

INDIVIDUALISMO Y ADAPTACIÓN ESPACIAL: UN NUEVO ENFOQUE PARA EXPLICAR LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES

Jorge M. Lobo

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006, Madrid
mcnj117@mncn.csic.es

Resumen

En este trabajo se revisan los fundamentos, los problemas y la aportación del paradigma individualista al estudio de la distribución geográfica de las especies. En esencia, esta visión del mundo natural propone que: i) la respuesta principal de los organismos ante las modificaciones ambientales es la variación de su distribución, ii) las adaptaciones son el resultado de decisiones evolutivas antiguas y no de la selección hacia las condiciones ambientales en las que se encuentra actualmente la especie, y iii) que las comunidades son asociaciones transitorias de especies.

Si la distribución actual de una especie es el resultado de acoplar espacialmente sus adaptaciones eco-fisiológicas heredadas, se sugiere que la elaboración de modelos predictivos utilizando diversas variables ambientales, puede permitir estimar la distribución potencial de una especie. La comparación entre la distribución potencial y la real podría ser una herramienta útil para comprender los patrones y procesos implicados en la actual composición faunística y la diversidad de un territorio.

Palabras clave: Distribución geográfica, Adaptación espacial, Paradigma individualista, Predicción de distribuciones.

Individualism and Spatial Adaptation: a new approach to explain the geographical distribution of species

Abstract

In this paper, I review the fundamentals and problems of the individualistic paradigm, and its relevance on the study of the geographical distribution of species. Briefly, this approach propose that: i) the main response of species to environmental changes is to track their preferred conditions in the geographical space; ii) the adaptations are the result of ancestral evolutionary events, rather than the result of gradual selection to the present environmental conditions where the species live; and iii) present-day communities are provisional associations of species.

If the present-day distribution of one species is due to the spatial fit of their ecophysiological adaptations, perform predictive models using different environmental variables can allow us to estimate the potential distribution of species. I suggest that comparing potential and real distributions may be an useful methodological tool to understand the patterns and processes concerned with both faunistic composition and diversity of the areas.

Key words: Geographical distribution, Spatial adaptation, Individualistic paradigm, Predicted distributions.

Desanima tener que reconocer que la complicación y las aparentes incongruencias en la distribución actual de plantas y animales es tal que, a primera vista, parece que no hay grandes esperanzas de desentrañar lo ocurrido.
Ramón Margalef (1991)

Las comunidades son imágenes calidoscópicas que se desvanecen con facilidad ante el más leve movimiento del mundo exterior, siendo reemplazadas por otra imagen singular.
Rob Hengeveld (1994)

ADAPTACIÓN PROGRESIVA Y ADAPTACIÓN PERMANENTE

Cuando observamos un individuo de una especie cualquiera, impresiona el acuerdo existente entre sus características y las limitaciones y requerimientos del medio en el que habita. Hemos llamado adaptación a esta relación y la Teoría de la

Evolución por Selección Natural nos ha ofrecido un proceso capaz de explicar este ajuste. La Ecología Demográfica y la Genética nos han confirmado que, ante la presión ambiental, las poblaciones responden cambiando su tasa de supervivencia

y sus frecuencias génicas, de modo que se seleccionan y se favorecen los individuos mejor adaptados a la nueva situación (*selección direccional*; Avers, 1989). Se admite generalmente que este es un proceso gradual que transcurre lentamente con el paso de una generación a otra aunque, a escala geológica, puedan producirse bruscas aceleraciones asociadas a perturbaciones (Mayr, 1963; Eldredge & Gould, 1972).

Con esta visión del mundo natural, las especies son entidades plásticas y las características que actualmente observamos en ellas son el resultado de un acercamiento gradual e inevitable hacia la "perfección viable": son el mejor resultado posible que la evolución ha podido encontrar con los materiales que poseía. Este es el modelo que nos propone el *programa adaptacionista* (Gould & Lewontin, 1978), que todo lo explica acudiendo a la selección natural. Parece menos dogmático entender la evolución de los organismos como una "chapuza constante" (Margalef, 1991): una acumulación sucesiva de soluciones adaptativas que, forzosamente, han tenido que realizarse utilizando los materiales preexistentes. Puede haber un cierto grado de progreso adaptativo, pero siempre limitado por las restricciones que imponen las adaptaciones ya conseguidas.

Para que la adaptación genética produzca cada vez organismos mejor adaptados, es necesaria además una condición ineludible: que las condiciones abióticas se encuentran en una situación de equilibrio fluctuante alrededor de unas condiciones medias estables. Evidentemente, si el medio se encuentra en un permanente estado de no-equilibrio, si las condiciones ambientales cambian en una dirección impredecible, una especie es incapaz de optimizar constantemente sus adaptaciones. A lo sumo sería un organismo en permanente estado de adaptación. En un mundo en equilibrio la adaptación constituye un progreso hacia un patrón cada vez más perfeccionado. En un mundo en estado de no-equilibrio, la selección natural mantiene diferentes estados adaptativos para evitar la extinción (Van Valen, 1985) y la adaptación es un ajuste permanente entre las condiciones exteriores y las capacidades de los organismos.

COMUNIDADES Y ECOSISTEMAS

El medio ambiente de una especie está también constituido y producido por los organismos vivos con los que cohabita. De modo que este ajuste fino de las características de las especies hacia las condiciones ambientales, debe producir igualmente conjuntos de especies interdependientes, comunidades de organismos relacionados por una historia evolutiva común más o menos extensa. Estas comunidades también tenderían hacia un estado ideal de equilibrio (Roughgarden, 1979). Un proceso en el cual, los ciclos de materiales son cada vez más intrincados, los flujos de energía más lentos y las conexiones entre los organismos que cohabitan más complejas.

Las comunidades o asociaciones de especies serían el resultado de una evolución compartida, de un cierto proceso de coevolución. Así, cada especie de una comunidad concreta habría evolucionado para ocupar un "nicho" específico, unas determinadas condiciones del medio a las cuales estaría especialmente adaptada y en las que su tasa de supervivencia sería máxima (Hutchinson, 1957). La frontera de cada nicho estaría delimitada por la fuerza de la competencia y por las adversas condiciones ambientales, una medida cuantitativa aproximada de ese nicho sería la abundancia o la biomasa relativa de cada especie y la evolución consistiría en la creación progresiva de nuevas formas de vida capaces de rellenar los nichos vacíos (Mayr, 1963).

RIGIDEZ E INESTABILIDAD

Sin embargo, la Paleontología, la Climatología del Cuaternario, la Genética y la Biogeografía han aportado resultados que avalan una modificación de este esquema de pensamiento. Según diversos estudios (Turner & Paterson, 1991; Ahlberg et al., 1996; Rollo, 1994; Slack, 1994), en muchas ocasiones el genoma no se reemplaza sino que permanece oculto e inalterado y la evolución no es un proceso gradualista generado por la adición de pequeños cambios genéticos, sino que pueden producirse saltos evolutivos significativos debidos a modificaciones genéticas relativamente pequeñas que afecten a los genes reguladores. Los complejos de genes reguladores pueden ser muy antiguos y mantenerse intactos desde los tiempos de origen de un taxon, de modo que las adaptaciones que actualmente observamos en un grupo de especies podrían haberse generado en tiempos y lugares muy alejados de los actuales (Beerling & Woodward, 1996; Farrell et al., 1992; Latham & Ricklefs, 1993).

Además, el estudio de las condiciones climáticas durante los dos últimos millones de años muestra que el medio abiótico ha estado en un permanente estado de no-equilibrio y que las condiciones ambientales siguen tendencias cambiantes de distinta duración. La respuesta de las especies ante esos cambios ha sido la dispersión, sin apenas evidencias de modificaciones morfológicas importantes (Coope, 1979; Elias, 1994; Huntley & Birks, 1993; Webb et al., 1993). De este modo, las especies exhiben una respuesta individual ante los cambios ambientales con velocidades de dispersión y direcciones diferentes.

De acuerdo con esta visión, las comunidades actuales serían asociaciones provisionales de especies, resultado de la yuxtaposición de taxones con distintas historias evolutivas, no existiendo unas condiciones de equilibrio ideales entre las distintas especies que las componen. Las especies pueden interaccionar o no conformando una comunidad, pero los componentes de esas asociaciones varían con el tiempo. El registro fósil nos demuestra que esto ha sido así durante el transcurso del Pleistoceno (Coope, 1970 y 1978; Davis, 1981; Webb, 1981; Graham, 1986; Graham & Grim, 1990; Valentine & Jablonski, 1993). Otros hallazgos se empeñan en dismantlar el concepto de comunidades en equilibrio: el aislamiento de una localidad disminuye su diversidad (Burkey, 1995), la invasión por parte de especies foráneas no se acompaña generalmente de la exclusión de las especies nativas (Lodge, 1993) y el espacio del nicho puede alargarse con la adición de una nueva especie (Martínez, 1992).

¿SISTEMAS O INDIVIDUOS?

Son muchas las ocasiones en las que el conocimiento científico se ha debatido entre estos dos extremos antagónicos: un enfoque reduccionista cuya pretensión es identificar los constituyentes básicos y sus propiedades, para deducir las propiedades del conjunto, y un enfoque holístico en el cual las propiedades del conjunto son algo más que el resultado de la suma de las propiedades de sus constituyentes (Capra, 1996). La Mecánica, la Geometría Analítica, la Teoría Celular o la Biología Molecular serían buenos ejemplos del enfoque reduccionista. La Teoría de Sistemas, la Termodinámica, la Cibernética o la Ecología, del enfoque holístico.

En el campo de las ciencias naturales, los ecólogos han estudiado los patrones de variación de la diversidad y han formulado hipótesis para explicarlos utilizando, en ocasiones, métodos experimentales para verificarlas o refutarlas y técnicas estadísticas más o menos complejas que permiten

asociar una probabilidad a los sucesos o patrones estudiados. ¿Por qué varía espacialmente el número de especies? o ¿por qué están estas especies en un determinado territorio? Son incógnitas que, fundamentalmente, la Ecología ha tratado de despejar desde su visión holística. Sin embargo, otras disciplinas como la Física han adquirido un enfoque más global, han estudiado las propiedades emergentes en distintos niveles jerárquicos de complejidad, después de una fase reduccionista larga y provechosa. La Biología ha sido incapaz de hacerlo. El descubrimiento de las propiedades de las células o los genes, son sin duda pasos reduccionistas decisivos que han podido y pueden permitir entender algunas propiedades de los niveles de integración biológica siguientes; pero ha sido y será casi imposible conocer las propiedades de las especies, los constituyentes básicos de las comunidades y los ecosistemas. Ni siquiera poseemos un catálogo o una estima fiable de su número. La aproximación holística de la Ecología no ha sido consecuencia de que las propiedades de los sistemas ecológicos sean inexplicables acudiendo a las propiedades de sus componentes, sino que se ha debido a la imposibilidad de conocer las propiedades genéticas, fisiológicas o demográficas de las especies que integran las comunidades. El conocimiento de las características de las especies es un primer paso esencial para explicar los procesos ecológicos (Walter et al., 1984; Hengeveld, 1990).

De este modo, por contraposición con el modelo ecológico de comunidades, se ha propuesto un modelo individualista cuyos precedentes se encuentran en los trabajos del botánico Gleason (1917 y 1939). Pero es a partir de los años 70 cuando la aproximación "individualista" (Lomnicki, 1992; Walter & Paterson, 1994; Hengeveld, 1997) renace con fuerza, sustentada en evidencias empíricas. Evidencias que ponen en duda los fundamentos de la Ecología de Comunidades y enfatizan la necesidad de elaborar hipótesis predictivas a partir de las características de las especies. El enfoque individualista supone un revulsivo de gran transcendencia para la Biogeografía, que Hengeveld (1990, 1994 y 1997) ha defendido y propagado en lo que él llama la "adaptación espacial".

LA ADAPTACIÓN ESPACIAL Y LA BIOGEOGRAFÍA

Si las especies son relativamente rígidas y sólo una pequeña parte del genoma puede adaptarse gradualmente y si, además, el medio abiótico está en permanente estado de no-equilibrio, la manera más eficaz de reaccionar ante una modificación ambiental consiste en variar el rango y la ubicación geográfica. Ante un cambio climático, la respuesta fundamental de los seres vivos ha sido la variación espacial de su distribución, acoplando geográficamente sus requerimientos eco-fisiológicos para mantenerse en aquellos enclaves que reproducen las condiciones ambientales para las que están adaptados.

Este modo de entender el medio natural concede gran importancia a la dimensión espacial, si queremos explicar la diversidad y la composición faunística de un determinado territorio. La Biogeografía se convierte así en una disciplina de alto valor explicativo, que estudia el dinamismo de las áreas de distribución como parte del proceso evolutivo; pero que debe reforzarse mediante la utilización de intensas acumulaciones de información, la búsqueda de patrones subyacentes, la propuesta de interpretaciones para los mismos y, por último, si es posible, la elaboración de modelos deductivos con valor predictivo que permitan rechazar estadísticamente hipótesis nulas formuladas con anterioridad (Legendre, 1990; Walter & Paterson, 1994; Blondel, 1995; Hengeveld, 1997).

Dentro de la Biogeografía existen varias escuelas que difieren en sus métodos y postulados (ver Martín-Piera & Sanmartín en este volumen) pero, inicialmente, la Biogeografía se ha dividido en dos escuelas básicas que se diferencian, fundamentalmente, en el mecanismo de especiación que invocan, aunque resultan complementarias (Nelson, 1981): Una dispersalista, para la cual los grupos monofiléticos se diferencian en zonas periféricas por la divergencia de pequeñas poblaciones que se dispersan y después se aíslan (*especiación parapátrica*; Mayr, 1963); y otra vicariante, para la cual la aparición de una barrera genera la subdivisión de una especie ancestral (*especiación alopátrica*; Nelson & Platnick, 1981). De este modo, la reconstrucción de la historia filogenética de un grupo taxonómico podría ilustrarse mediante un cladograma: un árbol genealógico dicotómico en el cual se reconstruyan los eventos cladogenéticos (divergencias) que han dado lugar a la vicariancia de las especies. El planteamiento de Hennig (1950) es que esa reconstrucción filogenética debe de estar relacionada con las áreas de distribución. El cladograma en el tiempo debe coincidir con el cladograma en el espacio. Así, según la Biogeografía basada en la vicariancia, la fauna de un territorio es el resultado de la interacción entre la historia geológica especial de ese área y la evolución por aislamiento de las especies que la ocupan a partir de sus ancestros. Si descubrimos las relaciones genealógicas entre las especies de un grupo emparentado y conocemos la historia geológica de las áreas que ocupan, podemos intentar indagar la causa de la presencia de esas determinadas especies en cada área (Morrone & Crisci, 1995).

Evidentemente, este planteamiento limita la capacidad operativa de los procesos dispersivos a la hora de explicar la presencia de las especies en un área. Por ello, la Biogeografía basada en la vicariancia sólo utiliza, para plantear sus hipótesis, los taxones endémicos o presentes en pocas áreas, omitiendo la especiación simpátrica, la dispersión y la extinción. Pero, no sólo se consideran no informativos a los taxones de amplia distribución, sino que se reduce sin fundamento la capacidad dispersiva de los endémicos: se asume que las especies actualmente exclusivas de un área se han encontrado en ella desde el momento de su generación por vicariancia.

Si, generalmente, la ubicación actual de un taxon es consecuencia de las condiciones ambientales que prevalecen en ese área y no necesariamente se corresponde con la de su área de origen, las hipótesis de reconstrucción histórica de la Biogeografía basada en la vicariancia pierden fundamento. Tampoco atribuir el centro de origen de un taxon al lugar donde habitan más especies congenéricas resultaría idóneo. Como las especies emparentadas tienen mayores posibilidades de poseer adaptaciones parecidas, el lugar con más especies puede ser simplemente el lugar que alberga las condiciones ambientales más idóneas para esas especies. Sin embargo, es evidente que, cuanto más extensas y homogéneas desde el punto de vista histórico sean las áreas a analizar (por ejemplo, masas continentales) y cuanto más se ascienda en el árbol filogenético, mayor será la capacidad explicativa de la vicariancia. Los trabajos de Brundin (1965) o de Sibley & Ahlquist (1990) son un buen ejemplo de ello.

La Biogeografía no necesita obligadamente considerar la genealogía y la taxonomía de los seres vivos (Hengeveld, 1990). Es una disciplina propia que trata de estudiar la dimensión espacial de los procesos evolutivos. Asume que la evolución existe y estudia sus consecuencias espaciales. Las características de las áreas geográficas no son un atributo taxonómico íntimamente ligado a cada especie, sino el resultado de un proceso, de una adaptación entre las cambiantes condiciones del medio y las características de las especies.

Como en otras disciplinas, en Biogeografía también se ha querido elaborar modelos deductivos. Aproximaciones que tratan de predecir mediante una función de variables (área, distancia, tasa de dispersión, natalidad, mortalidad, etc.) el comportamiento geográfico de las especies. El modelo de Biogeografía insular de MacArthur y Wilson (1967) y, más recientemente, la teoría de metapoblaciones (Hanski & Gilpin, 1991), son buenos ejemplos de ello. Las condiciones de distintos territorios cercanos pueden variar y las propiedades de las especies que los invaden también, así que elaborar o no modelos predictivos generales sobre la Biogeografía basándose en características generales como el número de especies, la distancia o el área, son aproximaciones generales que pueden estar describiendo el resultado neto de muchos procesos independientes o demostrando la existencia de restricciones (Hengeveld, 1990). Imposiciones que impiden la existencia de un número elevado de especies en una isla pequeña, pero que dicen poco sobre el verdadero proceso biológico subyacente.

Las hipótesis vicariantes se ven favorecidas en un escenario de adaptaciones genéticas más o menos graduales, comunidades en equilibrio y condiciones ambientales estables. Ello se debe a que el modelo de especiación por divergencia gradual necesita del aislamiento geográfico como requisito (*especiación alopátrica*), pero también a que este escenario favorece la especialización de las especies en un marco geográfico permanente. Cuando las variaciones del rango geográfico son innecesarias debido a la constancia ambiental y cuando dos especies hermanas pueden divergir debido a la especialización de cada una hacia sus respectivas condiciones ambientales, es de esperar encontrar una relación entre áreas y filogenia.

LOS PROBLEMAS

Resumiendo, el modelo individualista propone tres principios:

- I Que las propiedades que actualmente observamos en las especies son, a lo sumo, consecuencia de las adaptaciones producidas durante un periodo restringido de tiempo: el de la especiación. Pero también existe un *lastre filogenético*, por el cual las adaptaciones serían el resultado de decisiones evolutivas antiguas de alguno de los ancestros de las especies que actualmente observamos. Así, las adaptaciones reflejarían las condiciones en las que se originaron dichas especies o las de sus ancestros. Podemos llamar a estas adaptaciones *memoria biogeográfica*.
- II Que como consecuencia de los constantes cambios ambientales la alternativa ha sido la alteración de la orientación, la forma y la ubicación de las áreas de distribución. Podemos llamar a este proceso *adaptación espacial*.
- III Que las actuales comunidades son asociaciones transitorias de especies y, aunque la modificación de las áreas de distribución pueda ser sincrónica en ocasiones, las comunidades no se desplazan al unísono. Llamaré a estas asociaciones *pseudocomunidades*.

En términos generales, estas hipótesis están sustentadas en evidencias empíricas y constituyen una esquema de pensamiento que refuerza la posición científica de los biogeógrafos, sobre todo de los dispersalistas. Pero hay varias cuestiones importantes que necesitan una explicación. Si la adaptación espacial resulta ser la respuesta fundamental de los seres vivos ante los cambios ambientales, ¿cuál ha sido entonces el mecanismo que ha generado las adaptaciones que ahora observamos? Si durante el último millón de años las evidencias

de modificaciones morfológicas son escasas ¿cuándo se han producido éstas? Si las comunidades son asociaciones accidentales, ¿cómo han podido producirse y mantenerse relaciones tan complejas como las que observamos?

UN MOMENTO PARA CADA PROCESO

Tal vez no sea necesario proponer nuevos procesos adaptativos. Es suficiente suponer la existencia de periodos estables ambientalmente, en los que se producen las adaptaciones y periodos de cambio espacial en los que el aislamiento genético sería difícil (Coope, 1987). Las últimas evidencias señalan que, durante los últimos 150.000 años se han producido multitud de modificaciones climáticas de diferente duración e intensidad con una periodicidad aproximada de 1.000 años (Roy et al., 1996), de modo que las especies han debido sufrir constantes e impredecibles cambios en su distribución geográfica. Los efectos de estas variaciones climáticas pueden haber sido tan intensos, que cualquier intento de comprender la actual composición y la diversidad de una región sin su concurso sea estéril. La ubicación actual de un taxon estaría determinada por estos eventos climáticos, pero las características de los organismos serían fruto del pasado, de su historia evolutiva.

Ahora bien, en ausencia de cambios ambientales ¿cómo pueden las poblaciones aislarse? y ¿cómo puede producirse el aislamiento genético necesario para la generación de especies? Parece un sinsentido. En periodos de cambio ambiental se supone que se crean barreras y se produce aislamiento (*especiación alopátrica*), pero lo que se predice es que las especies varían su distribución geográfica. ¿Cómo pueden entonces producirse especies en ausencia de cambios ambientales?

Walter & Paterson (1994) proponen un mecanismo de especiación que funcionaría en periodos de estabilidad ambiental. Dicho mecanismo está basado en el Sistema de Reconocimiento Específico de Apareamiento (*Specific-Mate Recognition Systems* o SMRS) propuesto por Paterson (1985). Un SMRS es un sistema más o menos complejo de comunicación entre los sexos que tiene como fin la fecundación, de modo que una especie estaría compuesta por aquellos individuos con idéntico SMRS y un cambio en dicho sistema tendría como consecuencia el aislamiento genético y la especiación. Según estos autores, la co-adaptación intersexual del SMRS de una especie produce una estabilización genética, siempre y cuando funcione dentro de las condiciones ambientales características de esa especie. Ello se debe a que la elección sexual, la elección alimentaria y la elección de hábitat van de la mano: es difícil encontrar ventajosa una estrategia que favorezca el encuentro sexual en un hábitat distinto del de la búsqueda alimentaria. De este modo, para Walter y Paterson se producirían cambios adaptativos cuando una pequeña población quedase aislada en un área local marginal alejada de las condiciones medias ideales, no necesitándose aislamiento geográfico para que surjan nuevas adaptaciones.

EL PROBLEMA DE LA COEVOLUCIÓN Y LAS COMUNIDADES

Este es sin duda el problema de mayor calado al que debe enfrentarse el paradigma individualista. Las especies interactúan y crean conexiones entre ellas. Estas interacciones pueden ser entre el depredador y su presa, entre el hospedador y su huésped, entre las plantas y sus polinizadores, entre los miembros de una comunidad o, en su máxima expresión, entre los elementos de toda la Biosfera (Lovelock, 1979). Se trata de un proceso inevitable que crea redes de influencias que incrementan la complejidad del sistema.

Cuando estas interacciones modifican mutuamente las condiciones de selección, se supone que estamos ante un proceso coevolutivo. En estos casos se producen adaptaciones complejas, a menudo y aparentemente, de carácter obligado. A pesar de las estrechas especializaciones que se conocen entre pares de especies, no hay evidencias concluyentes de que sus adaptaciones sean fruto de un proceso coevolutivo (Futuyma & Slatkin, 1983). Cuando el medio de un organismo es otro organismo, no hay dificultad alguna para que ambas especies varíen espacialmente al unísono. Sin llegar a esa situación extrema, puede que numerosas relaciones entre un parásito y su huésped o entre simbioses, se mantengan gracias a la semejanza en los requerimientos ambientales de ambas especies, semejanza que sería el resultado del propio proceso de coevolución. Otra posibilidad consiste en suponer que el vínculo entre especies no es tan restrictivo como se supone (Fox & Morrow, 1981). Al variar individualmente su rango geográfico las especies podrían encontrar, en una buena cantidad de ocasiones, otras con características similares sobre las cuales restablecer la anterior relación.

En el caso de las relaciones que se establecen dentro de las comunidades y los ecosistemas éstas son de menor intensidad y más laxas. Los ecosistemas están casi siempre moderadamente conectados (cada consumidor se alimenta sólo de unas pocas especies), las cadenas tróficas no difieren mucho en longitud (entre dos y cinco niveles) y una "conectividad" alta sólo puede producirse si el número de especies del ecosistema es bajo (Pimm, 1979; Pimm & Lawton, 1980; Briand, 1983). Entonces, se pregunta Margalef (1991): "¿Por qué un ecosistema contiene tantas especies si su función se realiza igual de bien con pocas especies?"

Entre la comunidad como un superorganismo y la comunidad como asociaciones efímeras y aleatorias debería de pensarse en un punto intermedio, que permita cierto grado de coevolución entre las especies, que explique las relaciones y las funciones de estas asociaciones y que de lugar a una estructura reconocible. En una comunidad existen procesos y elementos. Los procesos principales se mantendrían, aunque los elementos implicados varíen. Es decir, las relaciones seguirían estableciéndose independientemente de cual especie realice cada papel. Ello significa que las funciones ejercidas por las especies dentro de un sistema biológico podrían ser redundantes: habría muchas especies con el mismo oficio.

En cualquier comunidad o ecosistema reconocible como tal, las condiciones ambientales varían espacial y estacionalmente. Además, los distintos tipos de hábitat no están repartidos homogéneamente y cada uno sufre modificaciones temporales particulares, denominadas sucesiones, de mayor o menor rapidez. Todos estos factores interaccionan en un complejo mundo de conexiones. La repercusión de las oscilaciones climáticas estacionales difiere según los hábitats, según la posición espacial o según la etapa sucesional. Además, la capacidad de dispersión difiere entre las especies y las preferencias de hábitat o la fenología pueden variar en una misma especie dependiendo de su posición espacial (Hengeveld & Haecck, 1982). En fin, toda una red de influencias que ofrece un escenario espacial con distintas posibilidades para cada una de las especies. Parece increíble considerar que el conjunto de especies que comparte una ubicación y unos recursos constituya una comunidad cerrada. Si las especies responden individualmente ante los cambios ambientales modificando su distribución geográfica, las comunidades locales variarían su composición tanto más cuanto mayor sea la desviación espacio-temporal que experimenten.

Las comunidades son entidades abiertas y dinámicas probablemente, unas más que otras. Cada especie nueva que se adhiere o cada especie que se marcha puede alterar las relaciones y la estructura de una comunidad local, pero su efecto dependerá del grado de conexión que hayan adquirido los elementos que la constituyen. En un mundo cambiante, las especies han debido seleccionarse para incrementar su tolerancia ambiental mediante adaptaciones fisiológicas, comportamentales o morfológicas. Estas especies se desplazarían a diferentes distancias, en diversas direcciones y a distinta velocidad, para encontrar unas condiciones adecuadas en otra ubicación, aunque eso signifique modificar su fenología o su preferencia de hábitat. En este nuevo escenario las especies sufrirían de nuevo procesos de selección según las oportunidades locales, pero las funciones a realizar en el sistema no se verían menoscabadas. Las comunidades o los ecosistemas no pueden depender de la aportación clave de unas pocas especies. Esto constituiría un callejón evolutivo sin salida. Los nichos, las funciones que deben realizarse en una comunidad, son oportunidades que potencialmente pueden ser ocupadas por un conjunto más o menos extenso de especies con amplias tolerancias ambientales (Hengeveld, 1994)

EL PUNTO MEDIO

Las especies se adaptan modificando su distribución espacial pero también variando su genoma de manera gradual o brusca. Ambos procesos pueden tener lugar y su actuación conjunta nos explica la presencia de los organismos en un territorio. Es más, son complementarios y mejoran mutuamente sus capacidades. En periodos geológicos con fluctuaciones ambientales, la adaptación espacial es una respuesta rápida y efectiva que permite la supervivencia de las especies sin recurrir al lento proceso de adaptación genética. Este ha debido ser el proceso dominante durante el final del Pleistoceno, el periodo reciente que posiblemente más ha condicionado la actual distribución de las especies. Sin embargo, durante los periodos de estasis ambiental las especies más abundantes de una comunidad pueden mantenerse asociadas durante largo tiempo, aunque siempre parece existir una tasa de reemplazamiento temporal en lo que a las especies raras se refiere (Brett et al., 1996; McKinney et al., 1996). La adaptación genética actuaría, fundamentalmente, en los periodos estables desde el punto de vista ambiental, promoviendo la especialización evolutiva de los organismos. Un mundo orgánico en el que el mecanismo predominante de adaptación a las nuevas condiciones fuera la modificación fisiológica, ontogenética o anatómica produciría, probablemente, organismos conservadores y altamente especializados con grandes posibilidades de extinción ante una modificación ambiental.

ALGUNAS SUGERENCIAS Y EJEMPLOS

Es evidente que proponer recomendaciones es más difícil que descubrir puntos débiles en un argumento. A continuación se presentan algunas sugerencias metodológicas para tratar de explicar la distribución geográfica de los seres vivos. Es necesario considerar benévolutamente estas recomendaciones. Son una aproximación personal no carente, a su vez, de debilidades. Utilizando la información sobre los Scarabaeoidea coprófagos de la Península Ibérica, en este trabajo se presentan, a título de ejemplo, algunos resultados preliminares

Es necesario elaborar métodos que permitan valorar, si la presencia de una especie en una región es el resultado de su adaptación gradual a las condiciones ambientales y a las

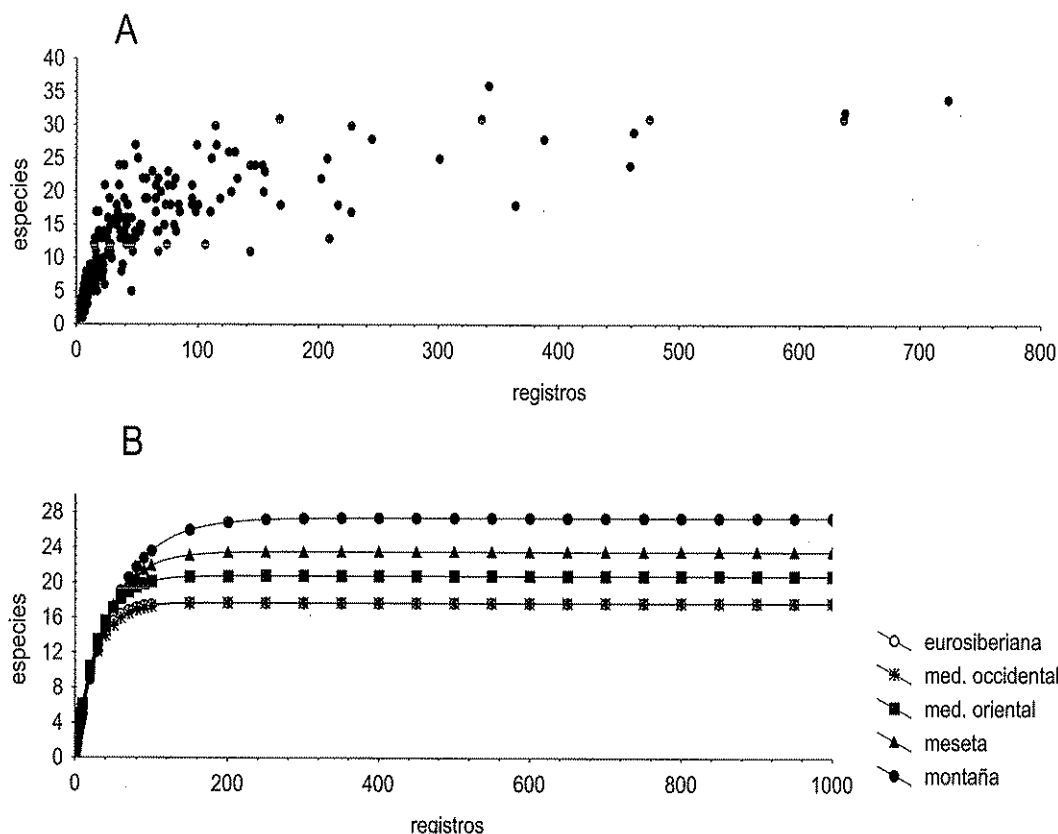


Fig. 1.- (A) Relación asintótica entre el número de registros y el número de especies de Scarabaeidae (Coleoptera) en las 252 cuadrículas UTM de 50 Km presentes en la Península Ibérica. (B) Idénticas relaciones asintóticas, pero esta vez considerando separadamente cinco regiones fisioclimáticas. Los datos proceden de una base de datos que compendia toda la información disponible sobre este grupo. Como puede verse, la relación asintótica general presenta una gran dispersión en sus puntos, dispersión que se minimiza notoriamente cuando las curvas sólo consideran los datos de una región topográfica y climáticamente homogénea.

especies con las que cohabita en esa región (factores ecológicos), o si dicha presencia es el resultado del acoplamiento espacial entre las características geográficas y ambientales del territorio y las adaptaciones conseguidas previamente por las especies (factores históricos). Ricklefs (1987), Herrera (1992); Cornell & Lawton (1992) o Ricklefs & Schluter (1993) proponen aproximaciones interesantes a esta cuestión.

Si la distribución actual de un taxon es el resultado de adecuar geográficamente las adaptaciones ambientales heredadas, es necesario poseer una buena información sobre: i) las adaptaciones que poseen las especies que se quiere estudiar, y ii) la corología de esas mismas especies. Eso significa, por una parte, realizar estudios de fisiología, anatomía funcional o autoecología que mejoren nuestro conocimiento sobre las especies y, por otra, compendiar en exhaustivos bancos de datos la información corológica disponible, realizando nuevos estudios faunísticos en los territorios menos prospectados.

Tras casi 10 años de trabajo se ha logrado finalizar una base de datos que acumula toda la información disponible sobre los Scarabaeidae (Coleoptera) ibero-baleares (Lobo & Martín-Piera, 1991). Esta labor ha significado compendiar, hasta la fecha, 15.023 registros pertenecientes a 96.981 ejemplares. Se ha almacenado toda la información contenida en las publicaciones, tesis, tesinas, colecciones privadas y públicas sobre este grupo, precisando la ubicación espacial

de cada registro con una resolución de 10 y 50 Km (cuadrículas UTM). Como puede observarse en la figura 1A, a medida que se incrementa el número de registros en las cuadrículas UTM de 50 Km, el número de especies encontradas se va haciendo asintótico. Utilizando esta relación (Soberon & Llorente 1993), es posible estimar cuáles son las cuadrículas relativamente bien muestreadas. Por ejemplo, aquellas en las cuales se añada una especie nueva cada 1.000 registros.

Evidentemente, el número total de especies en una cuadrícula dependerá de sus condiciones ambientales: en territorios con adversas condiciones es de prever que exista un menor número de especies y, por tanto, que con menor esfuerzo sea posible alcanzar una estima fiable de la riqueza. Por ello, es conveniente realizar diversas relaciones asintóticas entre el número de registros y especies, una para región climáticamente homogénea (Fig. 1B). Realizando estos análisis, hemos encontrado que sólo el 25% de las cuadrículas UTM de 50 Km de nuestra península están relativamente bien muestreadas (Fig. 2). Un porcentaje similar ha sido establecido para Francia (Lobo et al., 1997). La conclusión es descorazonadora. Acumular toda la información existente sobre uno de los grupos de insectos mejor estudiados, a una escala tan grosera como las cuadrículas de 50 Km (2.500 km²), nos da como resultado que las tres cuartas partes de la Península ibérica está todavía insuficientemente prospectadas.

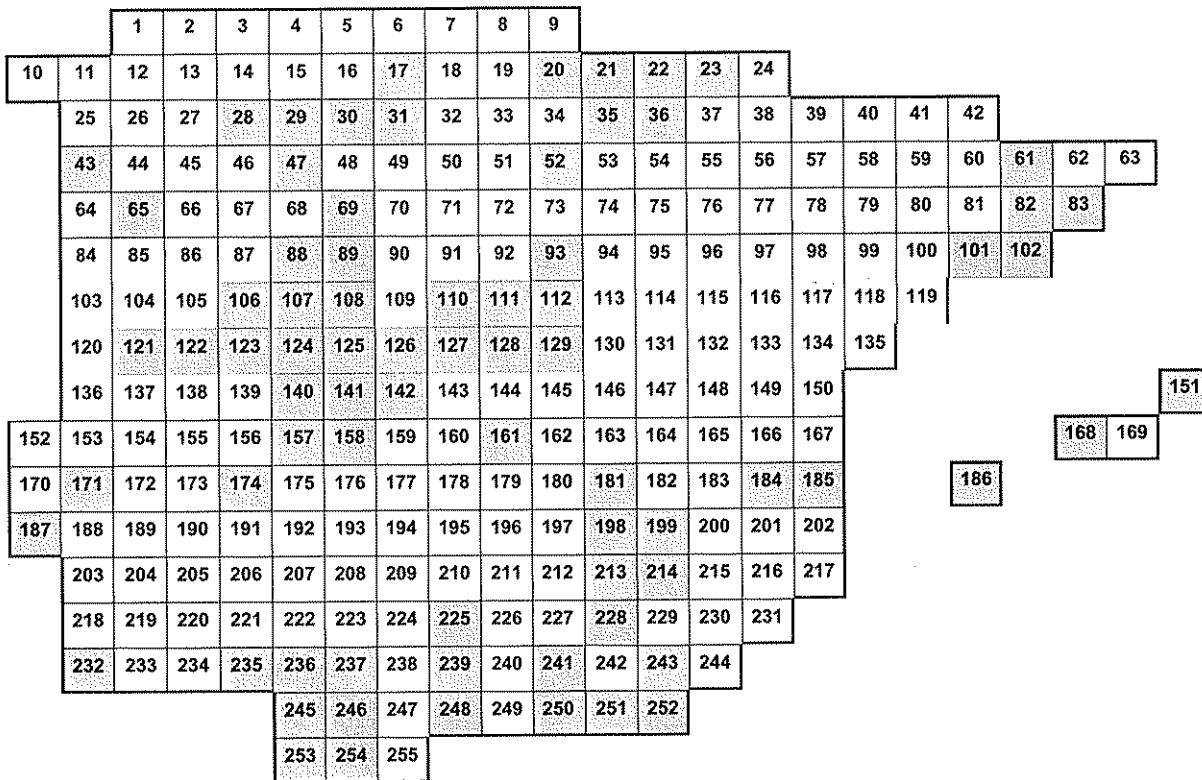
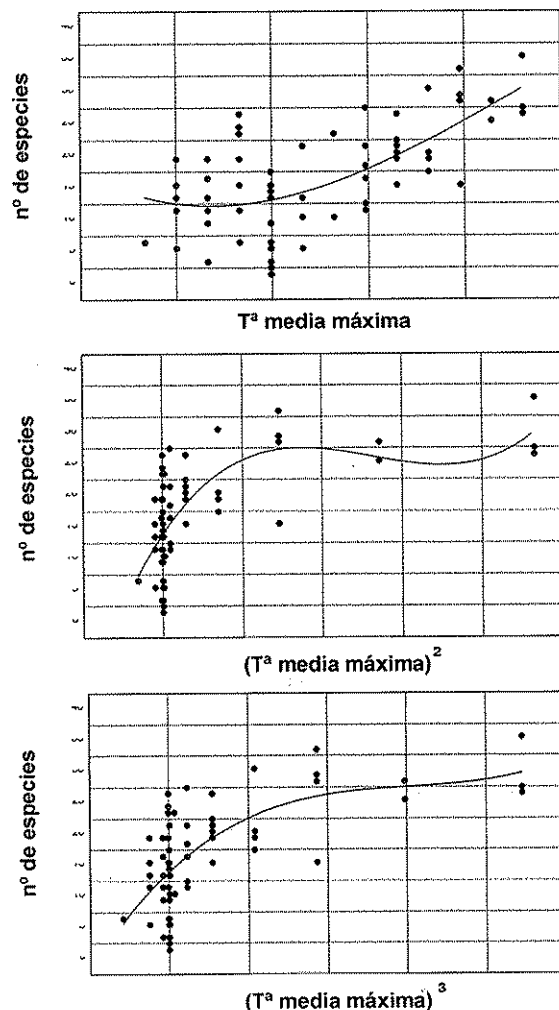


Fig. 2.- Cuadrículas UTM de 50 Km de la Península Ibérica y, oscurcidas, aquellas cuya riqueza y composición de Escarabeidos puede considerarse bien establecida.

Una vez delimitadas las unidades espaciales cuyos inventarios pueden considerarse fiables, es necesario compendiar información ambiental variada sobre esas mismas unidades. El conjunto de esta información constituirá la base para confeccionar modelos que permitan estimar la distribución de una especie a cualquier escala espacial y conocer la importancia relativa de las diversas variables examinadas. Predecir la distribución geográfica de una especie requiere considerar todo tipo de variables, tanto aquellas de carácter histórico y geográfico que tradicionalmente han sido objeto de estudio de la Biogeografía histórica, como aquellas ambientales estudiadas por la Ecología o la Biogeografía Ecológica (ver, por ejemplo, Birks, 1996). Para ello, es necesario utilizar herramientas estadísticas adecuadas que permitan incorporar la dimensión espacial a la hora de explicar la composición y la diversidad, sea cual sea la escala de análisis (Legendre, 1990 y 1993).

Como se ha comentado anteriormente, para predecir la presencia o la ausencia de una especie es necesario considerar todo tipo de variables pero, singularmente, las espaciales (latitud y longitud). Es importante también incluir los términos cuadráticos y cúbicos de las variables utilizadas (x^2 y x^3) debido a que, en ocasiones, la variable dependiente puede relacionarse de manera curvilínea con una variable ambiental como puede verse en la figura 3. Por último, es conveniente asimismo utilizar como variables sus interacciones (el resultado del producto entre éstas, ver Margules et al., 1987). Ello es particularmente trascendente en el caso de las variables espaciales y las ambientales (por ejemplo, latitud x temperatura), debido a que los factores que limitan la distribución de una especie pueden variar espacialmente (ver Gauslaa, 1984).

Fig. 3.- Relación entre el número de especies de Escarabeidos en las cuadrículas de $0,8 \times 0,4$ grados del territorio francés y la temperatura media máxima anual de esas cuadrículas. En este caso, el término cúbico es el que posee mayor capacidad predictiva.



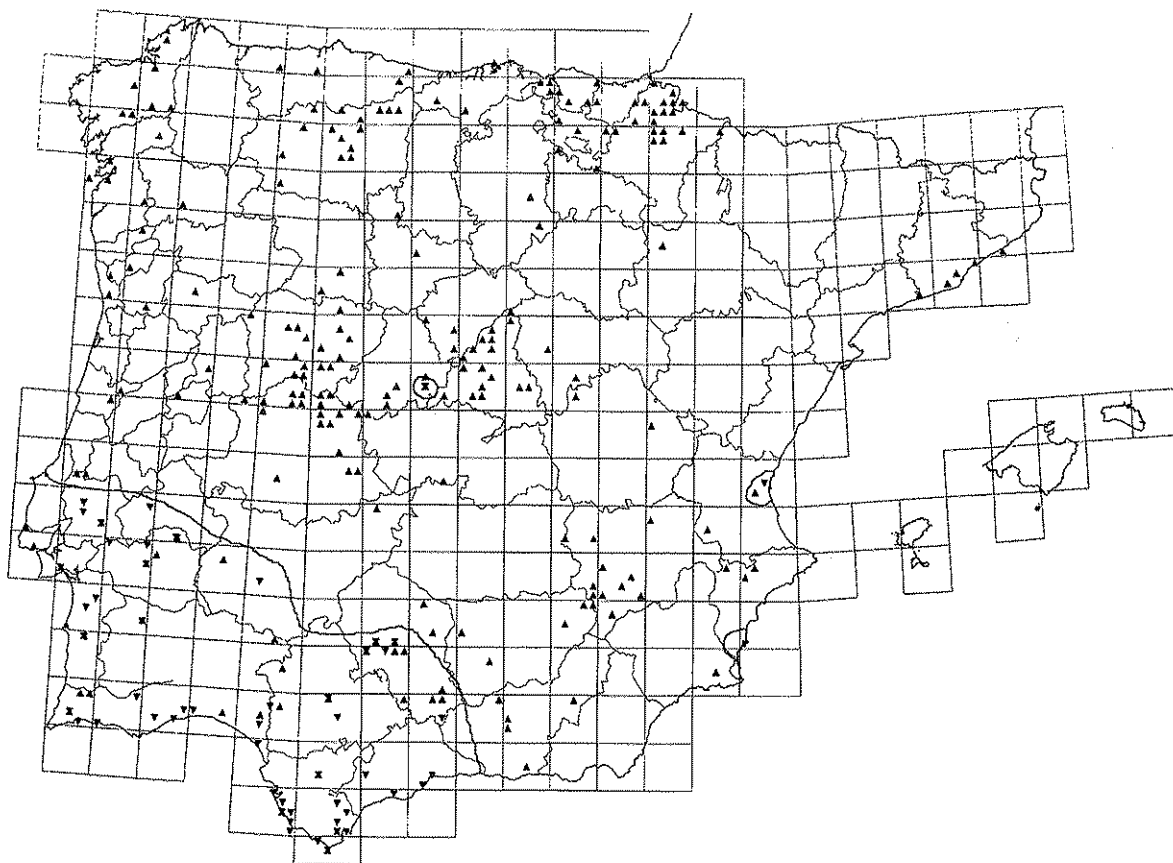


Fig. 4.- Distribución de *Typhaeus typhoeus* (L.) (▲) y *T. momus* (Olivier) (▼) en la Península Ibérica. La línea continua representa el límite de distribución de *T. momus*.

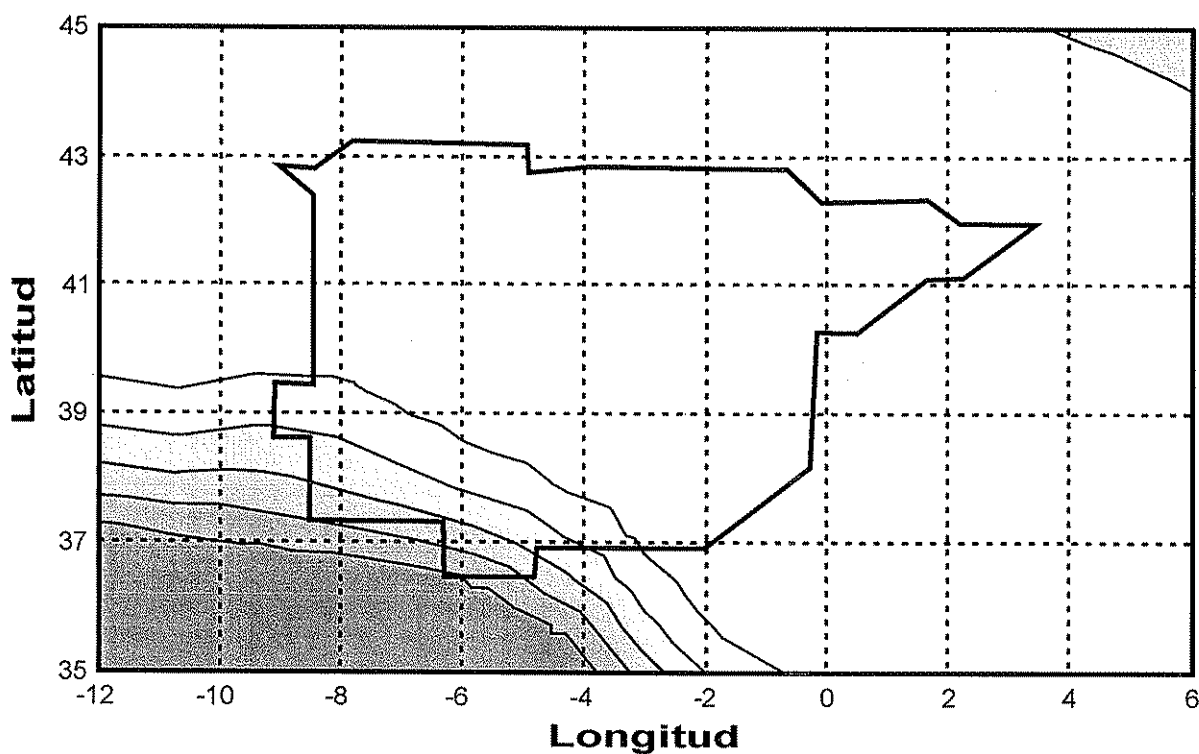


Fig. 5.- Gráfico de contorno en el cual las líneas unen los puntos con una probabilidad similar de aparición de *T. momus*. A mayor sombreado mayor probabilidad de presencia. El gráfico está elaborado considerando la presencia o ausencia de la especie en cada cuadrícula UTM de 50 Km y el polinomio de tercer grado de la latitud y la longitud. El mapa aproximado de la Península Ibérica se ha superpuesto sobre el gráfico para su mejor comprensión. Examine la distribución prevista con la real de la figura 4.

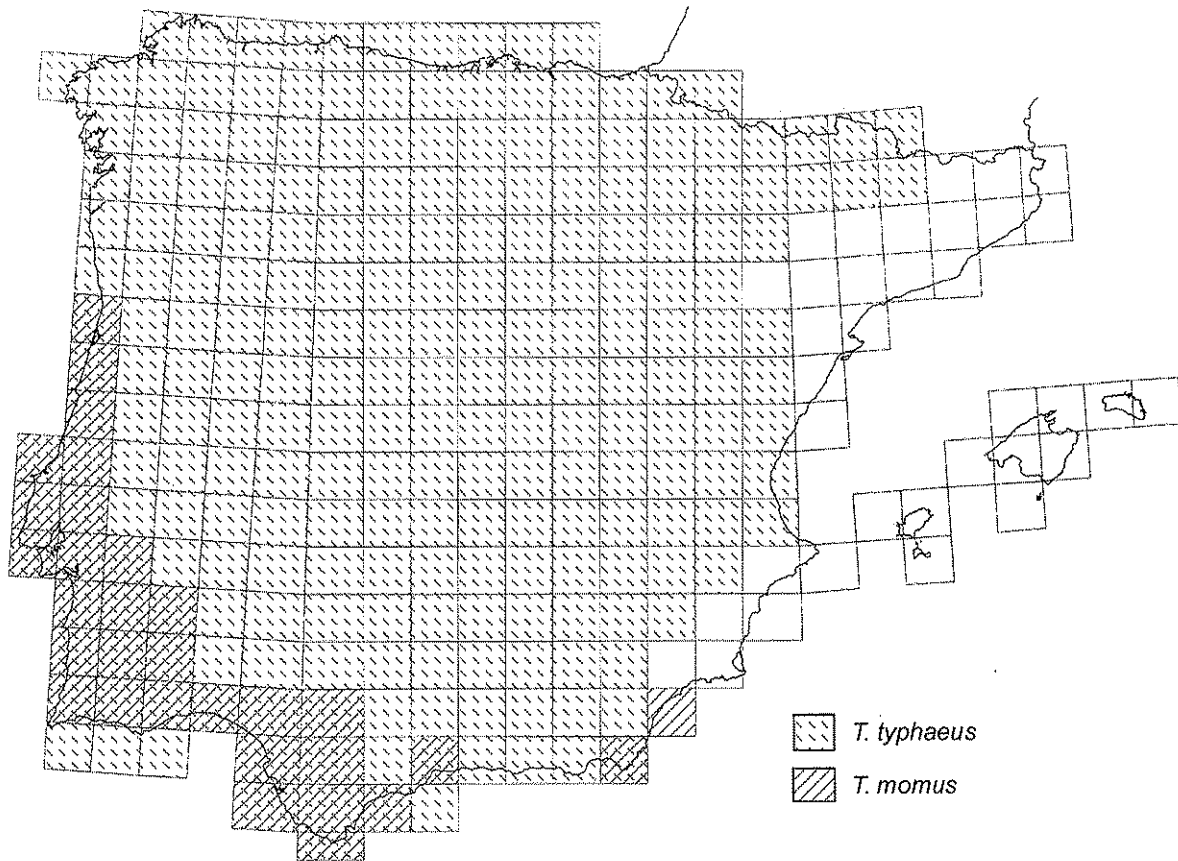


Fig. 6.- Distribución potencial de *T. typhoeus* y *T. momus* en la Península Ibérica. Para obtener esta cartografía se realizó un Análisis Discriminante utilizando los datos de presencia-ausencia de cada especie y diversas variables climáticas, topográficas y espaciales. Latitud, variación anual de la temperatura y la interacción entre esta última variable y la longitud, fueron las variables que permitieron predecir la distribución de *T. typhoeus*. La interacción entre la variación anual de la temperatura y la longitud, junto con el porcentaje de horas de sol al cuadrado fueron las variables predictivas en el caso de *T. momus*. Compárese la distribución potencial surgida con la real de la figura 4.

En el caso de las variables espaciales, la inclusión de cada uno de los nueve términos de un polinomio de tercer grado de la latitud y la longitud (Trend Surface Analysis: $b_1LAT + b_2LON + b_3LAT^2 + b_4LAT'LON + b_5LON^2 + b_6LAT^3 + b_7LAT^2LON + b_8LAT'LON^2 + b_9LON^3$) recoge tanto los términos cuadráticos y cúbicos como las interacciones entre ellos, representando bastante bien cualquier estructura espacial en la variable dependiente (Legendre, 1990 y 1993). A veces, la estructura espacial de los datos es tan fuerte que puede predecirse con bastante precisión la presencia de una especie utilizando únicamente la latitud y la longitud (Figs. 4 y 5). De este modo, aunque no estemos considerando un variable ambiental significativa, si esa variable se modifica siguiendo un patrón espacial, parte de su contribución quedará recogida dentro las variables espaciales (Legendre & Fortin, 1989; Borcard et al., 1992).

A continuación es necesario reducir todo ese conjunto heterogéneo de variables eliminando aquellas redundantes y seleccionando sólo las más explicativas (ver por ejemplo Heikkinen et al., 1998). Con ese conjunto reducido de variables pueden utilizarse distintas técnicas que permiten asignar a cada especie una probabilidad de aparición en cada localidad, según los valores de las variables ambientales consideradas (ver, por ejemplo: Nicholls, 1989; Osborne & Tigar, 1992; Huntley et al., 1995; Neilson, 1995; Iverson & Prasad, 1998). El resultado es un mapa de distribución de la especie en cuestión (Fig. 6), cartografía que delimita, aproximadamente, el conjunto de localidades en donde las condiciones ambientales son idóneas para esa especie (*distribución*

potencial). Sería muy interesante delimitar la *distribución potencial* a partir de los resultados de estudios fisiológicos, ecológicos o etológicos, en los que se determinará la capacidad de supervivencia de cada especie ante distintas condiciones ambientales. Como en la gran mayoría de las ocasiones esto no es posible, asumiremos que los valores de los parámetros ambientales del área de distribución actual de una especie reflejan esas adaptaciones ecofisiológicas. Aparte de su utilidad práctica, sugiero que la descripción del área de distribución potencial puede ayudar a comprender los patrones y los procesos implicados en la actual composición faunística de un territorio. Veamos.

Si las adaptaciones surgidas antes del Pleistoceno, han delimitado las tolerancias ambientales y las posibilidades geográficas de las especies, de entre todos los territorios que alojan las condiciones ambientales idóneas para la supervivencia de una especie (*distribución potencial*), las constantes modificaciones del rango geográfico habrían producido un área de *distribución real* menor o igual en extensión. La diferencia entre ambos tipos de distribución podría atribuirse a factores geográficos y/o históricos.

Podemos suponer que casi siempre existe un lugar adecuado que no ha sido colonizado por una especie. Un área que alberga las condiciones necesarias para su supervivencia y que reúne las características suficientes para que sus adaptaciones funcionen adecuadamente. El conjunto de estas áreas constituiría, como se ha dicho, la *distribución potencial* de esa especie. La *distribución real* debe estimarse mediante la compilación de exhaustivas bases de datos que permitan

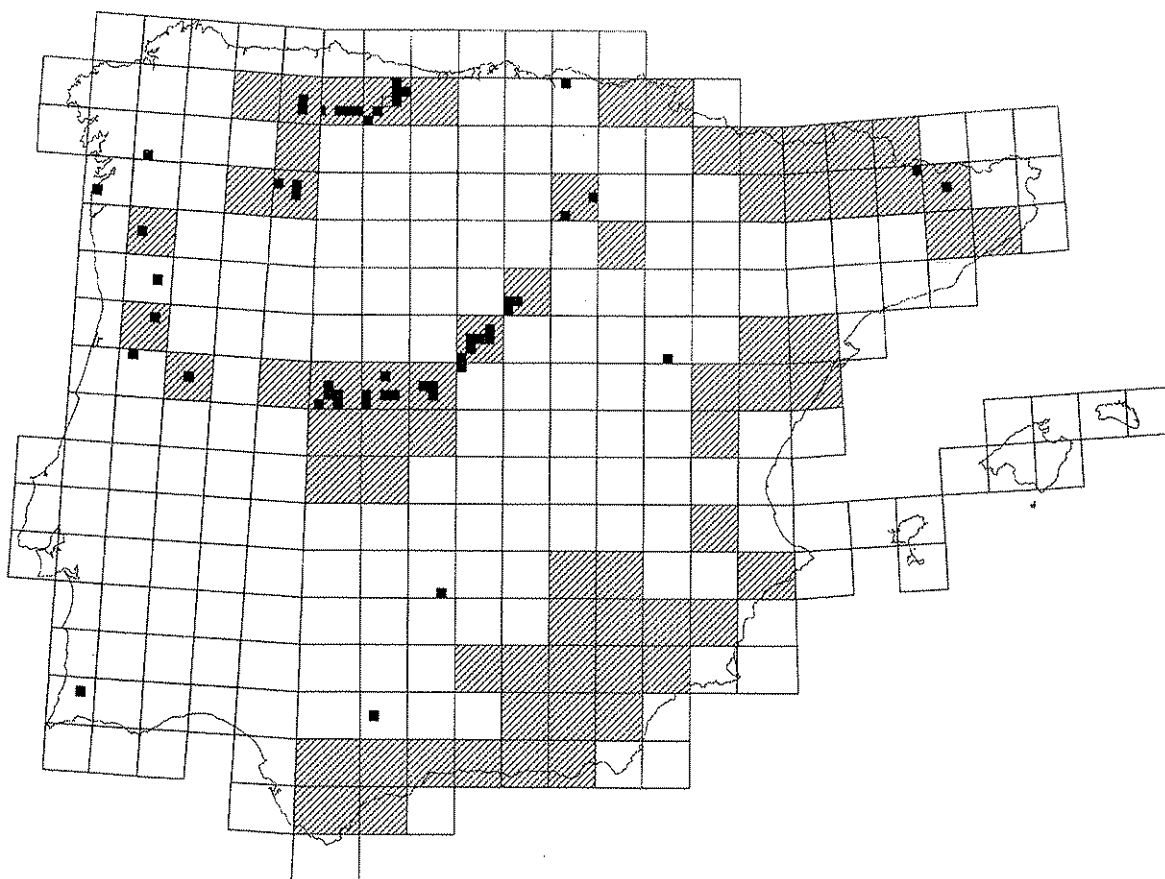


Fig. 7.- Distribución potencial (cuadrículas rayadas) y real (puntos negros) de *Onthophagus stylocerus* Graells en la Península Ibérica. Según la predicción de este modelo, existen numerosos territorios que albergan las condiciones ambientales idóneas para la presencia de esta especie (zonas montañosas del sur y este) pero, probablemente, la especie no está presente en ellas por razones de tipo geográfico o histórico.

conocer, lo más acertadamente posible, la ubicación de las localidades donde la especie está o no presente.

Las diferencias entre la *distribución real* y la *distribución potencial* (Área Potencial No Colonizada, APNC) puede deberse a insuficiencias de muestreo o desapariciones recientes de carácter antrópico, pero también a que dichas áreas, aunque *a priori* reúnen las condiciones idóneas para la existencia de la especie, no han podido ser colonizadas (Fig. 7). Es decir, por factores geográficos o históricos. Dibujar sobre el

mapa de un determinado territorio la ubicación de las APNCs, puede permitir describir los patrones espaciales de colonización y aportar sugerencias sobre los procesos que han podido generar la actual distribución de las especies. ¿Pueden distinguirse agrupaciones de especies que comparten APNCs? ¿Poseen éstas especies algunas características o adaptaciones comunes? ¿Existen determinadas regiones que recurrentemente son APNCs? ¿Poseen las APNCs alguna peculiaridad topográfica, climática o espacial que las caracterice?

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos PB 95-0235 "Fauna Ibérica IV" y PB 97-1149 "Patrones de Diversidad Geográfica en Insectos".

BIBLIOGRAFÍA

- AHLBERG, P. E., CLACK, J. F. & LUKSEVICS, E., 1996. Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. *Nature*, **381**: 61-64.
- AVERS, C. J., 1989. *Process and Pattern in Evolution*. Oxford University Press, New York.
- BEERLING, D. J. & WOODWARD, F. I., 1996. Palaeo-ecological perspectives on plant responses to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 20-23.
- BIRKS, H. J. B. 1996. Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. *Ecography*, **19**: 332-340.
- BLONDEL, J., 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- BRETT, C. E., IVANY, L. C. & SCHOFF, K. M., 1996. Coordinated stasis: An overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **127**: 1-20.
- BRIAND, F., 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology*, **64**: 253-263.
- BRUNDIN, L. Z., 1965. On the real nature of transantarctic relationships. *Evolution*, **19**: 496-505.
- BURKEY, T. V., 1995. Extinction rates in archipelagoes: Implications for populations in fragmented habitats. *Conservation Biology*, **9**: 527-541.
- CAPRA, F., 1996. *The Web of Life*. Anchor Books, New York.
- COOPE, G. R., 1970. Interpretations of Quaternary insect fossils. *Annual Reviews of Entomology*, **15**: 97-120.
- COOPE, G. R., 1978. Constancy of insects species versus inconstancy of Quaternary environments. En *Diversity of Insect Faunas*. L. A. MOUND & N. WALOFF (eds.), págs. 176-187. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- COOPE, G. R., 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **10**: 247-267.
- COOPE, G. R., 1987. The response of late Quaternary insect communities to sudden climatic changes. En *Organization of Communities. Past and Present*. J. H. R. GEE & P. S. GILLER (eds.), págs. 421-438. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CORNELL, H. V. & LAWTON, J. H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 1-12.
- DAVIS, M. B., 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. En *Forest Succession*. D. C. WEST, H. H. SHUGART & D. B. BOTKIN (eds.), págs. 132-153. Springer, New York.
- ELIAS, S. A., 1994. *Quaternary Insects and their Environments*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- ELDRIDGE, N. & GOULD, S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En *Models in Paleobiology*. T. J. M. SCHOFF (ed.), págs. 82-115. Freeman Cooper, San Francisco.
- FARRELL, B. D., MITTER, C. & FUTUYMA, D. J., 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, **42**: 34-42.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A., 1981. Specialization: Species property or local phenomenon? *Science*, **211**: 887-893.
- FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M., 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- GAUSLAA, Y., 1984. Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Holarctic Ecology*, **7**: 1-78.
- GLEASON, H. A., 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin Torrey Bot. Club*, **53**: 7-26.
- GLEASON, H. A., 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, **21**: 92-110.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R. C., 1978. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **205**: 581-598.
- GRAHAM, R. W., 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary. En *Community Ecology*. J. D. DIAMOND & T. J. CASE (eds.), págs. 300-313. Harper and Row, New York.
- GRAHAM, R. W. & GRIM, E. C., 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**: 289-292.
- HANSKI, Y. & GILPIN, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 210-221.
- HEIKKINEN, R. K., BIRKS, H. J. B. & KALLIOLA, R. J., 1998. A numerical analysis of the mesoscale distribution patterns of vascular plants in the subarctic Kevo Nature Reserve, northern Finland. *Journal of Biogeography*, **25**: 123-146.
- HENGVELD, R., 1990. *Dynamic Biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HENGVELD, R., 1994. Biogeographical ecology. *Journal of Biogeography*, **21**: 341-351.
- HENGVELD, R., 1997. Impact of Biogeography on a population-biological paradigm shift. *Journal of Biogeography*, **24**: 541-547.
- HENGVELD, R. & HAECK, J., 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, **9**: 303-316.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HERRERA, C. M., 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist*, **140**: 421-446.
- HUNTLEY, B. & BIRKS, H. J. B., 1993. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press.
- HUNTLEY, B., BERRY, P. M., CRAMER, W. & McDONALD, A. P., 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**: 967-1001.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- IVERSON, L. R. & PRASAD, A. M., 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, **68**(4): 465-485.
- LATHAM, R. E. & RICKLEFS, R. E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. En *Species Diversity in Ecological Communities*. R. E. RICKLEFS & D. SCHLUTER (eds.), págs. 294-314. University of Chicago Press, Chicago.
- LEGENDRE, P., 1990. Quantitative methods and biogeographic analysis. En *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. GARBARY, D. J. & R. R. SOUTH (eds.), págs. 9-34. Springer-Verlag, Berlin.
- LEGENDRE, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**(6): 1659-1673.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**: 107-138.
- LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F., 1991. La creación de un banco de datos zoológico sobre los Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) ibero-baleares: una experiencia piloto. *Elytron*, **5**: 31-38.
- LOBO, J. M., LUMARET, J. P. & JAY-ROBERT, P., 1997. Les atlas faunistiques comme outils d'analyse spatiale de la biodiversité. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **33** (2): 129-138.
- LODGE, D. M., 1993. Biological invasions: lessons for Ecology. *TREE*, **8**: 133-137.
- LOMNICKI, A., 1992. Population biology from the individual perspective. En *Individual-Based Models and Approaches in Ecology*. D. L. DEANGELIS & L. J. GROSS (eds.), págs. 3-17. Chapman & Hall, New York.
- LOVELOCK, J., 1979. *Gaia*. Oxford University Press, New York.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MARGALEF, R., 1991. *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- MARGULES, C. R., NICHOLLS, A. O. & AUSTIN, M. P., 1987. Diversity of *Eucalyptus* species predicted by a multi-variable environment gradient. *Oecologia*, **71**: 229-232.
- MARTÍNEZ, N. D., 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist*, **139**: 1208-1218.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- MCKINNEY, M. L., LOCKWOOD, J. L. & FREDERICK, D. R., 1996. Does ecosystem and evolutionary stability include rare species? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **127**: 191-207.

- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI., 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **26**: 373-401.
- NEILSON, R. P., 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications*, **5**: 362-385.
- NELSON, G. 1981. Summary. En *Vicariance Biogeography. A Critique*. G. NELSON & D.E. ROSEN (eds.), págs. 524-537. Columbia University Press, New York.
- NELSON, G. & PLATNICK, N., 1981. *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NICHOLLS, A. O., 1989. How to make biological surveys go further with Generalised Linear Models. *Biological Conservation*, **50**: 51-75.
- OSBORNE, P. E. & TIGAR, B. J., 1992. Interpreting bird atlas data using logistic models: an example from Lesotho, Southern Africa. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 55-62.
- PATERSON, H. E. H., 1985. The Recognition Concept of Species. En *Species and Speciation*. E. S. VRBA (ed.), págs. 21-29. Transvaal Museum Monograph 4, Transvaal Museum, Pretoria.
- PIMM, S. L., 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, **33**: 351-357.
- PIMM, S. L. & LAWTON, J. H., 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, **49**: 879-898.
- RICKLEFS, R. E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., 1993. *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. University Chicago Press, Chicago.
- ROLLO, C. D., 1994. *Phenotypes*. Chapman & Hall, London.
- ROUGHGARDEN, J., 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. Macmillan, New York.
- ROY, K., VALENTINE, J. W., JABLONSKI, D. & KIDWELL, S. M., 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *TREE*, **11**(11): 458-463.
- SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E., 1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. Yale University Press, New Haven.
- SLACK, J. M. W., 1994. *From Egg to Embryo*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SOBERON, J. M. & LLORENTE, J. B., 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7** (3): 480-488.
- TURNER, A. & PATERSON, H. E. H., 1991. Species and speciation: evolutionary tempo and mode in the fossil record reconsidered. *Geobios*, **24**: 761-769.
- VALENTINE, J. W. & JABLONSKI, D., 1993. Fossil communities: Compositional variation at many time scales. En *Species Diversity in Ecological Communities*. R.E. RICKLEFS & D. SCHLUTER (eds.), págs. 341-349. University of Chicago Press, Chicago.
- VAN VALEN, L., 1985. A theory of origination and extinction. *Evolutionary Theory*, **7**: 133-142.
- WALTER, G. H., HULLEY, P. E. & CRAIG, A. J. F. J., 1984. Speciation, adaptation and interspecific competition. *Oikos*, **43**: 246-248.
- WALTER, G. H. & PATERSON, H. E. H., 1994. The implications of palaeontological evidence for theories of ecological communities and species richness. *Australian Journal of Ecology*, **19**: 241-250.
- WEBB, T., 1981. The past 11,000 years of vegetational change in eastern north America. *BioScience*, **31**: 501-506.
- WEBB, T., BARTLEIN, P. J., HARRISON, S. P. & ANDERSON, K. H., 1993. Vegetation, lake levels, and climate in eastern North America for the past 18,000 years. En *Global Climates since the Last Glacial Maximum*. H. E. WRIGHT et al. (eds.), págs. 468-513. University of Minnesota Press, Minneapolis.