

COMENTARIO

Hacia una biogeografía evolutiva

Towards an evolutionary biogeography

JUAN J. MORRONE

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-399, 04510 México, Distrito Federal, México; e-mail: jjm@hp.fciencias.unam.mx

RESUMEN

La proliferación de métodos en las últimas décadas ha llevado a algunos autores a cuestionar si la biogeografía es una disciplina coherente. Las biotas son mosaicos complejos debidos a dispersión (expansión de las distribuciones) y vicarianza (fragmentación de las distribuciones), teniendo historias complejas y reticuladas, que necesariamente deben estudiarse a través de la integración de diferentes metodologías. Un análisis biogeográfico evolutivo involucraría cinco etapas: (1) reconocimiento de componentes bióticos (conjuntos de taxa integrados espacio-temporalmente debido a una historia común), mediante la panbiogeografía y métodos para identificar áreas de endemismo; (2) contrastación de los componentes bióticos e identificación de los eventos vicariantes que los fragmentaron, mediante la biogeografía cladística y filogeografía comparada; (3) establecimiento de un arreglo jerárquico de los componentes en un sistema biogeográfico de reinos, regiones, dominios, provincias y distritos; (4) identificación de los cenocrones (conjuntos de taxa con edad y orígenes similares), datados mediante la filogeografía intraespecífica, relojes moleculares y fósiles; y (5) formulación de un escenario geobiótico, que explique la evolución de los componentes y cenocrones, integrando información geológica y tectónica.

Palabras clave: evolución, cladística, panbiogeografía, filogeografía, fósiles.

ABSTRACT

The proliferation of methods in the last decades has led some authors to question whether biogeography is a coherent discipline. Biotas are complex mosaics due to dispersal (expansion of distributions) and vicariance (fragmentation of distributions), having complex, reticulate histories, which necessarily need to be studied through the integration of different methodologies. An evolutionary biogeographical analysis may involve five steps: (1) recognition of biotic components (sets of spatio-temporally integrated taxa due to common history), through panbiogeography and methods used to identify areas of endemism; (2) contrastation of the biotic components and identification of the vicariant events that fragmented them, through cladistic biogeography and comparative phylogeography; (3) establishment of a hierarchic arrangement of the components in a biogeographic system of realms, regions, dominions, provinces and districts; (4) identification of cenocrons (sets of taxa with similar origins and ages), dated using intraspecific phylogeography, molecular clocks and fossils; and (5) formulation of a geobiotic scenario, that explains the evolution of the biotic components and cenocrons, integrating geological and tectonical information.

Key words: evolution, cladistics, panbiogeography, phylogeography, fossils.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía, en especial durante las últimas décadas, se ha caracterizado por la proliferación de métodos. Ello ha llevado a algunos autores a cuestionar si se trata de una

disciplina coherente (Keast 1991, Tassy & Deleporte 1999, Vuilleumier 1999), si bien otros (Morrone & Crisci 1995, Riddle & Hafner 2004) han sostenido que la diversidad de métodos en realidad evidenciaría su vitalidad. Algunos conflictos se deben a la falta de

acuerdo acerca de cuestiones biogeográficas básicas (Ebach & Morrone 2005) y otros a una comprensión inadecuada de los alcances de los diferentes enfoques biogeográficos (Morrone 2004a).

Mis objetivos son discutir algunas de estas cuestiones básicas y analizar cómo se pueden integrar diferentes enfoques. En cada una de las etapas propuestas, proporciono ejemplos de aplicación a la biota mexicana, para mostrar las ventajas del enfoque integral propuesto.

CUESTIONES BÁSICAS

Biología comparada versus biología evolutiva

Mayr (1961, 1982) distinguió dos grandes campos dentro de la biología: funcional y evolutiva. La biología funcional abarca las disciplinas que estudian las causas “próximas” que gobiernan las respuestas de los seres vivos al ambiente, como la ecología, la biología celular, la fisiología, la morfología funcional y la bioquímica. La biología evolutiva abarca las disciplinas que estudian las causas “últimas”, que gobiernan los cambios en los programas genéticos de los seres vivos a través del tiempo, como la biogeografía, la sistemática, la genética y la paleontología.

Nelson & Platnick (1981) propusieron una clasificación alternativa: biología general y biología comparada. La biología general estudia la uniformidad de la vida, comprendiendo las disciplinas que trabajan usualmente con una especie concreta, la cual permite descubrir propiedades que luego pueden generalizarse al resto de los seres vivos, como la genética, la citología, la ecología y la fisiología. La biología comparada estudia la diversidad de la vida, comprendiendo las disciplinas que trabajan comparando especies diferentes, para comprender los datos acumulados por la biología general, como la sistemática, la biogeografía, la embriología y la paleontología.

Creo que reconocer a la biogeografía como parte de la biología evolutiva implica enfatizar su conexión con la teoría evolutiva (Morrone 2004a). Como señalara Reig (1962), “toda la indagación biogeográfica moderna y científica parte de una teoría común a toda la biología, la teoría de la evolución”. Por otra parte, esto

podría también beneficiar a la teoría evolutiva. Eldredge (1997) sostuvo que la teoría sintética limita su atención a algunas entidades biológicas, como genes, organismos y especies, mientras que otras, como los clados y las biotas son considerados solo marginalmente. Este autor propuso adoptar un enfoque jerárquico, para permitir el reconocimiento de un conjunto más amplio de fenómenos relevantes para la evolución. Las biotas, las entidades mayores de la jerarquía ecológica, constituyen el objeto de estudio fundamental de la biogeografía, por lo cual esta disciplina debería ocupar un sitio destacado dentro de la biología evolutiva.

Ecología versus historia

Usualmente, los distintos enfoques biogeográficos se clasifican en dos grandes campos: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica. La biogeografía ecológica generalmente analiza patrones a escalas espaciales y temporales pequeñas, mientras que la biogeografía histórica básicamente analiza patrones a escalas espaciales y temporales mayores. Esta distinción sería artificial, pues implica dividir un continuo, donde los extremos son identificables como “ecológico” o “histórico”, pero en la parte media resulta difícil justificar tal distinción (Myers & Giller 1988). Por otra parte, el desarrollo reciente de la filogeografía intraespecífica (Avice 2000) corrobora lo ineficaz de la distinción ecológica versus historia. Algunos autores (Crisci 2001, Morrone 2004a) han aceptado la división como meramente convencional. Para referirme al enfoque que enfatiza el componente “histórico”, emplearé la denominación de “biogeografía evolutiva”.

Varios autores han criticado la falta de interacción entre la biogeografía ecológica y la evolutiva, sosteniendo que sería deseable integrarlas en un programa de investigación unificado (Gray 1989, Henderson 1991, Zunino & Zullini 2003, Morrone 2004a, Wiens & Donoghue 2004, Riddle 2005). Esta concepción integrativa fue expresada por Reig (1962, 1981) y Halffter (1962, 1974, 1987). Reig (1962) propuso el término “cenogénesis” para referirse al desarrollo de asociaciones bióticas en el tiempo, considerando que los cuestionamientos biogeográficos son históricos y, a la vez,

deberían tratar de explicar el desarrollo de comunidades completas, no de taxa aislados. Halffter (1987) consideró que los patrones biogeográficos deberían deducirse a partir de taxa con historias evolutivas y condiciones macroecológicas semejantes.

Otra manera de reflexionar acerca de la relación ecología vs historia es a partir de la perspectiva jerárquica (Eldredge & Salthe 1984, Eldredge 1997, Lieberman 2003), que sostiene que la naturaleza se estructura en entidades ordenadas jerárquicamente, con entidades menores “anidadas” dentro de entidades mayores. Cada entidad posee propiedades emergentes y cierta autonomía, es decir, que no es un mero agregado de las entidades subordinadas (Eldredge 1997). Se han identificado dos jerarquías principales: la genealógica y la ecológica. La jerarquía genealógica incluye entidades denominadas replicadores (Dawkins 1982), que transmiten información, se reproducen en entidades similares y evolucionan; incluyen genes, cromosomas, organismos y clados. La jerarquía ecológica incluye entidades denominadas interactores (Hull 1980), que están involucradas en la transferencia de materia y energía; incluyen moléculas, células, organismos, poblaciones, comunidades y biotas. A pesar de que existen diferencias en los patrones que ambas jerarquías exhiben, existen entidades, como los organismos, que son comunes a ambas.

La biogeografía posee un carácter complejo, interesándose en ambas jerarquías, porque ambas poseen entidades que exhiben patrones geográficos (Lieberman 2003, Morrone 2004b). Los patrones de la jerarquía genealógica involucran entidades históricas, gobernadas por procesos evolutivos, mientras que los de la jerarquía ecológica involucran entidades que transfieren materia y energía. En los niveles superiores de ambas jerarquías, las entidades contrastan de modo marcado, requiriendo de datos y herramientas metodológicas completamente diferentes. Esta distinción puede no ser siempre clara. Cuando correlacionamos la riqueza de un taxón con la latitud a lo largo de un continente, estamos analizando entidades genealógicas (especies y clados), pero se trata de una problemática básica de la biogeografía ecológica y de las entidades de la jerarquía ecológica. Cuando

comparamos los patrones de distribución de clados diferentes que habitan las mismas áreas, aunque las comunidades y ecosistemas están presentes, estamos analizando entidades que pertenecen a la jerarquía genealógica. La existencia de entidades comunes a ambas jerarquías permite especular acerca de la posibilidad de unificar la biogeografía ecológica y la evolutiva (Morrone 2004b).

Dispersión versus vicarianza

Dispersión es la expansión del área de distribución de un taxón, en ocasiones atravesando barreras y llegando a colonizar nuevas áreas. Se han reconocido cuatro modelos básicos (Pielou 1979, Ronquist 1997, Lieberman 2000, Cecca 2002): dispersión a saltos, a larga distancia o al azar: movimiento de organismos al azar atravesando barreras, que permite el establecimiento exitoso de una especie en áreas distantes; difusión o dispersión ecológica: movimiento gradual de poblaciones cruzando hábitats adecuados durante varias generaciones; migración secular: movimiento que involucra una distancia corta y que ocurre tan lentamente que la especie evoluciona mientras ocurre; y geodispersión o migración en masa: movimiento simultáneo de varios taxa debido a la desaparición de una barrera, seguido de la aparición de una nueva barrera que induce vicarianza. Si bien estas distinciones pueden ser relevantes en ciertos contextos, creo que en realidad se trata de un proceso general único.

La vicarianza es el proceso de surgimiento de barreras geológicas o de otro tipo, que fragmentan las distribuciones de las especies ancestrales, luego de lo cual las especies descendientes pueden evolucionar separadamente. De acuerdo con Crisci (2001), existen tres tipos: vicarianza seguida de especiación, que origina alopatría; vicarianza sin especiación, que ocasiona especies distribuidas ampliamente; y vicarianza seguida de especiación pero luego de una especiación previa, que ocasiona paralogía geográfica.

En el curso de la historia de la biogeografía, muchos autores han planteado que estos procesos son opuestos. Croizat (1958, 1964) propuso que la vicarianza también incluye a la dispersión, aunque esta ocurre antes de que surjan las barreras geográficas. De acuerdo con

esta concepción, las distribuciones geográficas de las especies evolucionan en dos etapas: movilidad e inmovilidad. Cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos están en estado de “movilidad”, por lo que expanden activamente su área de distribución de acuerdo con sus capacidades de dispersión, adquiriendo las especies su distribución ancestral o cosmopolitismo primitivo, lo cual correspondería al proceso de dispersión. Cuando los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza. Este periodo de “inmovilidad” permite el aislamiento de las poblaciones en distintos sectores del área, mediante el surgimiento de barreras y la consecuente diferenciación de nuevas especies, lo que correspondería al proceso de vicarianza.

Dispersalismo versus vicariancismo

El dispersalismo es el enfoque desarrollado a partir de las ideas de Darwin (1859) y Wallace (1876), que básicamente supone que las especies se originan en centros de origen, a partir de los cuales se dispersan al azar, atraviesan barreras preexistentes y colonizan nuevas áreas. En un principio, esta concepción significó un avance importante, pues como parte de la revolución darwiniana ayudó a demoler la visión esencialista que imperaba hasta el momento. Durante la segunda mitad del siglo XX, algunos autores (e.g., Müller 1973) reformularon este concepto, para referirse a los centros donde ocurrió una parte importante –no necesariamente la inicial– de la historia evolutiva de un taxón. La identificación de “centros de radiación evolutiva”, “centros secundarios de evolución” o “centros de diversificación” a partir de la congruencia distribucional de gran número de especies se asemeja al descubrimiento de áreas de endemismo (Morrone 2002). El dispersalismo dista de ser un programa de investigación unificado (Morrone 2002). De acuerdo con un análisis preliminar (Morrone 2003), existirían al menos las siguientes variantes: el dispersalismo darwiniano-wallaceano (Darwin 1859, Wallace 1876), la escuela zoogeográfica de Nueva York (Matthew, Myers, Simpson y Schmidt, entre otros), la biogeografía filogenética (Hennig

1950, Brundin 1966), el dispersalismo “latinoamericano” (Halffter 1962, 1974, 1987, Reig 1962, 1981) y el análisis de áreas ancestrales (Bremer 1992).

El vicariancismo es el enfoque basado en el concepto de homología biogeográfica, que enfatiza el análisis de patrones, los cuales usualmente se explican por procesos vicariantes (Morrone 2005a). Comprende a la panbiogeografía, el enfoque propuesto originalmente por Croizat (1958, 1964) y desarrollado luego por un grupo de autores neozelandeses (Craw et al. 1999), y la biogeografía cladística, el enfoque que integra la panbiogeografía con la sistemática filogenética (Nelson & Platnick 1981, Humphries & Parenti 1999).

La reacción de los dispersalistas de la escuela zoogeográfica de Nueva York ante la obra de Croizat fue negativa (Llorente et al. 2000). La polémica dispersalismo vs. vicariancismo en parte se vio oscurecida por el modo rayano en el fundamentalismo con que Croizat respondía a sus críticos.

Panbiogeografía versus biogeografía cladística

Pocos años más tarde, la polémica se produjo entre panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas. Craw & Weston (1984) emplearon la metodología de los programas de investigación de Lakatos (1978) para concluir que la panbiogeografía era más progresiva que el dispersalismo y la biogeografía cladística, en razón de su capacidad predictiva y heurística. Desde la perspectiva cladística, Seberg (1986) respondió calificando como fútil cualquier intento por analizar a la panbiogeografía de acuerdo con el modelo de Lakatos, aduciendo algunos puntos no aclarados y sugiriendo que las ideas de Lakatos parecen adecuadas para elaborar explicaciones retrospectivas, pero no para programas de investigación contemporáneos.

La crítica más recurrente de los cladistas se refería a la ausencia de información filogenética en los análisis panbiogeográficos (Platnick & Nelson 1988). Craw (1988) respondió recurriendo al concepto hennigiano de “iluminación recíproca” entre sistemática y biogeografía, de acuerdo con el cual las relaciones espaciales pueden sugerir relaciones genealógicas. El caso clásico que citan los

panbiogeógrafos es el de las plantas carnívoras, afirmando que Croizat redefinió sus relaciones taxonómicas con base en sus relaciones espaciales. Platnick & Nelson (1988) advirtieron que Croizat no se basó exclusivamente en su proximidad geográfica, sino que tuvo en cuenta los caracteres morfológicos para reagruparlas. Estos autores señalaron que si bien Craw está en lo correcto al aceptar que la incongruencia con un patrón biogeográfico reconocido puede sugerir una hipótesis sistemática incorrecta, la incongruencia por sí misma no constituye evidencia. De acuerdo con Platnick & Nelson (1988), la panbiogeografía revela rasgos generales de distribución, es insuficiente para resolver relaciones a niveles más finos, y sus resultados únicamente pueden evaluarse por su congruencia o incongruencia con los resultados del análisis cladístico de caracteres. Aun si la construcción de trazos revelara conexiones causales, ellos son incapaces de develar la relación exacta entre las áreas analizadas, al no definir un patrón jerárquico de interrelaciones, mientras que los cladogramas de área establecen cuáles son las áreas relacionadas más estrechamente entre sí.

Es posible concebir a los trazos generalizados de la panbiogeografía como cladogramas no enraizados y a los cladogramas generales de áreas de la biogeografía cladística como cladogramas enraizados (Morrone 2005a). Los cladogramas son, entonces, los elementos que permiten la comunicación entre ambos enfoques, los cuales pueden constituir etapas de un mismo análisis (Morrone & Crisci 1995).

HACIA UNA BIOGEOGRAFÍA EVOLUTIVA

Morrone & Crisci (1995) argumentaron que los métodos panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos se pueden aplicar en etapas sucesivas de un mismo análisis. Inicialmente, la panbiogeografía permite identificar conjuntos de taxa de acuerdo con su origen biótico. Luego, la biogeografía cladística permite determinar la relación entre las áreas que integran los trazos generalizados identificados en la primera etapa. Morrone (2001a, 2004a) identificó estas etapas con la homología biogeográfica primaria y secundaria, respectivamente.

Homología es el procedimiento que permite establecer comparaciones taxonómicas válidas (Pinna 1991), donde cada enunciado de homología individual interactúa con otros enunciados semejantes. Partiendo de la analogía entre taxonomía y biogeografía, las distribuciones de taxa individuales son los enunciados sobre homología biogeográfica que comparamos (Morrone 2001a, 2004a). La homología biogeográfica primaria (estadio de generación de hipótesis) es una conjetura sobre una historia biogeográfica común, la cual postula que diferentes taxa –aun teniendo medios de dispersión diferentes– se hallan integrados espacio-temporalmente en una misma biota (Morrone 2001a). Una manera de postular hipótesis de homología biogeográfica primaria es a partir de un análisis panbiogeográfico, el cual compara trazos individuales de taxa diferentes para detectar trazos generalizados. La homología biogeográfica secundaria (estadio de legitimación de hipótesis) se refiere a la contrastación (en el sentido de Popper 1983, 1985) de la homología primaria previamente hipotetizada (Morrone 2001a, 2004a). Un análisis biogeográfico cladístico nos permite comparar cladogramas taxonómicos de áreas –obtenidos reemplazando en los cladogramas taxonómicos los taxa terminales por las áreas que ellos habitan– para obtener un cladograma general de áreas (Morrone & Carpenter 1994, Humphries & Parenti 1999), a partir del cual deducimos la secuencia de fragmentación de las áreas analizadas.

Existen propuestas recientes (Donoghue et al. 2001, Donoghue & Moore 2003, Riddle & Hafner 2006) que intentan promover nuevas perspectivas para la biogeografía cladística, las cuales suponen la integración de diferentes enfoques. Más aún, la filogeografía intraespecífica, los relojes moleculares y la evidencia brindada por organismos fósiles podría ser integrados en un análisis biogeográfico evolutivo, para ayudar a establecer el modo y tiempo en que cenocrones diferentes se integraron en una biota.

Un análisis biogeográfico evolutivo incluiría las siguientes cinco etapas (Fig. 1): (1) reconocimiento de componentes bióticos, los que pueden definirse como conjuntos de taxa integrados espacio-temporalmente debido a una historia común; (2) contrastación de los

componentes bióticos y determinación de los eventos vicariantes que los han fragmentado; (3) establecimiento de un arreglo jerárquico de los componentes; (4) reconocimiento de los diferentes cenocrones, es decir, los conjuntos

de taxa con un origen y edad semejantes, que han contribuido a los componentes; y (5) planteamiento de un escenario geobiótico que explique la evolución de los componentes.

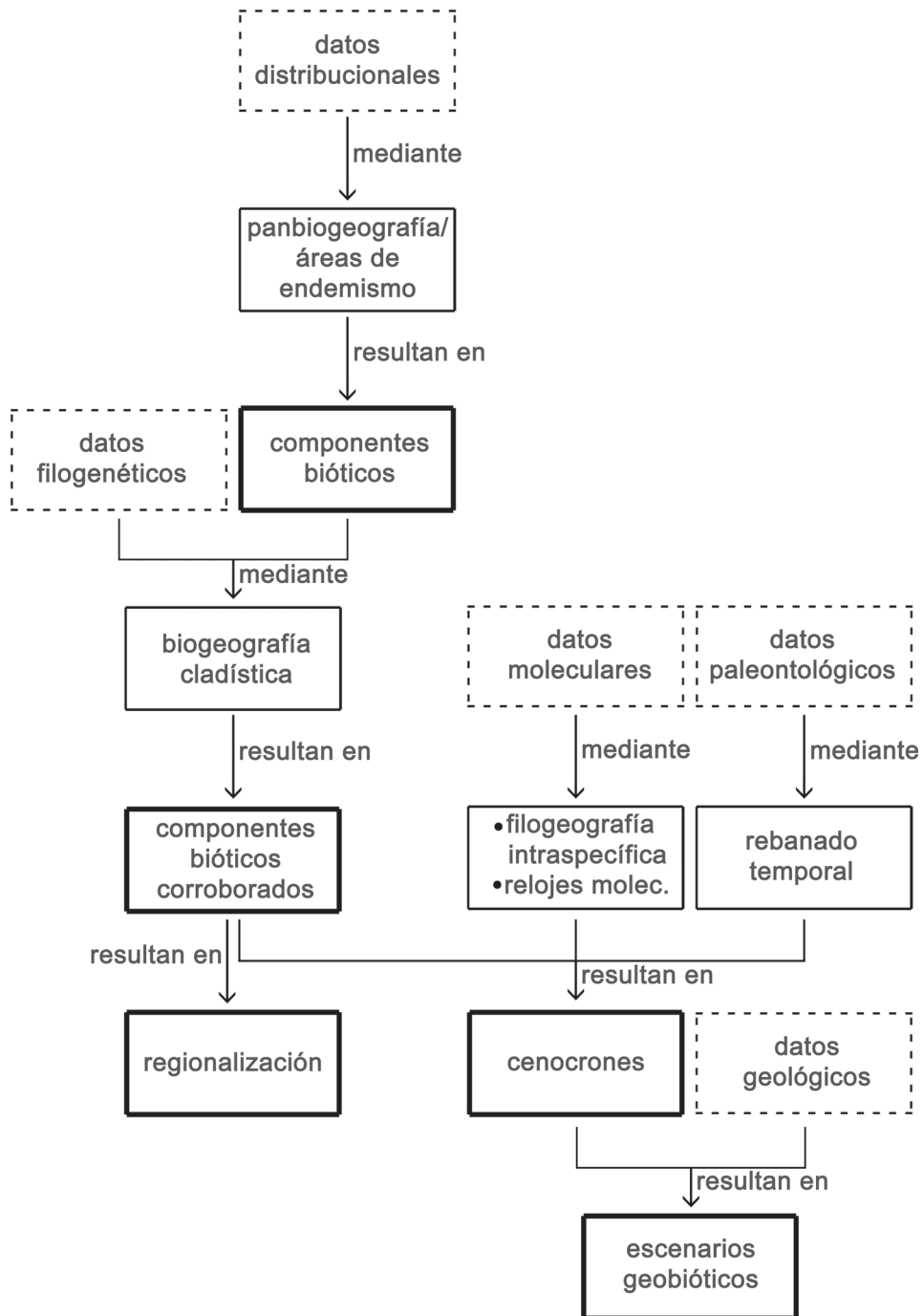


Fig. 1: Diagrama de flujo, mostrando las etapas de un análisis biogeográfico evolutivo.

Flow chart showing the steps of an evolutionary biogeographic analysis.

ETAPAS DE UN ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO
EVOLUTIVO

Etapas 1: reconocimiento de componentes bióticos

La etapa inicial consiste en identificar los componentes bióticos. Estos son conjuntos de taxa integrados espacio-temporalmente que caracterizan áreas biogeográficas determinadas. Los componentes bióticos son individuos históricos, cuya unidad se debe a su historia común, aunque no representan entidades “monofiléticas” en el mismo sentido que los clados, pues poseen reticulación importante, sobre todo si analizamos la evolución biótica a lo largo de un lapso amplio (Parenti & Humphries 2004). Por ello, cada componente consiste en un conjunto particular de cenocrones, que se han integrado en épocas diferentes. Si los taxa estudiados poseen distribución amplia en el registro fósil, sería posible reconocer componentes bióticos diferentes de acuerdo con la época geológica.

La biogeografía cladística ha hecho énfasis en el reconocimiento de áreas de endemismo (Nelson & Platnick 1981, Morrone & Crisci 1995, Szumik et al. 2002). Creo que estas reflejan solo parcialmente esta etapa, pues solo es posible reconocerlas cuando los componentes bióticos han tenido una estabilidad histórica relativa. El concepto de componente es más amplio que el de área de endemismo, pues no necesariamente un componente biótico se asocia con un área de endemismo actual.

La panbiogeografía es el enfoque destinado a identificar trazos generalizados (Croizat 1958, 1964, Morrone & Crisci 1995, Craw et al. 1999), los cuales corresponden a componentes bióticos. Un análisis panbiogeográfico comprende la construcción de trazos individuales, a partir de las localidades de distribución de dos o más taxa diferentes; la obtención de trazos generalizados a partir de los trazos individuales; y la obtención de nodos, en las áreas donde dos o más trazos generalizados se superponen. Otros métodos destinados al reconocimiento de componentes bióticos incluyen el análisis de parsimonia de endemismos (Rosen 1988), el análisis de endemicidad (Szumik et al. 2002) y el análisis de áreas de endemismo anidadas (Deo & DeSalle 2006).

En México, los análisis panbiogeográficos de Contreras-Medina & Eliosa-León (2001) y Morrone & Márquez (2001, 2003) han permitido identificar cinco componentes bióticos principales: Californiano, Neártico Continental, Mexicano de Montaña, Antillano y Mesoamericano. A su vez, Morrone (2001b, 2005b) identificó 14 componentes bióticos menores, considerados como las provincias biogeográficas de California, Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano, Tamaulipas, Península de Yucatán, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur, Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México y Chiapas.

Etapas 2: comparación de los componentes bióticos

La homología biogeográfica primaria resultante del análisis panbiogeográfico representa una conjetura inicial. Una vez que hemos identificado los componentes bióticos, podemos proceder a contrastarlos, a través de un análisis biogeográfico cladístico (Donoghue et al. 2001, Morrone 2001a, 2004a). Dentro de la biogeografía cladística, incluyo también la filogeografía comparada (Zink 1996, 2002, Bermingham & Moritz 1998). Para ello, deberemos contar con los cladogramas de los taxa estudiados.

La biogeografía cladística es el enfoque relevante para esta etapa. Un análisis biogeográfico cladístico comprende la construcción de cladogramas taxonómicos de áreas, a partir de los cladogramas de dos o más taxa diferentes; la obtención de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas (cuando el método empleado lo exija); y la obtención de cladogramas generales de áreas a partir de la comparación de los cladogramas resueltos de áreas. Una vez obtenido el cladograma general de áreas, es posible emplearlo para llevar a cabo retrodicciones relacionadas con taxa no analizados aún, los cuales se espera que concuerden con el patrón general (Morrone 2004a).

En México, los análisis de Liebherr (1994), Marshall & Liebherr (2000), Flores-Villela & Goyenechea (2001) y Escalante et al. (2007) han propuesto hipótesis diferentes, sin que

exista consenso. Creo que incrementando el número de taxa analizados se podría resolver esta etapa de manera más adecuada.

Etapa 3: regionalización

Dado que los componentes bióticos son parte de otros componentes más inclusivos, los cuales a su vez son parte de otros aún más inclusivos, es posible establecer un arreglo jerárquico de los componentes principales en un sistema de reinos, regiones, dominios, provincias y distritos (Morrone 2001a, 2004a). En ocasiones, los componentes bióticos mayores corresponden a zonas de transición, localizadas en los límites entre reinos biogeográficos, que representarían eventos mayores de “hibridación” biótica, mediados por cambios evolutivos y ecológicos (Morrone 2004a). Las zonas de transición merecen especial atención, pues más que líneas estáticas representan áreas de interacción biótica intensa. El análisis de las zonas de transición por parte de los biogeógrafos ecólogos posee una orientación mayormente cuantitativa, mientras que para los biogeógrafos evolutivos esta orientación es de índole más cualitativa (Ruggiero & Ezcurra 2003). En los análisis panbiogeográficos, las zonas de transición son detectadas por la presencia de nodos (Escalante et al. 2004). En los análisis biogeográficos cladísticos, las posibles zonas de transición darán resultados conflictivos, pues resultarán áreas hermanas de áreas diferentes.

En México, una regionalización reciente (Morrone, 2004a, 2004b, 2005b) considera dos reinos, una zona de transición, dos regiones, tres dominios y 14 provincias. La región Neártica (reino Holártico) comprende los dominios Californiano (provincias de California y Baja California) y Continental (provincias de Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas). La Zona de Transición Mexicana comprende las provincias de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur. La región Neotropical (reino Holotropical) comprende la subregión Caribeña, con los dominios Mesoamericano (provincias de la Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México y Chiapas) y Antillano (provincia de la Península de Yucatán).

Etapa 4: reconocimiento de cenocrones

Cada componente biótico consiste en un conjunto de entidades que se han integrado a lo largo del tiempo, cada una de las cuales constituye un cenocrón o elemento biótico (Morrone 2005b). Dilucidar cómo y cuándo se integraron los distintos cenocrones que constituyen los componentes bióticos es una de las etapas más complejas de un análisis biogeográfico evolutivo, pues implica integrar los resultados de las etapas precedentes con nuevos análisis y datos. Si bien desde el punto de vista metodológico, componentes y cenocrones son diferentes, en realidad representarían etapas relativas del proceso de cenogénesis. En un momento, dos o más cenocrones se integran, originan un componente y luego de adquirir cierta “estabilidad” en el tiempo este a su vez se comportará como un cenocrón.

Dado que los cenocrones se integran en épocas diferentes, resulta imprescindible incorporar información temporal, para lo que resultan particularmente útiles los análisis de filogeografía intraespecífica, la datación mediante relojes moleculares y el análisis del registro fósil, siendo esto último también importante para detectar extinciones. La existencia de un registro fósil adecuado permite llevar a cabo el rebanado temporal o “time-slicing”, para identificar diferentes “rebanadas” temporales. Para ello, se puede emplear el análisis de parsimonia de endemismos (Rosen 1988), la cladística de áreas (Ebach & Edgecombe 2001) y la cronobiogeografía o análisis de componentes particionado temporalmente (Upchurch & Hunn 2002).

Para México, los estudios filogeográficos son aún incipientes (Cuenca et al. 2003, Hasbun et al. 2005, Mateos 2005, Wuster et al. 2005). Por otra parte, Becerra (2005) ha empleado recientemente una hipótesis filogenética calibrada de *Bursera* (Burseraceae) para estimar el modo en que se han expandido los bosques secos tropicales del sur del país. Morrone (2005b) reconoció para México la existencia de los cenocrones paleoamericano, neártico, neotropical antiguo, mesoamericano de montaña, mesoamericano tropical y antillano.

Etapas 5: formulación de un escenario geobiótico

La última etapa de un análisis biogeográfico evolutivo consiste en explicar la integración de cenocrones y la evolución de los componentes. Para ello, requeriremos de información geológica y tectónica, que nos permita determinar las “oportunidades” para la vicarianza y la dispersión. Esto resulta relativamente complejo, porque la información existente muchas veces es contradictoria y difícil de interpretar.

La evolución tectónica de México es muy compleja, con varios ejemplos de colisión entre placas y otros eventos pobremente comprendidos (Iturralde Vinent & MacPhee 1999, Ortega et al. 2000). Aún falta más información para plantear un escenario geobiótico adecuado.

DISCUSIÓN

Una problemática común a muchos análisis biogeográficos del siglo XX fue la postulación de narraciones explicativas basadas en pocos datos. Las críticas de panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas en este sentido no pueden ser ignoradas. Sin embargo, como biólogos evolutivos sería reduccionista el limitar nuestros análisis biogeográficos a la identificación de trazos generalizados o a la obtención de cladogramas generales de áreas. Creo que deberíamos ir más allá, tratando de “disecar” las complejidades de los problemas biogeográficos. Las etapas planteadas aquí intentan proveer un marco integral para responder distintas preguntas de manera secuencial. Espero que este marco permita resolver de manera más integral la historia biogeográfica de los taxa que habitan un área determinada.

Si aceptamos que diferentes enfoques biogeográficos evolutivos pueden ser integrados dentro de un mismo programa de investigación, el paso siguiente consistiría en integrar la biogeografía ecológica con la evolutiva. Avise (2004) y Riddle (2005) han sostenido recientemente que la biogeografía cada vez emplea más enfoques sintéticos, como la filogeografía (Avise 2000) y la macroecología (Brown 1995, 1999), a la vez que aplica modelos ecológicos y métodos filogenéticos, lo que hace

que la dicotomía entre biogeografía ecológica y evolutiva posea menos sentido. Ello, aunado a un mejor conocimiento geológico y climático, seguramente permitirá desarrollar una biogeografía realmente ecuménica.

AGRADECIMIENTOS

A Analía Lanteri, Rafael Miranda, Paula Posadas, Sergio Roig-Juñent y dos árbitros anónimos, por la lectura crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AVISE JC (2000) Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 447 pp.
- AVISE JC (2004) What is the field of biogeography, and where it is going? *Taxon* 53: 893-898.
- BECERRA JX (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 10919-10923.
- BERMINGHAM E & C MORITZ (1998) Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7: 367-369.
- BREMER K (1992) Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology* 41: 436-445.
- BROWN JH (1995) Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 269 pp.
- BROWN JH (1999) Macroecology: progress and prospect. *Oikos* 87: 3-14.
- BRUNDIN L (1966) Transantarctic relationships and their significance as evidenced by midges. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademien Handlingar (series 4)* 11: 1-472.
- CECCA F (2002) Palaeobiogeography of marine fossil invertebrates: concepts and methods. Taylor and Francis, London, United Kingdom. 365 pp.
- CONTRERAS-MEDINA R & HE LEÓN (2001) Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En: Llorente-Bousquets J & JJ Morrone (eds) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*: 197-211. Las prensas de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- CRAW RC (1988) 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 RC, JR GREHAN & MJ HEADS (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York, New York, USA. 229 pp.
- CRAW RC & P WESTON (1984) Panbiogeography: a progressive research program? *Systematic Zoology* 33: 1-33.
- CRISCI JV (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168.
- CROIZAT L (1958) *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas, Venezuela. 1.731 pp.

- CROIZAT L (1964) Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author, Caracas, Venezuela. 889 pp.
- CUENCA A, AE ESCALANTE & D PIÑERO (2003) Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Molecular Ecology* 12: 2087-2097.
- DARWIN CR (1859) The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London, United Kingdom. 477 pp.
- DAWKINS R (1982) The extended phenotype: the gene as the unit of selection. W.H. Freeman, San Francisco, California, USA. 336 pp.
- DEO AJ & R DESALLE (2006) Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1511-1526.
- DONOGHUE MJ, CD BELL & J LI (2001) Phylogenetic patterns in northern hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Sciences* 162: S41-S52.
- DONOGHUE MJ & BR MOORE (2003) Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43: 261-270.
- EBACH MC & GD EDGEcombe (2001) Cladistic biogeography: component-based methods and paleontological application. En: Adrain JM, GD Edgecombe & BS Lieberman (eds) *Fossils, phylogeny, and form: an analytical approach*: 235-289. Kluwer Plenum, New York, New York, USA.
- EBACH MC & JJ MORRONE (2005) Forum on historical biogeography: what is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography* 32: 2179-2187.
- ELDRIDGE N (1997) Síntesis inacabada: jerarquías biológicas y pensamiento evolutivo moderno. Ciencia y Tecnología, Fondo de Cultura Económica, México, Distrito Federal. 284 pp.
- ELDRIDGE N & SN SALTHER (1984) Hierarchy and evolution. En: Dawkins R & M Ridley (eds) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*: 182-206. Oxford, United Kingdom.
- ESCALANTE T, G RODRÍGUEZ, N CAO, MC EBACH & JJ MORRONE (2007) Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94: 561-565.
- ESCALANTE T, G RODRÍGUEZ & JJ MORRONE (2004) The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 327-339.
- FLORES VILLELA O & I GOYENECHEA (2001) A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. En: Johnson JD, RG Webb & O Flores-Villela (eds) *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*: 171-181. The University of Texas at El Paso, El Paso, Texas, USA.
- GRAY RD (1989) Oppositions in panbiogeography: can the conflict between selection, constraint, ecology, and history be resolved? *New Zealand Journal of Zoology* 16: 787-806.
- HALFFTER G (1962) Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5: 1-17.
- HALFFTER G (1974) Eléments anciens de l'entomofaune Neotropical: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae* 10: 223-262.
- HALFFTER G (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- HASBUN CR, A GÓMEZ, G KOHLER & DH LUNT (2005) Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura quinquecarinata* complex): historical biogeography, species status and conservation. *Molecular Ecology* 14: 3095-3107.
- HENDERSON IM (1991) Biogeography without area? *Australian Systematic Botany* 4: 59-71.
- HENNIG W (1950) Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin, Germany. 370 pp.
- HULL DL (1980) Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-332.
- HUMPHRIES CJ & LR PARENTI (1999) Cladistic biogeography- Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 264 pp.
- ITURRALDE VINENT MA & RDE MACPHEE (1999) Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- KEAST A (1991) Panbiogeography: then and now. *Quarterly Review of Biology* 66: 467-472.
- LAKATOS I (1978) The methodology of scientific research programmes. *Philosophical Papers*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 250 pp.
- LIEBERMAN BS (2000) Paleobiogeography: using fossils to study global change, plate tectonics and evolution. Kluwer Academic Press, New York, New York, USA. 222 pp.
- LIEBERMAN BS (2003) Unifying theory and methodology in biogeography. *Evolutionary Biology* 33: 1-25.
- LIEBHERR JK (1994) Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist* 126: 841-860.
- LLORENTE J, JJ MORRONE, A BUENO, R PÉREZ, Á VILORIA & D ESPINOSA (2000) Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 24: 549-577.
- MARSHALL CJ & JK LIEBHERR (2000) Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- MATEOS M (2005) Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central Mexico. *Journal of Biogeography* 32: 775-780.
- MAYR E (1961) Cause and effect in biology. *Science* 134: 1501-1506.
- MAYR E (1982) The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 974 pp.
- MORRONE JJ (2001a) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- MORRONE JJ (2001b) Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Manuales y Tesis SEA* 3, Zaragoza, España. 148 pp.
- MORRONE JJ (2002) El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61: 1-14.
- MORRONE JJ (2003) Las ideas biogeográficas de Osvaldo Reig y el desarrollo del "dispersalismo" en América Latina. En: Morrone JJ & J Llorente Bousquets

- (eds) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía: 69-74. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- MORRONE JJ (2004a) Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal. 199 pp.
- MORRONE JJ (2004b) La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41-50.
- MORRONE JJ (2005a) Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography* 32: 1281-1284.
- MORRONE JJ (2005b) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- MORRONE JJ & JM CARPENTER (1994) In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10: 99-153.
- MORRONE JJ & JV CRISCI (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- MORRONE JJ & J MÁRQUEZ (2001) Halffter's Mexican transition zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28: 635-650.
- MORRONE JJ & J MÁRQUEZ (2003) Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En: Morrone JJ & J Llorente Bousquets (eds) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía: 217-220. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- MYERS AA & PS GILLER (1988) Biogeographic patterns. En: Myers AA & PS Giller (eds) *Analytical biogeography*: 15-21. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- NELSON G & NI PLATNICK (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York, New York, USA. 567 pp.
- ORTEGA F, RL SEDLOCK & RC SPEED (2000) Evolución tectónica de México durante el fanerozoico. En: Llorente J, E González & N Papavero (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*: 3-59. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- PARENTI LR & CJ HUMPHRIES (2004) Historical biogeography, the natural science. *Taxon* 53: 899-903.
- PIELOU EC (1979) *Biogeography*. Krieger Publishing Company, Malabar, country. 351 pp.
- PINNA MCC de (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- PLATNICK NI & G NELSON (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27: 1-16.
- PLATNICK NI & G NELSON (1988) Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end? *Systematic Zoology* 37: 410-419.
- POPPER KR (1983) *Conjeturas y refutaciones: el desarrollo del conocimiento científico*. Paidós Estudio, Básica, Barcelona, España. 513 pp.
- POPPER KR (1985) *La lógica de la investigación científica*. Tecnos, Colección Estructura y Función, Madrid: 451 pp.
- REIG OA (1962) Las interacciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana* 1: 131-140.
- REIG OA (1981) *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina. 162 pp.
- RIDDLE BR (2005) Is biogeography emerging from its identity crisis? *Journal of Biogeography* 32: 185-186.
- RIDDLE BR & DJ HAFNER (2004) The past and future roles of phylogeography in historical biogeography. En: Lomolino MV & LR Heaney (eds) *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*: 93-110. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- RIDDLE BR & DJ HAFNER (2006) A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66: 435-461.
- RONQUIST F (1997) Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- ROSEN BR (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. En: Myers AA & PS Giller (eds) *Analytical biogeography*: 437-481. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- RUGGIERO A & C EZCURRA (2003) Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: Morrone JJ & J Llorente (eds) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía: 141-154. Las Prensas de Ciencias, Universidad Autónoma de México, Mexico, Distrito Federal.
- SEBERG O (1986) A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Systematic Zoology* 35: 369-380.
- SZUMIK CA, F CUEZZO, PA GOLOBOFF & AE CHALUP (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806-816.
- TASSY P & P DELEPORTE (1999) Hennig XVII, a time for integration, 21-25 septembre 1998, Sao Paulo (Brésil). *Bulletin de la Société Française de Systematique* 21: 13-14.
- UPCHURCH P & CA HUNN (2002) "Time": the neglected dimension in cladistic biogeography? En: Monegatti P, F Cecca & S Raffi (eds) *International conference "paleobiogeography and paleoecology 2001"*. Piacenza and Castell'Arquato 2001, Italy: *Geobios* 35 (mémoire spéciale 24): 277-286.
- VUILLEUMIER F (1999) Biogeography on the eve of the twenty-first century: towards an epistemology of biogeography. *Ostrich* 70: 89-103.
- WALLACE AR (1876) *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface*. Macmillan and Company, London, United Kingdom. 1.110 pp.
- WIENS JJ & MJ DONOGHUE (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- WUSTER W, JE FERGUSON, JA QUIJADA-MASCARENAS, CE POOK, MD SALOMAO & RS THORPE (2005) Tracing an invasion: land bridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical

- rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14: 1095-1108.
- ZINK RM (1996) Comparative phylogeography of North American birds. *Evolution* 50: 308-317.
- ZINK RM (2002) Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology* 42: 953-959.
- ZUNINO M & A ZULLINI (2003) *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México, Distrito Federal. 359 pp.

Editor Asociado: Patricio Camus

Recibido el 24 de octubre de 2006; aceptado el 4 de mayo de 2007