramérica aus-

tral) (Fig. 13b). Tanto las ranas como las hayas de Nueva Zelandia tienen sus parentescos más cercanos cerca o alrededor de la cuenca pacífica, con extensión o afinidad a cada lado hasta llegar a Europa. Las diferentes homologías de las cuencas oceánicas representan un nuevo método de clasificación de los diferentes elementos biogeográficos de una masa de tierra u área geográfica y ha sido iniciada por CRAW (1988) para Nueva Zelandia (Tabla 1).

Las estructuras biológica y geológica

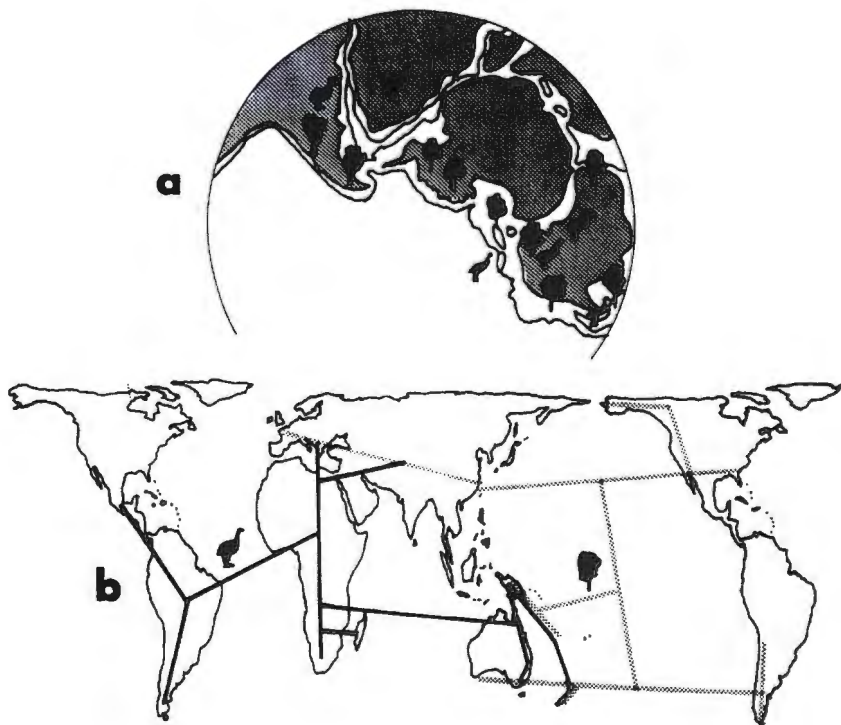


FIG. 13. Comparación de modelos tradicionales y panbiogeográficos de la biogeografía de las ratites y las hayas: a) el modelo gondwaniano tradicional que sugiere una homología biogeográfica; b) líneas de base contrastantes para las ratites del Océano Atlántico / Índico y las hayas del Pacífico (según PAGE, 1990a).

Taxón	Elemento biogeográfico	Región panbiogeográfica
<i>Apterix</i>	Endémico	Océano Índico
<i>Bulbinella</i>	Neoaustrial	Océano Índico
<i>Chalinolobus</i>	Australiano	Océano Índico
<i>Corokia</i>	Australiano	Océano Índico
<i>Cyanorhamphus</i>	Neozelandés	Océano Índico
Dinornithiformes	Endémico	Océano Índico
<i>Dodonaea</i>	Malayo-Pacífico	Océano Índico
<i>Hemiphaga</i>	Neozelandés	Océano Índico
<i>Paratrophis</i>	Malayo-Pacífico	Océano Índico
<i>Paryphanta</i>	Paleoaustrial	Océano Índico
<i>Pelargonium</i>	Neoaustrial	Océano Índico
<i>Peripatoides</i>	Endémico	Océano Índico
<i>Pittosporum</i>	Malayo-Pacífico	Océano Índico
Podocarpaceae	Paleoaustrial	Océano Índico
<i>Toronia</i>	Paleoaustrial	Océano Índico
Mosquitos quironómidos	Paleoaustrial	Océano Austral
Galaxiidae	Neoaustrial	Océano Austral
Efimeras leptoflébidas	Paleoaustrial	Océano Austral
Restonaceae	Neoaustrial	Océano Austral
<i>Tardora</i>	Neoaustrial	Océano Austral
Ranunculi alpinos	Holártico	Océano Pacífico
<i>Casuarina</i>	Australiano	Océano Pacífico
<i>Coriaria</i>	Paleoaustrial	Océano Pacífico
<i>Euphrasia</i>	Holártico	Océano Pacífico
<i>Fuchsia</i>	Paleoaustrial	Océano Pacífico
<i>Gaultheria</i>	Holártico	Océano Pacífico
<i>Griselinia</i>	Paleoaustrial	Océano Pacífico
<i>Hebe</i>	Neozelandés	Océano Pacífico
<i>Leiopelma</i>	Endémico	Océano Pacífico
<i>Libertia</i>	Neoaustrial	Océano Pacífico
<i>Libocedrus</i>	Malayo-Pacífico	Océano Pacífico
<i>Metrosideros</i>	Malayo-Pacífico	Océano Pacífico
<i>Nothofagus</i>	Paleoaustrial	Océano Pacífico
<i>Stylogymnusa</i>	Holártico	Océano Pacífico

TABLE 1. Comparación de las clasificaciones biogeográficas tradicionales con las clasificaciones panbiogeográficas de animales y plantas de Nueva Zelandia. El 'elemento' biogeográfico tradicional está basado en el sistema biogeográfico de Wallace.

compuestas de Nueva Zelandia sugieren que su unidad actual es un artefacto de la geopolítica, y que no puede ser considerada una unidad biogeográfica natural o área de endemismo. Este descubrimiento es también aplicable a muchas otras masas principales de tierra con múltiples afinidades biogeográficas transoceánicas. En cambio, puede ser que las cuencas oceánicas representen regiones biogeográficas naturales, en las cuales cada cuenca diagnostica un sector es-

pacio / temporal de la tierra más estrechamente asociado con la evolución de distribuciones particulares. Las principales masas de tierra son compuestos biológicos y geológicos localizados en los límites de las regiones biogeográficas. Esta perspectiva fue recientemente formalizada como un sistema global de clasificación biogeográfica (Fig. 14) (CRAW, 1988; CRAW & PAGE, 1988). El esquema resuelve y resume las afinidades biogeográficas conflictivas presentes en

el sistema introducido hace más de un siglo por Alfred Russel Wallace (Fig. 15), y las interpretaciones biogeográficas wallaceanas modificadas de la deriva continental wegeneriana (Fig. 16). Puede ser que el sistema panbiogeográfico represente la primera clasificación biogeográfica generada a partir de la teoría evolutiva, ya que el sistema de Wallace fue modificado a partir de la clasificación pre-darwiniana de P. L. Sclater, basada en el conjunto de similitudes de la fauna dentro de la geografía de hoy.

### NUEVAS PERCEPCIONES GEOLÓGICAS

La biogeografía se percibe ampliamente por parte de los biogeógrafos como un producto / consecuencia de la geología (PAGE, 1990a; GREHAN, 1990c). Virtualmente todas las grandes

obras en biogeografía, con excepción de la panbiogeografía, comienzan con una historia geológica como el tema unificador que construye la secuencia histórica de eventos o filogenia que informa e 'instruye' al biogeógrafo. Al biogeógrafo se le deja entonces con el dilema de hacer frente a futuras revisiones geológicas, y CROIZAT (1964: 718) fue especialmente franco sobre este problema:

*Requisar la geología en busca de teorías más o menos exitosas de 'continentes flotantes', 'puentes de tierra', etc., en servicio de la 'fitogeografía' y la 'zoogeografía' (congenialmente incapaz de ensamblar de manera apropiada los requerimientos básicos de la tectónica, estratigrafía, etc., y de la vida sobre el espacio a través del tiempo mediante la forma) no adelanta ni a la biología ni a la geología. Significa de hecho destruir las bases de una colaboración fructífera*

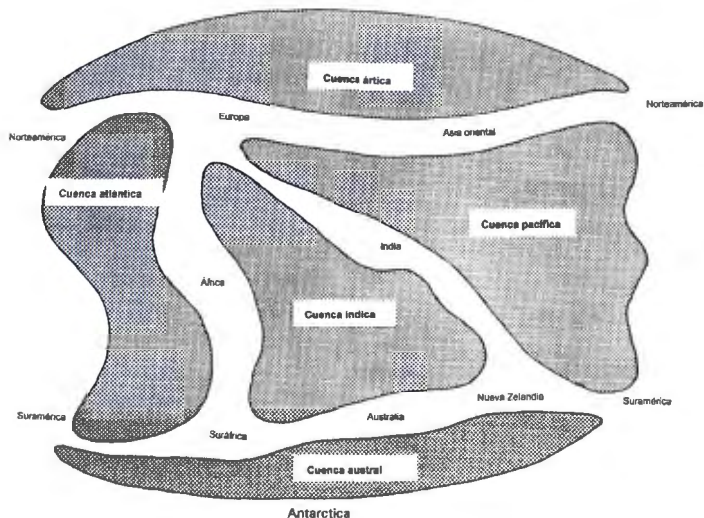


FIG. 14. Clasificación panbiogeográfica del globo con las cuencas oceánicas representando regiones biogeográficas naturales y las principales áreas de tierra localizadas en los límites de las regiones (redibujado de CRAW & PAGE, 1988) .



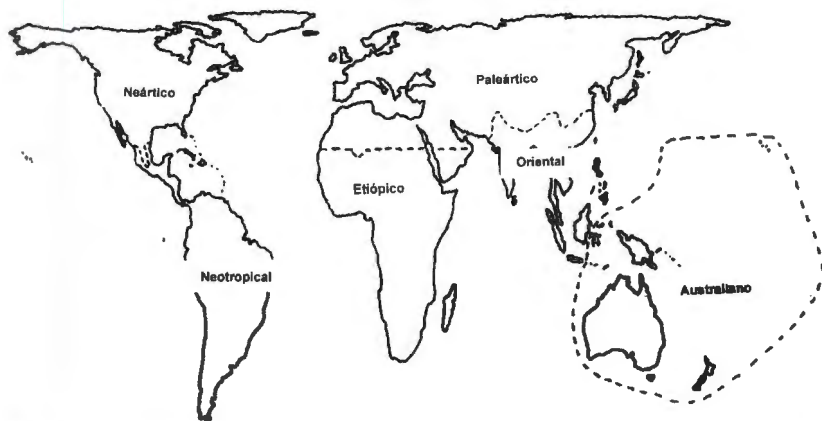


FIG. 15. La clasificación del mundo de Wallace enfatizando las principales áreas geográficas de hoy en día como regiones biogeográficas. Esta clasificación o versiones modificadas de la misma forman la base para los marcos biogeográficos y conservacionistas tradicionales.

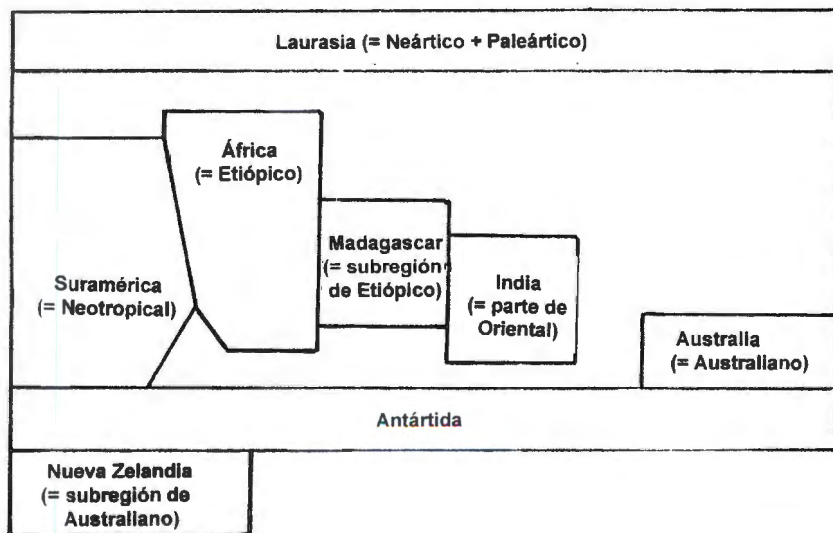


FIG. 16. Representación diagramática de Gondwana mostrando la estrecha relación conceptual con las regiones de Wallace (según CRAW, 1982).

*ra entre las dos* (CROIZAT, 1964: 718).

CRAW (1989) ilustró el problema geológico con respecto a los enfoques de la cladística vicariante, que 'comprueban' hipótesis biogeográficas mediante un escenario geológico, o un cladograma de área geológica basado en este escenario. Craw sugirió que este método estaba limitado a proveer un enfoque más consistente y riguroso hacia áreas de endemismo que se saben relacionadas de alguna manera entre ellas, más que generar nuevas percepciones en las relaciones biológicas / geológicas. CRAW (1989) arguyó que el enfoque lógico sería construir cladogramas de áreas geológicas derivados de caracteres geológicos / geográficos con el fin de agrupar áreas de endemismo en base a caracteres derivados compartidos. Caracteres tales como la gravedad y las anomalías magnéticas, fragmentos tectonoestratigráficos del terreno, y características del paisaje y del suelo fueron analizados por CRAW (1989) para construir un cladograma de áreas de endemismo en Nueva Zelanda.

CRAW (1988) identificó la tectónica como un elemento importante en el engranaje croizatiano de la biología y la geología. Las distribuciones biológicas son analizadas para determinar las líneas de base espacio / temporales que pueden entonces ser identificadas con uno o más caracteres tectónicos asociados. Si las cuencas oceánicas son vistas como formaciones geológicas, las líneas de base oceánicas pueden, por ejemplo, orientar los trazos a las crestas de expansión tectónica. El método de la línea de base identifica una relación geométrica entre los trazos y la tectónica tal que, los trazos puede que paralelen zonas de fractura y diferentes trazos puede que sean

concéntricos en el polo de la rotación de la placa (CRAW & PAGE, 1988; PAGE, 1990a) (Fig. 17). Esta relación conceptual permite a la biogeografía reconstruir independientemente la historia geológica y anticipar descubrimientos geológicos. En vez del enfoque tradicional sobre las implicaciones biogeográficas de las hipótesis geológicas, pueden ahora considerarse las implicaciones geológicas de las hipótesis biogeográficas (CRAW, 1984). CRAW & WESTON (1984) identificaron varias predicciones geológicas novedosas hechas por CROIZAT (1958) que han recibido desde entonces corroboración independiente en la investigación geológica. El ejemplo más destacado trata del modelo novel de placa tectónica para las Américas, implicando un origen pacífico para las regiones occidentales de los continentes (Fig. 18). Este modelo está basado en la existencia de afinidades trans-atlánticas y trans-pacíficas en la biota americana. CRAW & PAGE (1988) sugieren además un solapamiento entre el centro noroeste de afinidades pacíficas identificado por CROIZAT (1958) (Fig. 19) y un área de acreción microcontinental pacífica (Fig. 20).

Una síntesis panbiogeográfica de la biología y la geología se está desarrollando actualmente para la evolución de Nueva Zelanda. CROIZAT (1958) identificó cuatro sistemas principales de trazos dentro y alrededor de Nueva Zelanda, los cuales desde entonces demuestran ser paralelos a caracteres tectónicos tales como fallas y zonas de subducción (Fig. 21) (HEADS, 1990a). CRAW (1989; 1990) propuso un modelo de 'arcos paralelos' para resolver las diferentes líneas de base de los trazos de

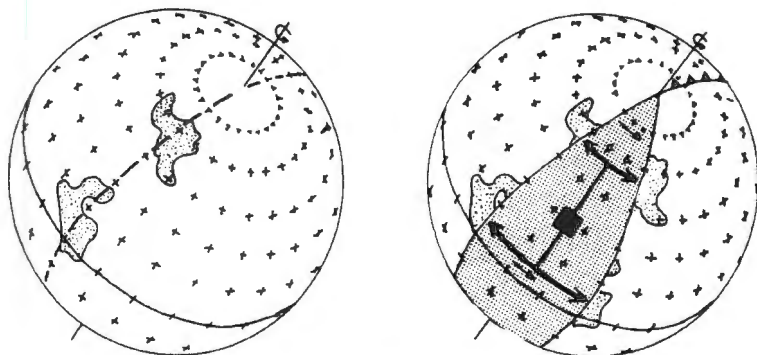


FIG. 17. Relación evolutiva entre la geometría de trazos y la geometría de la tectónica de placas. Izquierda, dos grupos distribuidos a través de una futura zona tectónica de expansión y según la zona se desarrolla (derecha) los grupos se convierten en disyuntos, pero comparten la misma línea de base porque sus distribuciones se encuentran relacionadas con el mismo evento (comparar con Fig. 5b) (según PAGE, 1990a).

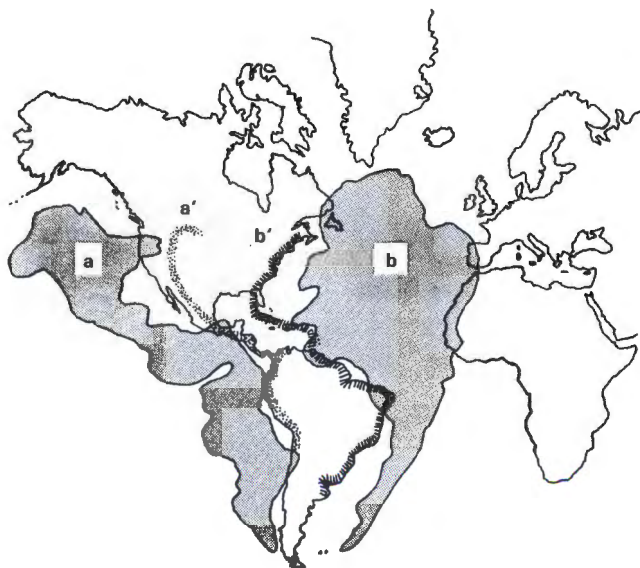


FIG. 18. El modelo de tectónica de placas de CROIZAT (1961) para la formación de las Américas mediante la fusión de diferentes sistemas geológicos y biológicos fuera de lo que son ahora las cuencas a) Pacífica y b) Atlántica. Este origen a veces se refleja en organismos con centros de masa a') occidentales y b') orientales con líneas de base trans-pacíficas o atlánticas, respectivamente (redibujado de CROIZAT, 1961).

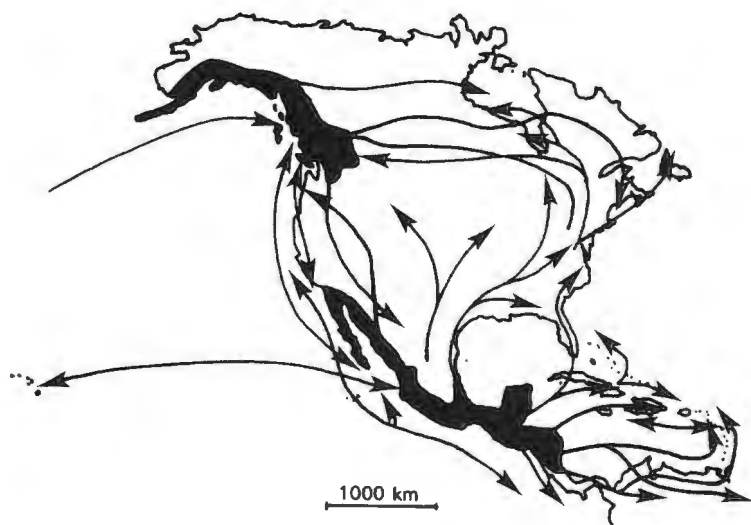
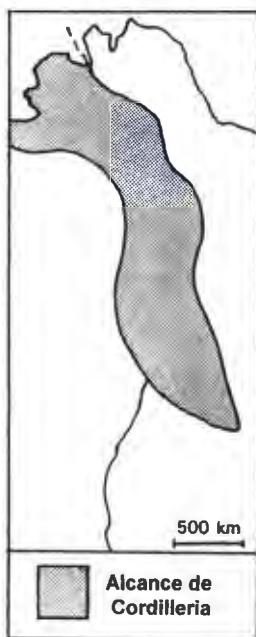


FIG. 19. Dos áreas principales de las Américas con fuertes relaciones trans-pacíficas. Las líneas flechadas indican trazos principales orientando las relaciones distribucionales desde estos centros (según CROIZAT, 1958 I: 433, Fig. 56).

FIG. 20. Área de acreción de "terrano" ('microcontinente' Cordillera) en Norte América que muestra una estrecha correspondencia con el área septentrional de las relaciones trans-pacíficas identificada por Croizat (según CHAMBERLAIN & LAMBERT, 1985).



la biogeografía de las Islas Chatham (descritos en la sección "Métodos panbiogeográficos"). Nueva Zelandia se encuentra dividida en dos provincias tectónicas principales, un territorio occidental o 'bloque cratonizado', y un territorio oriental representando un cinturón mesozoico antiguamente móvil. En los límites entre estas provincias se encuentra una zona de 'schist / greywacke' metamórfico que se extiende hacia el este para incluir a las Islas Chatham (Fig. 22). El trazo meridional Chatham / Isla del Sur tiene su línea de base en la provincia occidental y en la Falla de Campbell, mientras que el trazo nororiental a la Isla del Norte se extiende a lo largo del borde del 'schist / greywacke' y tiene su línea de base en la provincia oriental y en la Fosa de Hikurangi (Fig. 23). Estos trazos pueden, por lo tanto, ser referidos como los trazos Arco Occidental Interior y Arco Oriental Exterior en referencia a sus posiciones relativas al área de tierra continental occidental de lo que iba a ser Nueva Zelandia. Los trazos fueron originalmente posicionados en paralelo el uno del otro, pero desde entonces se han retorcido de tal manera que en la geografía actual los trazos tienen una orientación septentrional y meridional (Fig. 24). Este análisis de trazos y el modelo de arcos paralelos demuestran que incluso al nivel más local, áreas que parecen tener su propia integridad como áreas de endemismo pueden, de hecho, ser conglomerados biogeográficos y geológicos compuestos (CRAW, 1989). NELSON & LADIGES (1990) sugieren que el modelo es lo suficientemente complejo como para responder por muchos, y quizás todos, los taxones que se encuen-

tran en Nueva Zelandia.

La evolución de los arcos paralelos ha supuesto un desplazamiento extensivo, y la re-formación de ambos componentes, geológico y biológico, resultando en la formación de una serie de arcos concéntricos o que interconectan diferentes partes de Nueva Zelandia y destacan localidades particulares como nodos biogeográficos (Fig. 25a). Este modelo fue propuesto por HEADS (1990a) para sintetizar las numerosas distribuciones 'anómalas' (Fig. 25b) que tradicionalmente se han 'explicado', caso por caso, invocando sucesos como migraciones, errores en la clasificación, actividades humanas, extinciones, muestreos insuficientes, y la ecología local. HEADS (1990a: 551) resalta que a estas distribuciones, que involucran presencias repetitivas de grupos con diferentes 'medios de dispersión', se les admite franca y frecuentemente como anomalías inexplicables o acertijos curiosos. El modelo de los arcos concéntricos sugiere que las disyunciones no son para nada anómalas, sino que tienen su origen dentro de uno o más sistemas biogeográficos que se arquean entre tierra y mar en la geografía de hoy (ver también discusión por GRAY (1990) para Nueva Guinea). La relación histórica entre geología y biología en Nueva Zelandia deja su traza o impronta a través de la correlación de trazos principales con zonas de actividad tectónica, tales como los márgenes de las placas y de los terrenos geológicos, zonas de fractura y cinturones de intrusión granítica (HEADS, 1990a). Esta conexión tectónica tiene implicaciones importantes para la edad de los taxones extintos cuya evolución se encuentra inextricablemente en-



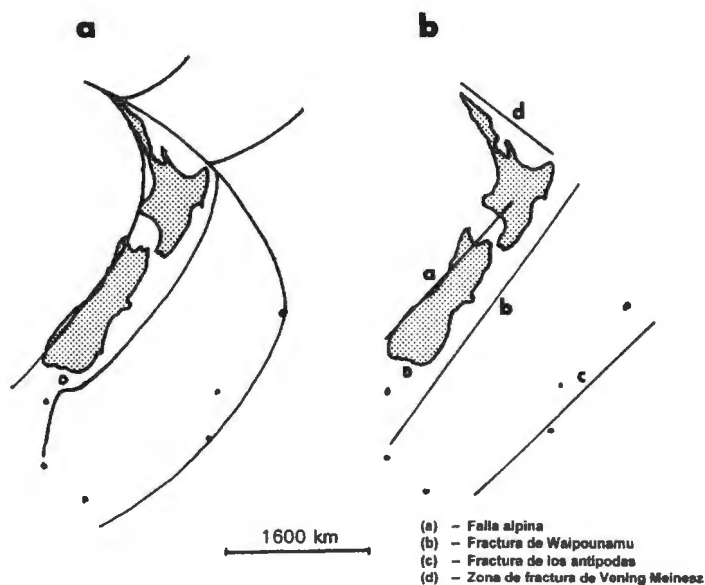


FIG. 21. Paralelo entre el análisis de trazo de CROIZAT (1958) de a) distribuciones de plantas y animales, y b) principales caracteres tectónicos (según HEADS, 1990).

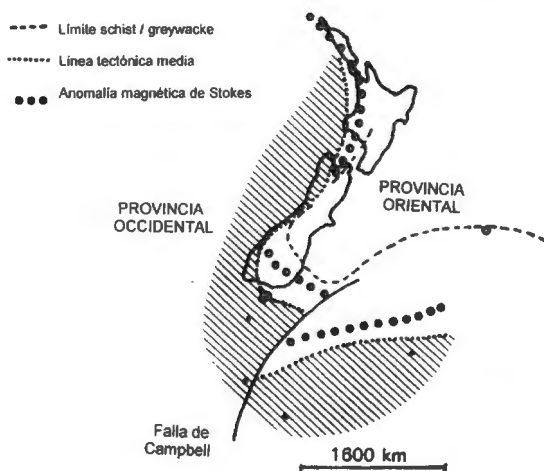


FIG. 22. Estructura tectónica de Nueva Zelandia (según CRAW, 1989).

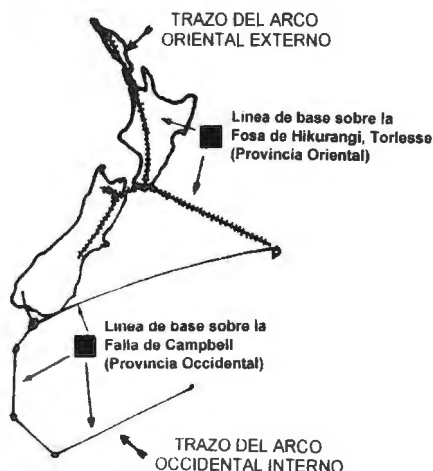


FIG. 23. Trazos estándar de la Isla Chatham del norte y del sur (Fig. 6) interpretados como arcos exterior oriental e interior occidental con las diferencias correspondientes en las líneas de base tectónicas (según CRAW, 1989).

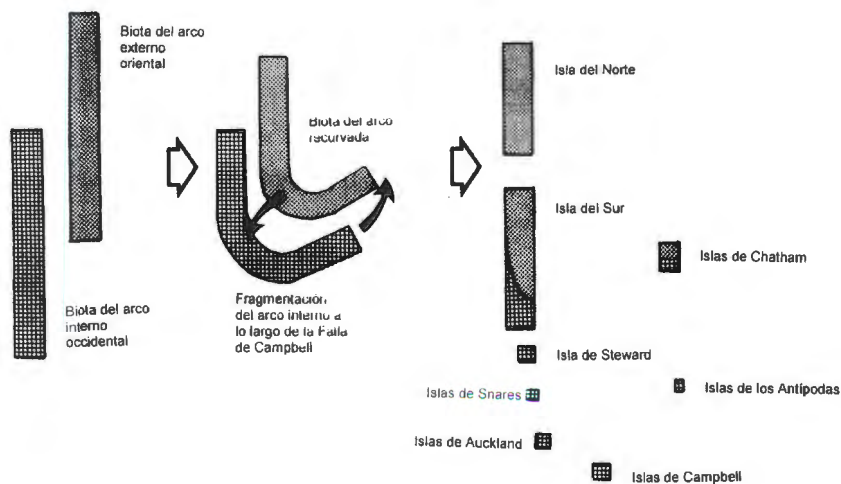


FIG. 24. El modelo de arcos paralelos de la evolución de Nueva Zelanda: a) desplazamiento geográfico inicial de dos biotas adyacentes y los caracteres geológicos asociados; b) dobladura tectónica y fragmentación de biotas de arcos paralelos; c) biotas de arcos paralelos orientales y occidentales representadas como componentes septentrionales y meridionales en la geografía de hoy en día (según CRAW, 1989).

lazada a trazos externos que conectan Nueva Zelanda con otras partes del mundo (HEADS, 1990b).

## ECOLOGÍA BIOGEOGRÁFICA

Los sistemas biológicos se definen a menudo por su absoluta diferencia o con-

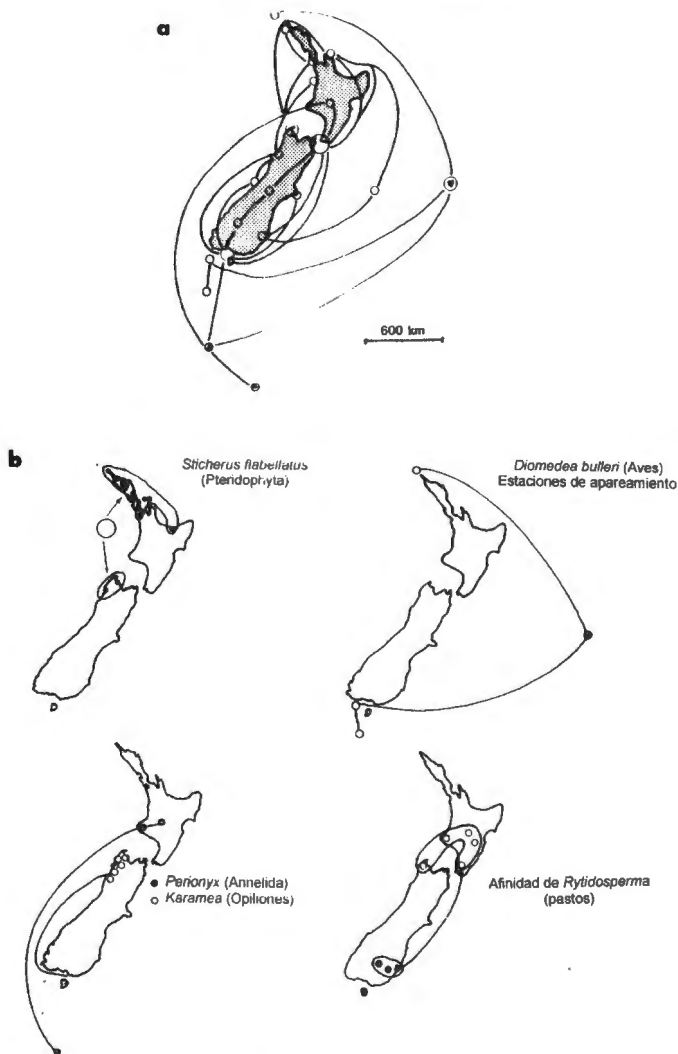


FIG. 25. a) Desplazamiento geográfico de los principales trazos y nodos como una serie de arcos concéntricos (anidados), b) Ejemplos de distribuciones componentes, consideradas tradicionalmente por poseer disyunciones 'anómalas' o problemáticas, pero que contribuyen elementos al sistema de arcos anidados (según HEADS, 1990).

traste con lo inanimado (p. ej., rocas), pero la síntesis panbiogeográfica abre diferentes posibilidades. Si la tierra y la vida evolucionan juntas, como sugiere la concordancia de los trazos y los sistemas tectónicos, la vida podría considerarse representativa de la capa geológica más externa (CROIZAT, 1964). HEADS (1990a; 1990b) sugiere que la evolución de gran parte de la presente estructura ecológica de Nueva Zelandia ha evolucionado a partir de viejas comunidades costeras mesozoicas encalladas tierra adentro en llanuras, colinas y montañas por procesos geológicos normales, tales como levantamientos y cambios eustáticos del nivel del mar. Similarmente, las comunidades marinas de Nueva Zelandia se 'modernizaron' en asociación con las zonas mesozoicas intermareales y desde entonces arrastradas al fondo oceánico por subducción de las líneas costeras. Estos eventos evolutivos son contemporáneos con la orogenia de Rangatata que comenzó en los tiempos jurásicos (HEADS, 1990a; 1990b).

La evolución biológica, bien de organismos o de comunidades ecológicas, se encuentra sujeta a, y contribuye con, los procesos geológicos de levantamiento, subducción, erosión, redeposición, sedimentación y metamorfosis (HEADS, 1990a; 1990b) (Fig. 26). Este modelo no requiere la distinción de una 'vicarianza' basada en la tierra y una 'dispersión' basada en el organismo (migración). CROIZAT (1964) sugirió que la habilidad de sobrevivir ('medios de supervivencia') en un contexto espacio / tiempo puede convertirse en 'medios de dispersión' en otro, contingente sobre la

interrelación de la tierra y la vida. Por lo tanto la habilidad de migrar no es una cualidad intrínseca de los organismos, sino una característica que surge a partir de relaciones particulares de organismo y medio ambiente.

El análisis biogeográfico provee el contexto del espacio / tiempo para la evolución de los organismos, los ambientes y los sistemas geofisiológicos correlacionados (CRAW & PAGE, 1988). Estas valiosas implicaciones teóricas emergen a partir de la síntesis de perspectivas biogeográficas, ecológicas y epigenéticas (GRAY, 1987; 1988b; 1990). Gray argumenta que no hay un 'plan de diseño' especial o genético predeterminando o preformando las características de los organismos, sino un proceso de herencia de materias primas a través de los cuales los organismos y sus ambientes se *co-construyen* en un espacio / tiempo particular (Fig. 27). Este modelo sugiere una relación muy estrecha y contingente entre ecología e historia, los cuales son tratados ampliamente como entidades separadas en la biogeografía tradicional (GREHAN, 1990e). La panbiogeografía destaca la importancia de factores históricos en la ecología de hoy (p. ej., BEAUCHAMP, 1990; CLIMO, 1990), pero siempre han existido factores ecológicos presentes en la evolución histórica de los organismos y los ambientes. GRAY (1990) sugiere que la interrelación puede comprenderse en términos de ecología histórica, y la historia opera ecológicamente -los procesos 'a corto plazo' y 'a largo plazo' son mutuamente contingentes. Los problemas ecológicos tienen 'largas raíces' (CROIZAT, 1967).

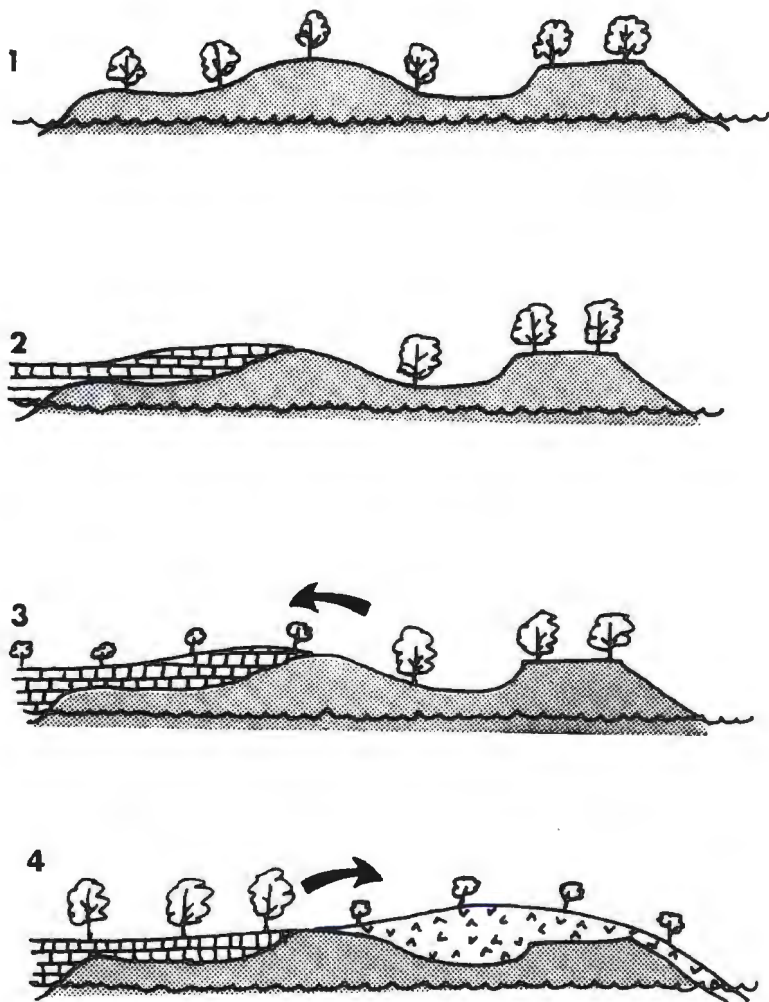


FIG. 26. Modelo conceptual de la vida como la capa geológica más externa de la tierra en la cual la vida antigua puede 'flotar' sobre una estratigrafía joven: 1) penillanura mesozoica con una biota representada por árboles; 2) transgresiones marinas del Terciario medio y levantamientos que resultan en estratos calizos que son colonizados subsequentemente; 3) a medida que los 'medios de supervivencia' se convierten en 'medios de dispersión'; 4) restos de superficie mesozoica cubierta en el Terciario superior por depósitos volcánicos y ahora colonizados por poblaciones de calizas (redibujado de HEADS, 1990).





FIG. 27. Modelos conceptuales de organismo y medio ambiente: a) punto de vista dicotómico del desarrollo, implicando una relación simple entre los diferentes aportes de desarrollo de la genética y el medio ambiente, y dos tipos de comportamientos (innato y adquirido); b) representación cíclica del desarrollo en la cual factores 'internos' y 'externos' interactúan continuamente y se modifican entre sí. La 'información' del desarrollo es un circuito en vez de localizarse en los sistemas internos o en los externos (según GRAY, 1990) .

## BIOGEOGRAFIA DE LA CONSERVACIÓN

Los enfoques panbiogeográficos podrían tener mayor impacto en cuestiones de biodiversidad y en el papel de las ciencias de la conservación. Algunas implicaciones se han investigado para la situación de Nueva Zelanda (GREHAN, 1990d; PATRICK, 1990). El marco de la conservación global de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) se basa explícitamente en el sistema de Wallace. En este marco, el nuevo gobierno de Nueva Zelanda desarrolló una estrategia científica conservacionista que presenta a Nueva Zelanda como una entidad aislada política, cultural y evolutivamente -un 'Arca del Moa'. El sentido de aislamiento se enfatiza aún más por la división de Nueva Zelanda en 87 regiones y distritos diferentes, los cuales son a menudo subdivididos en una o más unidades menores. Estas áreas se presentan como 'áreas naturales' dentro del 'Programa de Áreas Naturales Protegidas (ANP)'. La clasi-

ficación está, sin embargo, basada en un método que omite la importancia de los caracteres filogenéticos, ignora los requerimientos de monofilia, sinapomorfías, y contenido de información, y requiere un concepto de representatividad basado en el aislamiento político y cultural (GREHAN, 1990d) (Tabla 2).

Los análisis panbiogeográficos sugieren que Nueva Zelanda es una unidad geopolítica sin existencia independiente y absoluta en el mundo real y natural (CRAW, 1990a; HEADS, 1990a; 1990b). Nueva Zelanda se disuelve biogeográficamente en una galaxia de nodos que no tiene correspondencia con la clasificación de Áreas Naturales Protegidas. La base artificial de la estrategia del ANP, y los muestreos que de ella derivaron, carecen de coherencia filogenética y biogeográfica, y puede que implique una distribución inapropiada de los limitados fondos públicos. Una alternativa científicamente apropiada sería desarrollar el modelo de arcos paralelos en la forma de atlas biogeográficos, registran-

do la estructura filogenética y biogeográfica natural de la historia natural de Nueva Zelandia. Este enfoque querría también decir que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza debería reescribir su sistema de clasificación global de los recursos naturales (GREHAN, 1990d).

### CONCLUSIONES

El progreso reciente de la panbiogeografía puede ser medido en el desarrollo de aproximaciones cuantitativas y estadísticas al análisis de trazos, el desarrollo de un concepto de línea de

base relacionando con la biogeografía y con la geología, nuevos conceptos de región biogeográfica, un sistema novel de clasificación para la biota del mundo, y una mejor síntesis biogeográfica de la geología y la ecología (Tabla 3). En ocasiones se da crédito, sin embargo, a que el progreso en la biogeografía es producto de avances recientes en la tectónica de placas y en la sistemática. Estas perspectivas no reconocen el estatus independiente de la biogeografía como ciencia. Los progresos recientes de la panbiogeografía demuestran que el significado de la tectónica y de la sistemática

Carácter	Programa ANP	Panbiogeografía
Filosofía	Esencialismo	Postmodernismo
Sistemática	Fenética	Filogenética
Biogeografía global	Regiones de Wallace	Cuencas tectónicas
Integración conceptual con la geología / el paisaje	Ninguna	Trazo, línea de base y nodo. Síntesis geológica y biológica relacionando los procesos geológicos y biológicos
Integración metodológica con la geología / el paisaje	Comparación descriptiva de las formas superficiales de la tierra y de la geología con la vegetación	Cladística geológica
Marco analítico	Regiones y distritos ecológicos	Análisis de trazo y nodo. Atlas de trazos panbiogeográficos
Técnicas cuantitativas para el análisis de sitios locales	Agrupamiento numérico fenético, ordenamiento y análisis de gradientes	Ecología numérica. Cladística
Ciencia de la conservación	política	Síntesis tierra / vida
Unidad natural	Clase	Individuo filogenético

Fuente: GREHAN, 1990d

TABLA 2. Características comparativas del Programa Neozelandés de Áreas Naturales Protegidas (ANP) (Departamento de Conservación) y la síntesis panbiogeográfica. Aquí 'postmodernismo' incluye lo postestructural y la deconstrucción.

ca se encuentra condicionado por lo que es entendido en el primer lugar de la biogeografía como un estudio del espacio y del tiempo. El espacio / tiempo puede ser uno de los aspectos más accesibles de la biología evolutiva, y las dificultades tradicionales se asientan más en el enfoque que en el tema.

CROIZAT (1964) resumió ésto en el lema: 'espacio, tiempo, y forma' como la síntesis biológica. Esta síntesis representa un programa de investigación, una re-lectura de la distribución geográfica

(CRAW & HEADS, 1988). La biogeografía puede que no esté todavía en el punto donde ha de encontrar una 'solución' absoluta a la paradoja de Hooker, pero su perspectiva (panbio)geográfica ofrece un nuevo enfoque al análisis e interpretación del espacio / tiempo. Las últimas dos décadas de la panbiogeografía ilustran su aplicación y sus alcances potenciales, pero quedan muchas preguntas desafiantes, tanto en el método como en la síntesis. La panbiogeografía no es una receta.

Panbiogeografía	Geo / paleogeografía	Teoría de gráficos
1 Trazo Gráfico lineal dibujado sobre un mapa para conectar las localidades o áreas de distribución.	Antiguo sector de tierra o mar	Árbol de mínimas distancias, red o árbol de Steiner
2 Nodo Área o localidad donde intersectan dos o más trazos estándar	Compuesto geológico a través de colisión, cortadura y/o sutura	Vértice del gráfico con alto valor de conectividad
3 Línea de base Homología espacio / temporal que usa un carácter diagnóstico para unificar trazos, irrespectivamente de su grado de solapamiento geográfico	Principales caracteres tectónicos del mar y de las cuencas oceánicas	Punto de Steiner
4 Centro de masa Concentración de la diversidad para un taxón en el espacio biogeográfico	Zona de metamorfismos, granitización o sedimentación	----

TABLA 3. Equivalencia de conceptos en panbiogeografía, geo / paleogeografía y teoría de gráficos.

## BIBLIOGRAFÍA

- BEAUCHAMP, A. J. 1990. Panbiogeography and rails of the genus *Gallirallus*. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 763-772.
- CHAMBERLAIN, V. E. & R. ST. J. LAMBERT. 1985. Cordilleria: a newly defined Canadian microcontinent. *Nature*, 288: 328-333.
- CHIBA, H. 1988. A lepidopterist's view of panbiogeography. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81: 553-568.
- CLIMO, R. 1988. Punctid snails: a path to panbiogeography. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81: 533-551.
- CLIMO, R. 1990. The panbiogeography of New Zealand as illuminated by the genus *Fectola* Iredale, 1915 and subfamily Rotadiscinae Pilsbry, 1927 (Mollusca: Pulmonata: Puctoidea: Charopidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 587-649.
- CRAW, R. C. 1978. Two biogeographical frameworks: implications for the biogeography of New Zealand. A review. *Tuatara*, 23: 81-114.
- CRAW, R. C. 1979. Generalized tracks and dispersal in biogeography: a response to R. M. McDowall. *Systematic Zoology*, 28: 99-107.
- CRAW, R. C. 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: a radical view. *Systematic Zoology*, 32: 304-316.
- CRAW, R. C. 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different?. *Systematic Zoology*, 32: 431-437.
- CRAW, R. C. 1984. Biogeography and biogeographical principles. *New Zealand Entomologist*, 8: 49-52.
- CRAW, R. C. 1985. Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined. *Zeitschrift Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 23: 1-10.
- CRAW, R. C. 1988. Panbiogeography: method and synthesis on biogeography. In: MYERS, A. A. & P. S. GILLER (eds.): *Biogeographic analysis: methods, patterns, processes*. London: Chapman and Hall, pp. 405-435.
- CRAW, R. C. 1989. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37: 291-310.
- CRAW, R. C. 1990a. New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 527-547.
- CRAW, R. C. 1990b. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 485-494.
- CRAW, R. C. 1991. Visible difference: nationalist repertoires and the semiotics of place in New Zealand science. *Antic* (en prensa en 1991).
- CRAW, R. C. & G. W. GIBBS. 1984. Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica. *Tuatara*, 27: 1-75.
- CRAW, R. C. & M. J. HEADS. 1988. Reading Croizat: on the edge of biology. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81: 499-532.
- CRAW, R. C. & R. PAGE. 1988. Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. In: HO, M. W. & S. FOX (eds.): *Process and metaphor in the evolutionary paradigm*. Chichester: John Wiley and Sons Ltd., pp. 163-189.
- CRAW, R. C. & P. WESTON. 1984. Panbiogeography: a progressive research programme?. *Systematic Zoology*, 33: 1-13.
- CROIZAT, L. 1952. *Manual of phytogeography, or an account of plant-dispersal throughout the world*. The Hague: W. Junk, viii + 587 p.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Caracas: Published by the author [Deventer: N. V. Drukkerij Salland], vol. 1: [iv] + xxxii + 1018 p. + [ii]; vol. 2a: [iv] + 771 p. + [i]; vol. 2b: [iv] + pp. 772-1731.
- CROIZAT, L. 1961. *Principia botanica*. Caracas: Published by the author [Deventer: N. V. Drukkerij Salland], vol. 1a: [iv] +

- xiv + 1149 p. [i]; vol 1b: [iv] + pp. 1150-1821.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Caracas: Published by the author [Deventer: N. V. Drukkerij Salland], [vi] + xx + 881 p. + [i].
- CROIZAT, L. 1967. An ecological problem with long roots: the growth form of *Eucalyptus*. *Tropical Ecology*, 8: 30-66.
- CROIZAT, L. 1984. Mayr vs. Croizat: Croizat vs. Mayr - an enquiry. *Tuatara*, 27: 49-66.
- CROIZAT, L. 1988. Out of nothing, nothing comes: interview with J. Baskin. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81: 589-611.
- DERRIDA, J. 1982. *Margins of philosophy*. Chicago: University of Chicago Press, 330 p.
- GRAY, R. D. 1987. Beyond labels and binary oppositions: what can be learnt from the nature/nurture dispute?. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 80: 192-196.
- GRAY, R. D. 1988a. Metaphors and methods: behavioural ecology, panbiogeography and the evolving synthesis. In: HO, M. W. & S. FOX (eds): *Process and metaphor in the evolutionary paradigm*. Chichester: John Wiley and Sons Ltd., pp. 209-242.
- GRAY, R. D. 1990. Oppositions in panbiogeography: can the conflicts between selection, constraint, ecology, and history be resolved?. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 787-806.
- GREHAN, J. R. 1984. Evolution by law: Croizat's "orthogeny" and Darwin's "laws of growth". *Tuatara*, 27: 14-19.
- GREHAN, J. R. 1988. Panbiogeography: evolution in space and time. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81: 469-485.
- GREHAN, J. R. 1990a. New Zealand panbiogeography: past, present, and future. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 513-525.
- GREHAN, J. R. 1990b. Panbiogeography: beyond dispersal versus vicariance?. *Journal of Biogeography*, 17: 99-101.
- GREHAN, J. R. 1990c. New biogeography and old geological problems: a reply to COX. *Journal of Biogeography*, 17: 695.
- GREHAN, J. R. 1990d. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 731-748.
- GREHAN, J. R. 1990e. Evolution by ecology and history: panbiogeography and fundamental biogeography: a reply to Parenti. *Journal of Biogeography*, 17: 690-691.
- GREHAN, J. R. & R. AINSWORTH. 1985. Orthogenesis and evolution. *Systematic Zoology*, 34: 174-192.
- GREHAN, J. R. & I. M. HENDERSON. 1991. Panbiogeography. In: ARCHER, M.; J. LONG, & G. CLAYTON (eds.): *Vertebrate zoogeography and evolution in Australasia*. Perth: Hesperian Press (en prensa, en 1991).
- HEADS, M. J. 1984. Principia botanica: Croizat's contribution to botany. *Tuatara*, 27: 26-48.
- HEADS, M. J. 1985a. On the nature of ancestors. *Systematic Zoology*, 34: 205-215.
- HEADS, M. J. 1985b. Biogeographic analysis of *Nothofagus* (Fagaceae). *Taxon*, 34: 474-492.
- HEADS, M. J. 1990a. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel area model. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 549-85.
- HEADS, M. J. 1990b. Mesozoic tectonics and the deconstruction of biogeography: a new model of Australasian biology. *Journal of Biogeography*, 17: 223-225.
- HENDERSON, I. M. 1990. Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 495-510.
- HENDERSON, I. M. 1991. Biogeography without area?. *Australian Systematic Botany*, 4: 59-71.
- HOLST, B. K. & C. A. TODZIA. 1990. Leon Croizat's plant collections from the Franco-Venezuelan expedition to the headwaters of the Rio Orinoco. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 77: 485-516.
- NELSON, G. 1975. Reviews: biogeography,



- the vicariance paradigm and continental drift. *Systematic Zoology*, 24: 490-504.
- NELSON, G. & P. LADIGES. 1990. Biodiversity and biogeography. *Journal of Biogeography*, 17: 559-560.
- PAGE, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology*, 36: 1-17.
- PAGE, R. D. M. 1990a. New Zealand and the new biogeography. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 471-483.
- PAGE, R. D. M. 1990b. Tracks and trees in the antipodes. *Systematic Zoology*, 39: 288-299.
- PATRICK, B. H. 1990. Panbiogeography and the amateur naturalist with reference to conservation implications. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 749-755.
- SMITH, C. H. 1990. Historical biogeography: geography as evolution, evolution as geography. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 773-785.
- SPIVAK, G. 1976. Translator's preface. In: DERRIDA, J.: *Of grammatology*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, pp. ix-xxxvii.
- WESTON, P. 1990. Problems with the statistical testing of panbiogeographic hypotheses. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 511.

## ADDENDUM

El interés en la panbiogeografía continúa expandiéndose más allá de las fronteras de Nueva Zelandia desde que se publicó esta revisión por primera vez en 1991. Muchos biogeógrafos han incluido perspectivas panbiogeográficas o han aplicado el método de los trazos a sus asuntos biogeográficos particulares. Las aplicaciones de los especialistas se complementan con la creciente atención hacia los aspectos teóricos y metodológicos por parte de Juan Morrone originalmente en Argentina y Jorge Llorente en México, mientras que ciertas consideraciones históricas están siendo examinadas por Carmine Colacino y Mario Zunino en Italia.

Las contribuciones subsecuentes hacia la panbiogeografía en Nueva Zelandia se concentraron en la preparación y final publicación en 1999 de la obra *Panbiogeography: tracking the history of life* (New York: Oxford University Press, [viii] + 229 p. + [iii]), por R. C. CRAW, J. R. GREHAN Y M. J. HEADS. Este es el primer libro que se dedica enteramente a la panbiogeografía desde la publicación de las obras originales de Croizat, y demuestra la influencia persistente y activa de la panbiogeografía en la ciencia de la biogeografía. La panbiogeografía ilustra cómo el estudio de la distribución geográfica de plantas y animales contribuye directamente al entendimiento de la historia evolutiva, en capítulos sobre geología, ecología, sistemática, biodiversidad, conservación, elaboración de mapas biogeográficos y clasificación.

Tanto el proyecto panbiogeográfico de Croizat, desarrollado fuera de los confines de la autoridad institucional tradicional, como su reto a la erudición con-

vencional fueron ignorados por evolucionistas y biogeógrafos prominentes, incluyendo Daniel AXELROD, Stephen Jay GOULD, Willi HENNIG, Søren LOVTRUP, Ernst MAYR, Eduardo RAPOPORT, Peter RAVEN, George Gaylord SIMPSON, y Edward O. WILSON, por nombrar unos pocos. Durante las décadas de 1950 y 1960, Croizat persistió en su programa de investigación en gran medida sin el apoyo de sus pares. En los años 70 la situación pareció cambiar con la cladística vicariante, pero para Croizat se hizo aparente que esta corriente no aplicaba sus métodos, sino que los confundía con la teoría sistemática y los modelos históricos tradicionales.

La visión aparente entre los biogeógrafos de la vicarianza, de que a la panbiogeografía se le hubiese relegado como una curiosidad histórica, fue desafiada al principio de la década de los 80, en principio a través de las iniciativas de investigación de Robin Craw en Nueva Zelandia. La generación consistente de artículos de investigación, capítulos de libros, y la publicación de revistas especiales por Craw y sus colegas (a menudo afrontando la más fiera oposición institucional) establecieron firmemente las investigaciones de Croizat en el centro de los problemas y controversias biogeográficas más importantes. En 1993, el XXVIII Congreso de la Sociedad Italiana de Biogeografía produjo un medallón en honor a Croizat, como reconocimiento de la importancia de su obra a la ciencia de la biogeografía.

La panbiogeografía confronta directamente el problema de la distribución geográfica que por tanto tiempo pasó desapercibido por la biogeografía y la biología evolutiva. Son demasiados los

estudios biogeográficos que carecen hasta de la ilustración básica de las distribuciones —sin mencionar mapas biogeográficos actuales. La panbiogeografía sobresale como una “escuela” independiente de pensamiento biogeográfico, y establece la metodología biogeográfica como una ciencia independiente. Como toda metodología científica, la panbiogeografía impone ciertas presunciones sobre el contenido empírico de la biogeografía. Las presunciones (de CRAW *et al.*, 1999) de la panbiogeografía incluyen:

1. Los patrones de distribución constituyen una base de datos empírica para el análisis.
2. Los patrones de distribución proveen información sobre donde, cuando y cómo evolucionaron las plantas y los animales.
3. El componente espacial y temporal de los patrones de distribución puede representarse gráficamente.
4. Las hipótesis comprobables pueden derivarse de la correlación de los gráficos de distribución y las estructuras geológicas / geomorfológicas.

A través de la aplicación del método panbiogeográfico, Croizat desarrolló muchas visiones nuevas no sólo sobre la historia biogeográfica, sino sobre disciplinas relacionadas, tales como la geología histórica. Croizat ofreció predicciones sobre la estructura geológica de áreas como las Américas antes de que tales hechos fueran reconocidos por los geólogos. Más recientemente, los antropólogos han comenzado a aceptar la posibilidad de una colonización remota de América por marineros, que involucra pueblos biológicamente diversos tal como fuera predicho por Croizat

en sus estudios panbiogeográficos sobre la evolución humana. La corroboración de estas predicciones demuestra que el método funciona, independientemente de las objeciones filosóficas o retóricas emergidas del debate de los cladistas de la vicarianza y de los dispersionistas. Es este el potencial de la panbiogeografía para contribuir con visiones desafiantes o fuera de lo común, que pudiera probarse como el área más emocionante y promisoría de la investigación biogeográfica.

Las contribuciones a la ciencia por parte de León Croizat fueron posibles gracias al desinteresado apoyo de su esposa Catalina, quien le sucedió como directora del “Jardín Botánico Xerófito” desde 1982 hasta su deceso en 1997. Con el estatus global de la panbiogeografía actualmente bien establecido, la biblioteca y las obras de León Croizat deberían mantenerse como un museo para el trabajo y la investigación, y para el estímulo y motivación de estudiantes de biogeografía. El legado del trabajo de Croizat bien pudiera encontrarse en la esperanza de los biogeógrafos de reconocer la importancia crítica de la geografía en el entendimiento de la historia de la vida.

#### Otros volúmenes panbiogeográficos (post-Croizat):

- CRAW, R. C. & G. W. GIBBS (eds.). 1984. Croizat's panbiogeography and Principia botanica. *Tuatara*, 27(1): 75 p. + [i].
- CRAW, R. C. & G. SERMONTI (eds.). 1988. Special issue on panbiogeography. *Rivista di Biologia - Biology Forum*, 81(4): 457-621.
- MATTHEWS, C. (ed.). 1990. Panbiogeography special issue. *New Zealand Journal of*

*Zoology*, 16(4): [ii] + i-iv + pp. 471-815 + [ix].

### Revisiones recientes:

- COLACINO, C. 1997. Leon Croizat's biogeography and macroevolution, or... "out of nothing, nothing comes". *Philippine Scientist*, 34: 73-88.
- DÍAZ, M. & R. GÓMEZ. 2000. León Croizat y su aporte a las ciencias biológicas. *Croizatía* (Coro), 1(1): 7-10.
- LORENTE, J.; J. J. MORRONE; A. BUENO; R. PÉREZ-HERNÁNDEZ; A. L. VILORIA & D. ESPINOSA. 2000. Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de León Croizat. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Bogotá) (en prensa).
- MORRONE, J. J. 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interiencia* (Caracas), 5(1): 41-47.
- MORRONE, J. J. & J. LLORENTE. 2000. El laberinto de la (pan)biogeografía. *Acta Zoológica Mexicana*, 80: 249-252.
- ZUNINO, M. 1992. Per rileggere Croizat. *Biogeographia*, 16: 11-23.
- ALGUNAS PUBLICACIONES ADICIONALES CON CONTENIDO PANBIOGEOGRÁFICO:
- CONTRERAS, R.; I. LUNA & J. J. MORRONE. 1999. Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): a panbiogeographic approach. *Biogeographica*, 75(4): 163-176.
- CORTÉS-B., R. & P. FRANCO-R. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiriquete, Colombia. *Caldasia* (Bogotá), 19: 465-478.
- DE MARMELS, J. 2000. The larva of *Allopetalia pustulosa* Selys, 1873 (Anisoptera: Aeshnidae), with notes on aeshnoid evolution and biogeography. *Odonatologica*, 29(2): 113-128.
- ESPINOSA, D. & J. LLORENTE. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. México, D. E.: Universidad Nacional Autónoma de México / CONABIO, 133 p.
- FORTINO, A. D. & J. J. MORRONE. 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73(2): 49-56.
- KATINAS, L.; J. J. MORRONE & J. V. CRISCI. 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany*, 47: 111-130.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J. L. (ed.). 1991. *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. México, D. E.: Ciencias Servicios Editoriales, [x] + 96 p. + [ii].
- LLORENTE-BOUSQUETS, J. & D. ESPINOSA. 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42: 295-312.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J.; N. PAPAVERO & A. BUENO. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 24(91): 255-278.
- LOPRETTO, E. C. & J. J. MORRONE. 1998. Anaspidacea, Bathynellacea (Syncarida), generalised tracks, and the biogeographical relationships of South America. *Zoologica Scripta*, 27(4): 311-318.
- MORRONE, J. J. 1992a. De la diversa panbiogeografía. *Physis C* (Buenos Aires), 47: 54.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución Biológica* (Bogotá), 4: 119-140.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* (Bogotá), 6: 53-66.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- MORRONE, J. J.; D. ESPINOSA-ORGANISTA & J. L. LLORENTE-BOUSQUETS. 1996.

*Manual de biogeografía histórica*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México, [viii] + 155 p. + [v].

- MORRONE, J. J. & E. C. LOPRETTO. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography*, 21: 97-109.

**Publicación reciente en honor a León Croizat:**

- DE LIMA, B. (ed.). 2000. *Croizatia*. [Revista multidisciplinaria de investigación publicada en Coro, Venezuela, por la Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda", UNEFM]. ISSN: 1317-1197. El primer número del volumen 1 apareció en junio de 2000 (92 p.).

Recibido el 1ero de julio de 1999

Aceptado el 1ero de agosto de 2000



## INSTRUCCIONES A LOS AUTORES

Debe enviarse a la dirección de la revista, tres copias completas del artículo para su consideración. Los autores serán informados a la brevedad posible sobre sugerencias y observaciones de por lo menos dos revisores, y de las decisiones de publicación. En caso de aceptación, se enviará una prueba de imprenta a los autores para su corrección, y una vez que se tenga la impresión definitiva, se otorgarán gratuitamente 50 separatas del artículo a su (s) autor (es). Separatas adicionales deberán ser costeadas por la parte interesada.

El texto del artículo debe presentarse escrito a máquina o computadora (siempre con suficiente nitidez) a doble espacio y en papel tamaño carta; los márgenes serán razonablemente anchos, y las páginas se enumerarán consecutivamente. Las medidas deben expresarse en unidades métricas, igualmente los símbolos, nombres de publicaciones, y otros que requieran abreviaturas, deben expresarse según normas o recomendaciones internacionales. Evitar separar las palabras al final de cada línea en el margen derecho.

Solamente serán subrayados las citas textuales, los nombres científicos y las palabras en idiomas distintos al utilizado en el texto. Se sugiere minimizar el uso de notas al pie de página. La posición aproximada de tablas y figuras, debe indicarse al margen del texto con lápiz.

*Título:* Debe ser conciso, breve y expreso en lo referente al contenido, se presentará encabezando la primera página, seguido de el (los) nombre (s) de el (los) autor (es), debajo de cada cual se escribirá la dirección postal correspondiente (preferiblemente de la institución donde se realizó el trabajo).

*Resumen:* Antecediendo al texto, se presentará resúmenes en español e inglés (Abstract). Artículos en portugués deberán incluir un resumen en este idioma. Todos los resúmenes deben informar suficientemente acerca del contenido del artículo, y en ningún caso podrá exceder de 300 palabras. A continuación se escribirá una lista de cinco palabras clave, tanto en español como en inglés.

*Figuras (Figs.):* Se enumerarán consecutivamente (en números arábigos) y corresponden a cualquier ilustración (dibujos, gráficos, fotografías, etc.); serán presentadas por separado del texto y en su reverso se anotará con lápiz el número respectivo. Se aceptarán solamente dibujos a tinta china sobre papel de buena calidad, impresos de alta resolución, y fotografías en blanco y negro, en papel brillante.

La nitidez es crítica al momento de garantizar buena calidad en la reproducción. Las ilustraciones a color serán costeadas por el (los) autor (es), para lo cual es necesario establecer las condiciones con el comité editorial. Se recomienda incluir una escala gráfica en las ilustraciones, así como verificar que éstas sean de dimensiones razonables (tamaño, grosor y dimensión de líneas y símbolos) que permitan eventuales reducciones sin pérdida notable de nitidez. Las leyendas de las figuras deben ser explícitas y presentarse en forma de lista numerada en una hoja por separado del cuerpo del artículo.

*Tablas:* Se presentarán por separado del texto y numeradas consecutivamente (en números arábigos); la información presentada en las mismas no debe aparecer repetida en el texto.

Las leyendas de las tablas deben escribirse a manera de lista numerada en una hoja separada del cuerpo del artículo.

**Bibliografía:** En el texto, deben citarse las referencias, utilizando el apellido del autor (o autores), seguido de una coma (,) y del año de la publicación, todos entre paréntesis; ó utilizar la variante de incluir sólo la fecha entre paréntesis, antecedida del nombre del autor citado coherentemente en el contexto; si son varios los autores, se cita el principal, seguido de la notación *et al.* [p. ej., JORDAN *et al.*, 1962 ó JORDAN *et al.* (1992)].

La **Bibliografía** se anotará al final del artículo en orden alfabético y según el modelo siguiente:

- FENÁNDEZ-YEPEZ, F. 1978. *El género Sais Hübner, 1816 (Ithomiidae: Lepidoptera) en Venezuela*. III Encuentro Venezolano de Entomología. Maracaibo del 10 al 14 de Julio de 1978, pp. II22-II22.3.
- KRAMER, D. L. 1978. Terrestrial group spawning of *Brycon petrosus* (Pisces: Characidae) in Panamá. *Copela*, 3: 536-537.
- LÓPEZ, C. L. 1986. *Composición, abundancia y distribución de las comunidades zooplanctónicas del Embalse de Manuelote (Río Socuy, Edo. Zulia)*, Maracaibo: La Universidad del Zulia, 150 p. [Tesis de grado].
- OLDROYD, H. 1970. *Collecting, preserving and studying insects*. London: Hutchinson Scientific and Technical, 336 p.
- PLANT NAME PROJECT, THE. 1999. *International Names Index*. Publicado en la Internet; <http://www.ipni.org> [consultado el 10 de octubre de 2000].
- SIMPSON, B. B. 1978. Quaternary biogeography af the high montane regions of South America, In: DUELLMAN, W. E. (Ed.): *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Lawrence: University of Kansas Museum of Natural History, pp. 157-188.

---

## Autoridades Universitarias

Domingo Bracho  
*Rector*

Teresita Alvarez de Fernández  
*Vicerrector Académico*

Leonardo Atencio  
*Vicerrector Administrativo*

Rosa Nava  
*Secretaria*

Jesús Pascal  
*Decano de la Facultad Experimental de Ciencias*

---