

ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN DE LAS BIOTAS: LA BIOGEOGRAFÍA COMO DISCIPLINA INTEGRADORA

ORIGIN AND BIOTA DISTRIBUTION: BIOGEOGRAPHY AS INTEGRATIVE DISCIPLINE

Ana Leonor Bonilla Rivero

RESUMEN

Aquí se presenta una revisión bibliográfica de los principales aspectos teóricos que representan la base fundamental dentro de cualquier estudio biogeográfico que busque investigar el origen, así como los principales factores que han condicionado los patrones de distribución de las biotas actuales. Seguidamente, se explican con una sencilla base de datos, las herramientas metodológicas para el análisis panbiogeográfico y de biogeografía cladística más empleadas en este tipo de estudio.

ABSTRACT

Here is a literature review of the main theoretical aspects that represent the foundation in any biogeographic study that seeks to investigate the origin and the main factors that have determined the distribution patterns of the current biota. Then, explains with a simple database methodological tools for panbiogeographic and cladistic biogeography analysis most used in this type of study.

Palabras clave: especies, especiación, vicarianza, dispersión, panbiogeografía, biogeografía cladística.

Keywords: species, speciation, vicariance, dispersion, panbiogeography, cladistic biogeography.

INTRODUCCIÓN

El origen y la distribución de las *biotas* actuales constituyen un tópico de gran relevancia en las investigaciones biológicas. El fin último de este tipo de estudios es el planteamiento de hipótesis referentes a aquellos procesos que, a través del tiempo, han dado origen al conjunto de especies que están presentes en un área geográfica en particular (Cracraft, 1994).

Los estudios que faciliten la comprensión de los procesos pasados y presentes que han y/o continúan generando los patrones de distribución

bióticos actuales, deben involucrar la reconstrucción histórica basada en *relaciones filogenéticas* y geográficas (McDowall, 2004). Empezar un estudio de esta naturaleza implica necesariamente utilizar un enfoque multidisciplinario basado en los principios de la *biogeografía histórica* (Nelson y Platnick, 1981) o en los fundamentos de la *filogeografía* (Avice y col., 1987; Avice, 1998), dependiendo del nivel taxonómico elegido para los análisis.

Biota. *Todas las especies de plantas, animales y microorganismos que habitan en una región. Relaciones filogenéticas.* *Se refiere a las relaciones genealógicas que existen entre taxa ancestrales y sus descendientes. En la escuela Sistemática Filogenética estas relaciones se representan*

gráficamente en árboles filogenéticos de ancestría común (Hennig, 1965; Wiley y col., 1991). **Biogeografía Histórica.** Estudio del desarrollo de los linajes y biotas, incluyendo sus orígenes, dispersiones y extinciones (Nelson y Platnick, 1981). **Filogeografía.** Campo de estudio concerniente a los principios y procesos que gobiernan las distribuciones geográficas de linajes genealógicos, especialmente aquellos dentro y entre especies cercanamente relacionados (Avice, 2000).

Ambos enfoques tratan de descubrir los patrones de la historia común de la biota, explorando sus componentes espaciales y temporales, pero a niveles diferentes de la historia evolutiva; mientras que la *biogeografía histórica* define los patrones filogenéticos entre especies y linajes superiores, atribuibles a eventos relativamente antiguos en la historia de la Tierra, la *filogeografía* se refiere al origen y relaciones de los taxa al menor nivel taxonómico, es decir, individuos dentro y entre poblaciones (Zink, 2002). La interpretación usualmente requiere información proveniente de estudios en los campos de la genética molecular, genética de poblaciones, filogenética, demografía, etología y geografía histórica, resultando ser disciplinas integradoras (Avice, 1998). De cualquier manera, existe paralelismo entre la teoría y los métodos utilizados en ambas, ya que se fundamentan en análisis filogenéticos, basados en análisis de taxa únicos (*clados* en el caso de la biogeografía histórica y *especies* en la filogeografía), con la opinión consensuada de que son más robustos cuando múltiples especies o linajes son incluidos en el estudio (Zink, 2002).

Estudios realizados a principios de la década de los 90 han suministrado evidencia de que la diversidad de especies y las distribuciones de las biotas continentales reflejan una larga historia de respuestas a cambios de hábitats producidos por actividad geológica desde hace varios millones de años (tiempo antiguo) así como de los ciclos glaciales e interglaciales desde hace cientos de miles de años (tiempo reciente) (Riddle, 1996). La

documentación de los patrones históricos de *especiación* dentro de los clados componentes de las biotas continentales representa el primer paso en el entendimiento de los procesos de formación de dichas biotas.

Clado. Grupo natural o monofilético, es decir, aquel que incluye a todos los descendientes y a su ancestro común más reciente. Grupo de especies cuyos miembros están más cercanamente relacionados entre sí que con otras especies de otros grupos (Hennig, 1965). **Especie.** Categoría taxonómica fundamental para la clasificación de los organismos.

VICARIANZA VS DISPERSIÓN

Existen dos grandes orientaciones dentro de la biogeografía histórica: la *biogeografía vicariante* y la *biogeografía dispersalista*, orientada la primera hacia los fenómenos de *vicarianza* y la segunda en los *procesos dispersivos* como las principales causas del establecimiento de los patrones de distribución de la biota actual.

Vicarianza. Separación geográfica y aislamiento en subpoblaciones, de una población original, como resultado la acción de diferentes eventos vicariantes. **Eventos vicariantes.** Fenómenos tectónicos, eustáticos, climáticos u oceanográficos que producen el aislamiento geográfico de poblaciones previamente conectadas. **Dispersión.** Movimiento de los organismos fuera de su punto de origen (Lomolino y col., 2006).

Con base en la observación de que la mayoría de las especies no están distribuidas al azar sino agrupadas en áreas de endemismo, Cracraft (1994) señala que la clave para entender la historia de las biotas está en la aplicación de métodos de *biogeografía vicariante*, los cuales intentan establecer concordancias entre las historias espaciales de clados cuyos taxa constituyentes comparten patrones comunes de endemismo. El

hecho de que la distribución de los organismos esté agrupada en áreas de endemismo es una evidencia fuerte de que las biotas están históricamente estructuradas, que presenten relaciones jerárquicas y que las áreas muestren un patrón histórico. Es posible que algunas áreas de endemismo pudieran originarse como resultado de repetidas colonizaciones debidas a desplazamiento a larga distancia, como por ejemplo en las regiones insulares, pero esta situación sería mucho menos probable para las biotas continentales o marinas. En cualquier caso, los métodos de biogeografía vicariante proveen una vía directa para probar esas alternativas.

El enfoque de la *biogeografía dispersalista*, con investigadores como Ernst Mayr y George Simpson entre sus principales exponentes de la época reciente, está basado en cinco principios básicos:

(1) Los taxa superiores se originan en centros de origen, donde ocurre una subsecuente especiación;

(2) El centro de origen de un taxón puede ser estimado por criterios específicos;

(3) La distribución de los fósiles es esencial porque los fósiles más antiguos estarán localizados más cerca del centro de origen;

(4) Las nuevas especies evolucionan y se dispersan, desplazando a las especies más primitivas hacia las áreas periféricas, lejos del centro de origen, donde se encontrarán las especies más apomórficas; y

(5) Los organismos se dispersan tan extensamente como sus habilidades y las condiciones físicas del medio se lo permitan, de manera que taxa derivados desplazan a los taxa primitivos hacia los bordes del intervalo de distribución. La crítica fundamental a esta orientación radica en que este método genera hipótesis irrefutables y específicas para cada taxón en estudio (Wiley, 1981; Morrone y Crisci, 1995).

Las escuelas biogeográficas vicariante y dispersalista son compatibles con el planteamiento de que la especiación alopátrica sea la dominante, pero difieren en cómo se establece la interacción entre dispersión y alopatría. En el paradigma vicariante, la expansión del intervalo de distribución es un evento raro, pero cuando se produce es extensivo y seguido por una serie de eventos de aislamiento alopátricos, interrumpidos por dispersiones al azar muy ocasionales; si el evento de aislamiento afecta a muchos organismos simultáneamente, el proceso generará árboles con topología congruentes.

Los Dispersalistas consideran las expansiones del intervalo de distribución como un fenómeno más común y regular, asumiendo un movimiento unidireccional e idiosincrático de un pequeño número de fundadores en una nueva región seguido por especiación, lo cual podría ocurrir simultáneamente en muchos linajes, de manera de poder explicar la congruencia entre dichos linajes (Zink y col., 2000). Estos mismos autores señalan que probar la existencia de patrones vicariantes jerárquicos requiere un análisis filogenético de múltiples linajes, cada uno conteniendo al menos tres taxa endémicos, escogidos al azar de una única gran región, seguido por la determinación de congruencia de la topología de los árboles. Congruencia normalmente implica una serie de fraccionamientos por eventos vicariantes e incongruencia se explica por dispersión diferencial a través de barreras preexistentes, diferente número de taxa terminales (principalmente si el taxón escogido es de amplia distribución) y por extinciones.

De los planteamientos anteriores se desprende que es fundamental determinar el porcentaje de contribución de los procesos de *vicarianza* y *dispersión*, como mecanismos principales que condicionan la expresión de los procesos dominantes (especiación y extinción) en el origen y diversificación de las biotas, así como el nivel de congruencias entre los patrones de distribución geográfica de la biota y su filogenia (Cracraft y Prum, 1988; Zink y col., 2000).

En su publicación de 1994, Cracraft señala que los estudios del origen y diversificación de especies se pueden enfocar a gran escala, donde prevalecen procesos como especiación y extinción en grandes regiones o continentes, o a menor escala, en comunidades locales, donde las explicaciones se basan en procesos a nivel poblacional (*assembly rules*), pero recalca que los procesos causantes de los cambios a gran escala, también pueden explicar en buena medida los cambios a pequeña escala. El autor define *assembly rules* como patrones no-azarosos en la organización y estructura de las comunidades ecológicas como resultado de inmigraciones selectivas, extinciones o interacciones entre especies. También señala que existen cuatro procesos primarios que pueden ocasionar que se incorporen o eliminen especies de una región y detalla la metodología para determinar cuál sería el proceso imperante en cada caso de estudio. Estos procesos incluyen: (1) *Especiación*; (2) *Extinción*; (3) *Dispersión biótica*; y (4) *Desplazamiento a larga distancia*, estableciendo que la *especiación por vicarianza* de poblaciones ancestrales ampliamente distribuidas y la *dispersión biótica* producen un conjunto de especies “históricamente estructurado” (especies originadas por vicarianza en un área determinada estarán filogenéticamente más cercana o relacionadas que especies hermanas originadas en otra área), mientras que el *desplazamiento a larga distancia* produce un conjunto de especies “históricamente no-estructurado” (distribución amplia pero en forma de parches, ya que los individuos colonizan áreas ecológicamente similares a las que ya habitan, salvando barreras ya existentes) que no concuerda con el tipo de patrón filogenético que se espera obtener.

Especiación. Proceso de formación de nuevas especies. **Extinción.** Desaparición definitiva de una especie o linaje. **Dispersión Biótica.** Fenómeno a nivel poblacional que describe un cambio en el intervalo de distribución espacial de las poblaciones de una especie, por expansión del territorio utilizado en espacios no muy lejanos del

intervalo original de distribución. Desplazamiento a larga distancia. Proceso que describe el desplazamiento de un pequeño número de individuos de una población y que involucra una rápida colonización a través de una barrera de un territorio alejado de su intervalo de distribución original (Cracraft, 1994).

Los patrones de distribución espacial no son el único aspecto a considerar en este tipo de estudio, ya que el conocimiento de la medida del tiempo (*timing*) en que se suceden los eventos puede distinguir los grupos que se diversifican durante el mismo período de tiempo, y que podrían haber experimentado los mismos eventos causales, de aquellos que se han diversificado durante diferentes períodos y que requieren explicaciones causales distintas. Ignorar la información temporal oscurece las conexiones entre los patrones biogeográficos y sus causas subyacentes, ya que se pueden presentar casos de congruencia e incongruencia, que sugieren una causa común o fenómenos específicos de cada linaje, tales como dispersión y extinción, respectivamente. Cuando se trata de pseudo-congruencia se obtienen árboles de igual topología pero desfasados en el tiempo, mientras que pseudo-incongruencia se refiere a aquellos árboles de diferente topología y además, desfasados en el tiempo (Donoghue y Moore, 2003).

Concomitante a la problemática de la información temporal en estudios biogeográficos, surge la inclusión de grupos fósiles en estos análisis como un punto controversial. Lieberman (2002; 2003) plantea que la exclusión de grupos fósiles o la incorporación de grupos con un registro fósil incompleto en un análisis de biogeografía histórica puede conducir a la obtención de árboles artificialmente incongruentes o imprecisos. Por lo tanto, este autor recomienda evitar la inclusión de grupos que hayan existido durante largos períodos de tiempo, que tengan baja diversidad y que muestren un pobre registro fósil. Al respecto, Roy y col. (1996) señalan que la rapidez de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno también puede explicar los agrupamientos anómalos de fó-

siles, ya que las comunidades pueden asociarse más con estos cambios ecológicos que con los macroevolutivos.

ESPECIES Y ESPECIACIÓN

En secciones anteriores se manejó el término *especie* en su sentido más simple: la unidad taxonómica fundamental para la clasificación de los organismos. Ahora bien, definir una especie continúa siendo tema de discusión y controversia; Wiley y Lieberman (2011) presentan una excelente discusión acerca de la consideración de las especies como entes reales o nominales, además de los problemas que se originan dependiendo de la naturaleza que se le adjudique a las especies, como Tipos/Clases, Conjuntos o Individuos. Aunado a lo anterior, es posible encontrar hasta la fecha una multiplicidad de *Conceptos de Especie*, dependiendo de la orientación y área de cada investigador. Entre los conceptos más utilizados o aceptados destacan el *Tipológico*, el *Biológico*, el *Evolucionario*, el *Filogenético* y las *Unidades Evolutivamente Significativas*.

Conceptos de Especie. Tipológico: *los individuos son meramente la expresión del mismo tipo, sin ninguna relación especial entre ellos. Las variaciones son el resultado de manifestaciones imperfectas de las ideas implícitas en cada especie. En la tradición filosófica del Esencialismo (Platón, Aristóteles, Linnaeus, etc).* **Biológico:** *grupos de poblaciones que, de hecho o potencialmente, se reproducen entre sí y que están reproductivamente aislados de otros grupos.* **Evolucionario:** *una especie evolutiva es un linaje único de poblaciones de ancestros-descendientes, el cual mantiene su identidad de otros linajes y tiene su propia tendencia evolutiva y destino histórico.* **Filogenético:** *una especie es el grupo de organismos individuales diagnosticable más pequeño, dentro del cual existe un patrón parental de ancestros y descendientes (Mayr, 1940; Wiley, 1978; Simpson, 1961; Cracraft,*

1983, citados por Wiley y Lieberman, 2011). **Unidades Evolutivamente Significativas:** *grupos de poblaciones históricamente aisladas y recíprocamente monofiléticas para los alelos del ADNm y que muestran divergencia significativa para alelos de los loci nucleares (Moritz, 1994).*

Cada una de estas propuestas tiene sus ventajas y desventajas (de Queiroz y Donoghue, 1988; Cracraft, 2000), ya que algunos conceptos destacan únicamente las condiciones reproductivas, sin considerar a los organismos de reproducción asexual (por ejemplo, el Biológico), otros incluyen el fundamento histórico-evolutivo eliminando la limitación anterior pero con supuestos problemas de operatividad (por ejemplo, el Evolucionario) o con proyecciones sobreestimadas del número de especies al basar los análisis en muy pocos o un único *carácter apomórfico* (por ejemplo, el Filogenético).

Más recientemente, gracias a los avances de las técnicas moleculares, se desarrolla el concepto de *Unidades Evolutivamente Significativas*, utilizado principalmente con fines de manejo poblacional en aquellos casos donde las especies identificadas como válidas incluyen múltiples linajes evolutivos geográficamente distintos o no representan un grupo monofilético de poblaciones (Riddle y Hafner, 1999). Dentro del concepto de *Unidades Evolutivamente Significativas* se presenta una condición fundamental que debe alcanzarse, la *monofilia recíproca*, definida en el contexto de un modelo de evolución mitocondrial (herencia materna únicamente) que explica cómo pueden resultar incongruencias entre árboles de genes y árboles de especies. Se dice que dos poblaciones o especies serán *recíprocamente monofiléticas* si, para un dado árbol de genes, los alelos dentro de cada población han *coalescido* hacia un linaje monofilético con respecto a la otra población (Futuyma, 2005; Lomolino y col., 2006). Bajo este modelo, los análisis filogenéticos de secuencias de nucleótidos del ADNm de ejemplares representantes de períodos tempranos en la historia de especies hermanas puede

producir árboles que sugieran *polifilia* y luego *parafilia* de una o ambas especies. Sólo después de suficiente extinción de *haplotipos* complementarios, las especies serán nuevamente monofiléticas respecto una de la otra y los árboles de genes reflejarán la historia de las especies; este proceso es referido como *lineage sorting*, es decir, extinción estocástica de linajes de haplotipos ancestrales en una población (Kizirian y Donnelly, 2004). Los autores reconocen que el concepto es útil al describir algunos patrones de la evolución de haplotipos, pero indican que como criterio para reconocer unidades de diversidad biótica posee deficiencias teóricas.

Carácter apomórfico. Presente en los descendientes. **Carácter plesiomórfico.** Presente en el ancestro (Wiley y col., 1991). **Haplotipo.** Un alelo haploide para un gen o grupos de genes fuertemente ligados. **Coalescencia.** El punto en el tiempo (tiempo absoluto o generacional), en un árbol de genes, en el cual dos linajes de alelos divergen de un linaje ancestral. **Polifilia.** Condición en la cual el ancestro común más cercano se ubica en otro taxón. **Parafilia.** Condición en la que uno o más de los descendientes de un ancestro común reciente están excluidos del grupo interno (Wiley y col., 1991).

En su recopilación sobre diferentes evaluaciones de los conceptos de especie, Wiley y Lieberman (2011) indican que el concepto de especie más acorde con los preceptos de la sistemática filogenética es el Concepto Evolucionario de Especie, irónicamente definido por Simpson, un sistemático evolucionario, y presentan un resumen de los argumentos a favor del mismo, con dos justificaciones muy robustas:

- (1) Las especies son tratadas como linajes; y
- (2) Las especies son vistas como linajes que evolucionan independientemente.

Con base en lo anteriormente expuesto resulta indiscutible la dificultad de definir *especiación*,

en virtud de la multiplicidad de conceptos de especie y de los posibles tipos de especiación asociados. Desde los años 40 del pasado siglo hasta la fecha, la importancia relativa de los diversos modos de especiación reconocidos en zoología ha sido un tema altamente controversial (Mallet, 2001), debatiéndose entre los investigadores inclinados hacia la especiación alopátrida por vicarianza como la principal causa de formación de nuevas especies y aquellos que defienden la predominancia de la *selección natural*.

La Selección Natural es el mecanismo que favorece a ciertos fenotipos bajo determinadas condiciones ambientales, produciendo supervivencia y reproducción diferencial de los individuos dentro de una población. La acción de la selección natural dependerá del nivel de heterogeneidad del ambiente, comprendiendo tres tipos básicos: la Estabilizadora, que actúa en ambientes homogéneos, y las Disruptiva y Direccional, que pueden ejercer su acción únicamente en ambientes heterogéneos; como resultados, la primera ocasiona un incremento en la diversidad biológica al promover el establecimiento de ambos fenotipos extremos, mientras que las dos restantes básicamente mantienen, o inclusive disminuyen, la diversidad existente al favorecer a un único fenotipo a expensas del resto y al mantener los fenotipos promedio, respectivamente (Hartl y Clark, 1997). Como resultado de la selección natural, se habla comúnmente de adaptación al medio. Al referirse al término adaptación también es común confundirlo con procesos de aclimatación, teniendo que ver éste último con la facultad de algunos individuos de sobrevivir temporalmente en un ambiente muy diferente de su hábitat natural, no implicado que esta facultad tenga algún rasgo heredable. En sentido evolutivo, los caracteres adquiridos vía selección natural, y que le confieren alguna ventaja al grupo (especie, linaje, etc) que los posee, son los que presentan ventajas adaptativas (aptaciones). Para ser más

estrictos con la terminología, Gould y Vrba (1982) restringen el término adaptación sólo para aquellos caracteres ventajosos que han mantenido su función original, mientras que los caracteres que han cambiado de función a través de la evolución del grupo, son denominados exaptaciones.

No solamente la Selección Natural puede ser factor de diversificación de la biota, también existen cambios **selectivamente neutros** regidos por mecanismos de deriva génica al azar y por las mutaciones. Por mutación se entiende cualquier cambio en el material genético. Éstas, con una tasa cuantitativa total teórica aproximada de 10^{-2} mutaciones. gameto. carácter. generación y acompañada de abundante pleiotropía, pueden alcanzar un nivel suficiente para mantener cierta cantidad de variación heredable para caracteres poligénicos en grandes poblaciones, bajo un efecto considerable de selección estabilizadora (Lande, 1980). La Deriva Génica al Azar comprende cambios al azar dentro del patrón de frecuencias alélicas de una población (Hartl y Clark, 1997); el efecto de este proceso se hace más evidente en poblaciones pequeñas aisladas, donde la variación azarosa de la frecuencia de un alelo igualmente puede resultar en delección o fijación del mismo, ya que en poblaciones grandes, la panmixia tiende a mantener las frecuencias originales de los alelos y contrarrestar la tendencia a la variación producida por la deriva.

El **Seleccionismo** propone que la tasa de supervivencia y reproducción, así como la transmisión del material genético a la siguiente generación, están determinados fundamentalmente por el ambiente (Mayr, 1969), mientras que el **Neutralismo** establece que la mayoría de las mutaciones son adaptativamente equivalentes, es decir, son efectivamente neutras y no afectan el valor adaptativo del organismo portador (Kimura, 1968).

En su más sencilla expresión, la especiación es la formación de nuevas especies. En lenguaje evolutivo, puede definirse como la emergencia de nuevos linajes a partir de especies ancestrales (Funk y Brooks, 1990), en las cuales se han desarrollado mecanismos de aislamiento reproductivo (Futuyma, 2005). Larson (1989) define a la especiación como un evento histórico que impone una intrínseca cercanía reproductiva en la población que está evolucionando y añade que a través de este evento, parte de la población se hace genéticamente independiente de aquellos con los cuales había sido anteriormente compatible, resultando así una nueva línea evolutiva a partir de dicho linaje.

Los tipos de especiación se ha establecido tradicionalmente con base en argumentos geográficos (Endler, 1977), partiendo de dos tipos o modos extremos: *simpatria* y *alopatria*. La especiación de tipo simpátrida se presentan cuando surgen nuevas especies de poblaciones que no estaban segregadas geográficamente, mientras que la especiación alopátrida o vicariante resulta de la separación física (por la aparición de una barrera) de una población relativamente grande de una especie ancestral y el establecimiento de linajes independientes de cada una de ellas (Nelson y Platnick, 1981). Un tipo especial de especiación en condiciones de simpatria es la especiación *parapátrida*, que se presenta cuando las especies evolucionan como poblaciones contiguas en un *clino* continuo (Bush, 1975); en 1938, Huxley definió clino como el gradiente de un carácter medible.

Diversos autores consideran dos vías por las cuales se pueden presentar casos de especiación alopátrida: por *subdivisión* de una gran población ancestral en dos o más poblaciones relativamente grande y a partir de cambios genéticos drásticos por reducción de la variabilidad genética (*efecto fundador*) en pequeñas poblaciones periféricas aisladas de la gran población ancestral (Bush, 1975; Lande, 1980; Futuyma, 2005). Los mecanismos operantes en cada caso serán diferentes, ya que la divergencia entre dos o más

subpoblaciones de gran tamaño estará condicionada a su establecimiento en ambientes diferentes, mientras que en pequeñas poblaciones aisladas la *deriva génica al azar* será determinante como causal de divergencia.

En la especiación *simpátrida*, la etapa crucial es el establecimiento de un polimorfismo estable en un ambiente heterogéneo (Maynard-Smith, 1966) y el surgimiento de ciertos mecanismos de aislamiento reproductivo (Bush, 1975). La *selección disruptiva* (por *adaptación* a dos o más ambientes diferentes) y los cambios o rearrreglos cromosómicos (*aneuploidía* o *poliploidía*) son los mecanismos principales propuestos en la especiación simpátrida. Otros patrones de divergencia involucrados en la formación de especies con un origen simpátrido son los factores temporales, químicos (feromonas) y simbióticos, la *hibridación* y la poliploidía (Bush, 1975).

Aneuploidía. Formación de un nuevo arreglo cromosómico resultante de un incremento o decremento del número de cromosomas por un par. ***Poliploidía.*** Condición de poseer tres o más juegos de cromosomas. ***Hibridación.*** Producción de descendientes por parentales de dos especies, poblaciones o genotipos diferentes (Hartl y Clark, 1997).

La especiación *parapátrida*, asociada con la formación de clinos, se asemeja a la especiación alopátrida por efecto fundador, pero difiere de ésta en tres aspectos básicos: (1) no requiere aislamiento espacial, (2) los niveles de tolerancia a un amplio intervalo de condiciones ambientales (*vagilidad*) son muy bajos y (3) los mecanismos de aislamiento reproductivo se adquieren simultáneamente con la explotación de un nuevo hábitat por individuos genéticamente únicos (Bush, 1975).

Además de los modos de especiación geográfica antes expuestos, existen otros enfoques que no contemplan los patrones de distribución geográfica de las especies; por ejemplo, White (1978) propone nueve tipos de especiación basado fundamentalmente en estudios cromosómicos:

3 tipos alopátridos, 3 semi-geográficos, 1 simpátrido, especiación por poliploidía y especiación asexual. Por el contrario, Templeton (1980) realiza una clasificación de la especiación basado principalmente en las fuerzas y mecanismos genéticos que fundamentan la evolución de las barreras de aislamiento, y plantea que las consideraciones geográficas son también importantes, pero sólo como soporte y no como definición primordial de especiación. Este último autor propone la Taxonomía Mecanística de la Especiación, con dos mecanismos básicos: *Transiliencia* y *Divergencia*. En la *Transiliencia* la especiación se presenta cuando dos o más poblaciones que experimentan fuerzas selectivas similares se aíslan reproductivamente debido a la ruptura de al menos uno de los complejos de genes coadaptados; comprende a su vez tres tipos: Genética, Cromosomal e Hibridación. En la *Divergencia*, las barreras aislantes evolucionan en una forma continua, con alguno de los tipos de selección natural como principal fuerza modeladora; comprende la Divergencia Adaptativa, Clinal y de Hábitat.

MÉTODOS DE ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICOS

Los métodos de análisis biogeográficos básicamente se dividen en dos grandes categorías: panbiogeografía y biogeografía cladística. A pesar de que ha existido gran controversia entre los investigadores inclinados hacia alguno de los dos enfoques, estos métodos no tienen porqué ser excluyentes. Al respecto, Morrone (2004) propuso que los análisis biogeográficos, al igual que los sistemáticos, pueden ser enfocados bajo los conceptos de homología primaria y secundaria, donde la primera se refiere a la formulación de una hipótesis sobre una historia biogeográfica común, mientras que la segunda compara cladogramas taxonómicos de áreas para obtener un cladograma general de áreas; bajo esta concepción, el mismo autor señala que la panbiogeografía trata con la homología biogeográfica primaria mientras que la biogeografía cladística trata con la secundaria. Autores como Morrone y Crisci (1995) y

Morrone (2004; 2007) han argumentado que los métodos panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos se pueden aplicar en etapas sucesivas de un mismo análisis.

Con miras a ensayar este enfoque integrador, a continuación se presenta un resumen de las metodologías más comúnmente empleadas en estudios biogeográficos, mediante el desarrollo de un ejemplo sencillo, donde una misma matriz de datos se empleará en análisis panbiogeográficos y cladísticos. El primer paso, y quizás el más complicado, es el establecimiento de las matrices de *área x taxón* del grupo y región en estudio (Tabla 1); estas matrices deben contener los taxa válidos y su correspondiente localización geográfica. Si la región a estudiar corresponde a un área geográfica extensa, el análisis será más sencillo puesto que la localización de los taxa se definirá de manera más global; pero si la región es restringida, el análisis se complica debido a que es imperante conocer la distribución de los taxa de forma muy particular y específica. A los fines de componer estas matrices, además de datos propios que genere el investigador, se emplean datos contenidos en los museos de historia natural, la información de trabajos publicados sobre inventarios y bases de datos de acceso libre por internet.

Tabla 1. Ejemplo de matriz de datos *área x taxón*. Datos de presencia (1) o ausencia (0) de diez taxa distribuidos en siete áreas geográficas.

Áreas	TAXÓN									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
B	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
C	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
D	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
F	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1
G	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1

1. Análisis Panbiogeográfico:

1.1. Reconstrucción Manual. Trazos Individuales, Trazos Generalizados y Nodos. El establecimiento de Trazos Individuales y Trazos Generalizados (según Croizat, 1976) con sus correspondientes Nodos, representa el primer paso dentro de un análisis con enfoque panbio-geográfico; este análisis permite determinar aquellas áreas geográficas en las que se encuentra presente actualmente un taxa en particular y las posibles conexiones históricas de dichas áreas. Un *Trazo Individual* es la unidad básica de un estudio panbiogeográfico, constituyendo las coordenadas primarias de un taxón en el espacio, mientras que un *Trazo Generalizado* resulta de la superposición de trazos individuales que conectan áreas de distribución; los *Nodos* son áreas complejas donde dos o más trazos generalizados se superponen (Morrone, 2004).

Los Trazos Individuales, los Trazos Generalizados y los Nodos se determinan comúnmente siguiendo el Método de Trazado Manual definido por Croizat (1958; citado por Croizat, 1976), delineando sobre un mapa las coordenadas geográficas primarias de cada taxón (especie) a fin de establecer los trazos individuales. El método establece que una vez que se definen los puntos geográficos sobre el mapa, se comienzan a unir con un trazo o línea recta los dos puntos que se encuentren más cercanos y se continúa sucesivamente uniendo con trazos hasta el siguiente punto más cercano. Dependiendo de la información disponible y del nivel taxonómico del estudio, han sido sugeridos tres criterios básicos para establecer la orientación de los trazos individuales, discutidos por Morrone (2004). Siguiendo el criterio de designación de la línea de base (a nivel específico) se identifican las condiciones geológicas/geográficas que hayan podido determinar divisiones geológicas, climáticas o de continuidad del hábitat, y se interpreta como el sitio de localización de la biota ancestral. En el caso de taxa supraespecíficos, se puede emplear el esquema de relaciones filogenéticas propuesto para el grupo para orientar los trazos individuales, desde los

taxa ancestrales hacia los más derivados, así como el criterio de los centros de masa, definidos como los núcleos de mayor riqueza de especies dentro del intervalo de distribución del taxón superior. Sin embargo, teniendo en cuenta la dificultad de determinar en algunos casos las secuencias de los eventos geológicos, la ciclicidad que se presentaría al incorporar la información filogenética en el análisis primario si se quiere luego contrastar con uno secundario y la poca precisión del concepto de centros de masa, el mismo autor no recomienda la orientación de los trazos individuales, debido a las limitaciones que tienen estos criterios para su correcta aplicación.

Los Trazos Individuales obtenidos para cada una de los taxa, se agrupan en Trazos Generalizados de acuerdo con su similitud. Seguidamente, los Trazos Generalizados se comparan para determinar la superposición de los mismos; aquellas localidades donde coincidan dos o más Trazos Generalizados se definen como Nodos Generalizados (Henderson, 1989). El ejemplo de la Figura 1 muestra los Trazos Individuales y los Trazos Generalizados obtenidos para las 7 áreas y los 10 taxa de la matriz de la Tabla 1. Se muestran dos Trazos Generalizados: entre las áreas A-B, y entre las áreas E-F-G; en este último grupo de áreas se produce la intersección de más de 2 trazos generalizados en la localidad F, constituyendo un Nodo.

La determinación de los trazos generalizados, así como la identificación de los Nodos, siguiendo el método de trazado manual, puede ser un proceso muy subjetivo, ya que el concepto de Trazos Generalizados no establece ninguna pauta estricta para ello. Al respecto, Henderson (1989) propuso una medida de modalidad equivalente a la densidad de los vértices; este autor denomina vértices a las conexiones que presenta un taxón dado, donde Grado 1 implica una sola conexión y se asocia con los taxa limítrofes en la distribución geográfica analizada; Grado 2, si los taxa presentan dos conexiones, siendo la mayoría dentro del árbol; y Grado 3 correspondería a aquellos taxa con tres o más conexiones. Los Nodos son lími-

tes biogeográficos dinámicos donde diferentes fragmentos de biotas ancestrales remanentes entran en contacto; éstas son áreas compuestas ya que representan la intersección de diferentes historias biogeográficas y ecológicas (Katinas y col., 2004). Los nodos han sido interpretados como áreas de convergencia geobiótica y se consideran como uno de los aportes más importantes de este enfoque (Morrone, 2004).

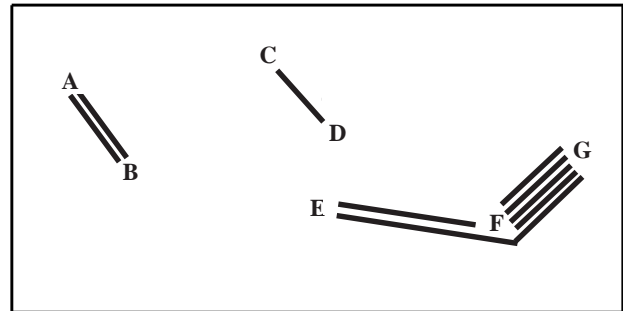


Figura 1. Ejemplo de Trazos Individuales, Trazos Generalizados y Nodos definidos por la matriz de distribución de taxa presentados en la Tabla 1. Áreas: A-G. Nueve trazos individuales, ya que el Taxón 9 sólo se encuentra en la localidad A

1.2. Matrices de Conectividad. El tipo más simple de matriz aplicable a un análisis de trazos es una matriz de conectividad o adyacencia. Las matrices de conectividad son matrices de $n \times n$ donde n son los puntos o localidades sobre un gráfico, que permiten la comparación cuantitativa de los trazos de un grupo taxonómico, así como la determinación de los valores nodales en cada localidad o área de distribución (Craw, 1989).

1.3. Compatibilidad de Trazos y Árboles de Tendido Mínimo. El análisis de compatibilidad de caracteres es un método cuantitativo, en el cual los trazos individuales son codificados y representados en una matriz de *área x trazos*; a esta matriz se le aplica un algoritmo (por ejemplo el programa Phylip) para calcular los *clique* más grandes de trazos compatibles, que representan los trazos generalizados que conecta las áreas en estudio. Finalmente, estos trazos se trazan sobre un mapa para identificar las líneas de base, así

como aquellos que no forman parte de los clique más grandes y se comparan ambos mapas para identificar incongruencias (Craw, 1989).

Los trazos individuales pueden ser equiparados con un *Árbol de Tendido Mínimo* (ATM) (*minimal-spanning tree*), según la Teoría de Grafos, donde los puntos representan el conjunto de localidades para un taxón dado, unidos de modo que la suma de todas las distancias entre ellos sea mínima (Page, 1987). La metodología detallada por Craw (1989) consiste en:

(1) calcular los trazos (por ejemplo, Figura 1) o árboles de tendido mínimo para el grupo en estudio, a partir de una matriz binaria (1 = presencia; 0 = ausencia) de *área x taxón*;

(2) construir una matriz general de conectividad (con o sin direccionalidad) a partir de los árboles de tendido mínimo (Tabla 2);

(3) sumar los valores de las filas de la matriz general de conectividad de manera de establecer el valor nodal para cada localidad;

(4) sumar los valores nodales individuales y dividir por el número de localidades para calcular el valor nodal promedio; y

(5) definir como Nodos aquellas localidades con valores nodales individuales mayores que el promedio. En la metodología de los árboles de tendido mínimo, el cálculo de los nodos se simplifica y se reduce notablemente la subjetividad implícita en el método de trazado manual. En el ejemplo, el área F constituye un Nodo porque su valor nodal individual (2) es mayor que el promedio (1,14).

1.4. Análisis de Parsimonia de Endemismos. Estudios panbiogeográficos más cuantitativos se realizan mediante el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE por su sigla en inglés), que establece que aquellas áreas soportadas por dos o más taxa se definen como clados monofiléticos y se consideran Áreas de Endemismo.

Tabla 2. Matriz general de conectividad a partir de los Trazos Generalizados de la Figura 1. Se incluyen los valores nodales por localidad y el promedio.

Áreas	ÁREAS							Nodos
	A	B	C	D	E	F	G	
A		1						1
B	1							1
C				1				1
D			1					1
E						1		1
F					1		1	2
G						1		1
Valor Nodal Promedio =								1,14

El PAE es una metodología que permite clasificar áreas o localidades (análogo de taxa) por sus taxa compartidos (análogo de caracteres) de acuerdo con la solución más parsimoniosa (menor número de pasos) (Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995; Lomolino y col., 2006; Posadas y col., 2006). Consiste de la construcción de matrices de *área x taxón*, en las que se añade un área donde teóricamente no se encuentra ninguna de las especies (código “0” para todas), funcionando como “área externa” (análogo de *out-group* o grupo externo) (Tabla 3). Luego se realiza un análisis cladístico de máxima parsimonia, mediante cualquier programa con opción de parsimonia para caracteres discretos (1-0). Este ejemplo se analizó con el programa PAST, versión 2.07 desarrollado por Hammer y col. (2001) y se calculó el árbol de consenso estricto en los casos que se obtuviese más de un árbol igualmente parsimonioso (Figura 2). En el cladograma de áreas resultante, las dicotomías terminales representan dos áreas en las cuales han ocurrido los intercambios bióticos más recientes (Morrone y Crisci, 1995). A pesar de que el método PAE sugiere eliminar del análisis aquellas especies que están presentes en una sola área, la inclusión de

los taxa únicos (autapomorfías) no alteran la topología de los árboles obtenidos según el método de máxima parsimonia. En el ejemplo, el cladograma de áreas resultante por consenso estricto, mostró tres dicotomías terminales: C+D F+G, A+B. Solamente los clados F+G y A+B constituyen áreas de endemismo, ya que están soportados por 4 y 2 sinapomorfías, respectivamente; el clado C+Dno representa un área de endemismo debido a que sólo los relaciona una sinapomorfía (taxón 5) y el método indica que deben ser 2 o más sinapomorfías.

Tabla 3. Matriz de *área x taxón*, con un área externa añadida como referencia.

ÁREAS	TAXÓN									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Externa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
B	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
C	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
D	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
F	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1
G	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1

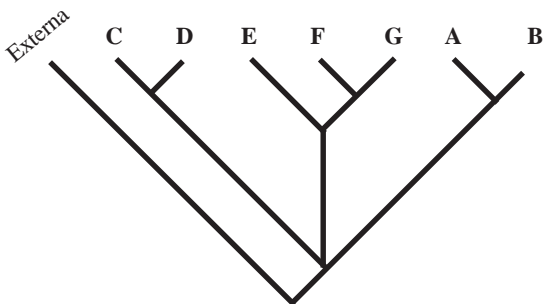


Figura 2. Cladograma de áreas (consenso estricto) obtenido con los datos de la matriz representada en la Tabla 3.

El método PAE ha recibido considerables críticas, donde resalta la capacidad únicamente descriptiva del método y las diferencias que se

obtienen si se definen áreas artificiales (cuadrículas) o áreas naturales, así como también el tamaño de las mismas. Incluso, el concepto de área de endemismo ha sido bastante debatido, llegando a sugerirse el cambio del nombre de endemismo por distribución, a fin de evitar confusiones al respecto. Hausdorf (2002) y Nihei (2006) han publicado recientemente revisiones críticas acerca de los conceptos, definiciones de las unidades y métodos utilizados en panbiogeografía.

2. Análisis de Biogeografía Cladística. Los análisis de biogeografía cladística tienen su base fundamental en la comparación de patrones filogenéticos de grupos naturales o monofiléticos con los patrones de distribución geográfica, a fin de poder proponer hipótesis que reflejen más fielmente la historia evolutiva de los grupos en estudio (Morrone y Crisci, 1995; Brooks y col., 2001; Bouchard y Brooks, 2004). Diferentes autores argumentan que, al contrario de los métodos panbiogeográficos que son básicamente descriptivos, los métodos de biogeografía cladística sí pueden ser explicativos. Si bien parecieran contar con una base teórica más sólida que los métodos panbiogeográficos, estos métodos también han estado sujetos a críticas, revisiones y mejoramiento constante desde sus propuestas iniciales. La tendencia actual es integrar la información obtenida de ambos enfoques, de manera de ampliar la visión global que todo estudio biogeográfico debería tener.

Ebach y Humphries (2002) citan entre los métodos de biogeografía cladística más utilizados a los *Supuestos 0, 1 y 2*, al análisis de subárboles y a la Parsimonia de Brooks, precisando que tales métodos deberían buscar *descubrir* las congruencias entre áreas más que *generarlas*. Ahora bien, tal como lo plantean Morrone y Crisci (1995), el análisis cladístico puede complicarse por la presencia de taxa de amplia distribución, las áreas ausentes y las distribuciones redundantes: bajo el *Supuesto 0* los taxa de amplia distribución se convierten en sinapomorfías de las áreas que ellos habitan de manera que las

relaciones de áreas son consideradas monofiléticas (áreas hermanas). El *Supuesto 1* permite que las relaciones de áreas sean mono o parafiléticas en términos del taxón extendido que las habita. Bajo el *Supuesto 2*, cada presencia es tratada separadamente y puede “moverse” sobre el cladograma de áreas resuelto, de manera que las áreas pueden ser mono, para o polifiléticas. Las áreas ausentes son tratadas como no-informativas bajo los *Supuestos 1 y 2*, y como primitivamente ausentes bajo el *Supuesto 0*; Los *Supuestos 0 y 1* consideran que si dos taxa están presentes en la misma área la presencia de ambas es válida, mientras que bajo el *Supuesto 2*, cada presencia es considerada separadamente.

El método de análisis de sub-árboles libres de paralogía permite construir sub-árboles a partir de un cladograma taxón-área comenzando desde cada nodo (taxón) terminal hasta la base del cladograma; un nodo que relacione organismos que se solapan en su distribución es denominado *parálogo* y generalmente no está asociado con información geográfica. Para descubrir un sub-árbol a partir de un cladograma taxón-área se agrupan en un mismo nodo, parte de las áreas redundantes en las cuales se puede eliminar la paralogía (Andersen, 1998).

El método de Parsimonia de Brooks (BPA por su sigla en inglés) es una de las metodologías más conocidas y empleadas dentro del enfoque cladístico. Consiste en un análisis de parsimonia de Wagner de cladogramas de áreas que son codificados y analizados como caracteres; se basa en el *Supuesto 0* pero manejando las áreas ausentes como no-informativas en lugar de primitivamente ausentes (Morrone y Crisci, 1995). Este método ha recibido críticas fundamentado en su condición de generar congruencias más de descubrirlas (Ebach y Humphries, 2002) y en la no-independencia de la codificación de los caracteres (Carpenter, 1992 citado por Morrone y Crisci, 1995). A continuación, se utilizará el método BPA se utilizará, a fin de demostrar la implementación de un análisis cladístico con el mismo grupo de datos empleado para los análisis panbiogeográficos.

2.1. Análisis de Parsimonia de Brooks Primario. Para el análisis BPA siguiendo la metodología detallada en Brooks y col. (2001), Bouchard y Brooks (2004) y Lomolino y col. (2006), inicialmente se obtiene el cladograma general de áreas (BPA primario) a fin de establecer el posible patrón general de relaciones entre las áreas en estudio (BPA primario); para ello, se elabora una matriz en código binario (“0” ausencia; “1” presencia) de *área x carácter* (Tabla 4), a partir de la numeración de los taxa sobre el cladograma de relaciones filogenéticas de cada taxón (Figura 3).

Los taxa se numeran en orden consecutivo, comenzando por los taxa terminales y siguiendo con los ancestros hipotéticos; para este análisis sí se toman en cuenta aquellos taxa presentes en una sola área. Aquellas áreas que carezcan de miembros de algún clado se codificaron como datos faltantes y se representaron en la matriz con el símbolo “?”.

Seguidamente, se sustituye cada taxa (especie) por el(las) área(s) geográfica(s) donde se localiza y se calcula el cladograma general de áreas, donde se distribuyeron los caracteres (taxa y ancestros) (Figura 4). Esta distribución de caracteres permite identificar en primera instancia las posibles inconsistencias (homoplasias) en las relaciones entre las áreas en estudio. Este cladograma general de áreas se considera como la hipótesis del patrón general de distribución geográfica de la biota de la región.

El método BPA plantea como hipótesis nula que los patrones de distribución de los taxa en una región fueron producidos por especiación vicariante (Brooks y col., 2001; Bouchard y Brooks, 2004). La condición de vicarianza simple se cumple únicamente cuando el cladograma general de áreas es completamente congruente con los cladogramas de áreas de cada uno de los taxa estudiados (Figura 4). Finalmente, se espera como resultado una hipótesis de la historia de las áreas que habitan y de los eventos de especiación de los taxa analizados.

2.2. Análisis de Parsimonia de Brooks Secundario. Si en el cladograma general de áreas se obtienen homoplasias (tal como en la Figura 4), se continúa con el análisis BPA secundario, el cual facilita la identificación y representación de las excepciones al patrón general, fundamentalmente bajo cuatro categorías:

- (1) Clados únicos con especies indicando diferentes relaciones de áreas;
- (2) Múltiples clados indicando diferentes relaciones entre las mismas áreas;
- (3) Clados únicos con especies de amplia distribución; y
- (4) Múltiples clados con especies de amplia distribución (Brooks y col., 2001).

Este análisis se genera a partir del cladograma general de áreas generado en el BPA primario, determinando el número mínimo de duplicaciones de áreas necesarias para eliminar todas las homoplasias identificadas. Este procedimiento permite resolver todas las ambigüedades que se detectaron durante el análisis de parsimonia, generando una nueva matriz que contiene las áreas

originales y las duplicadas, para construir el cladograma general de áreas definitivo, el cual debe reflejar la propuesta de los eventos evolutivos (vicarianza o dispersión) que lo explican.

Para el ejemplo, se propone la vicarianza como principal proceso que originó los dos grandes clados y luego se produciría una especiación post-vicarianza entre los dos clados (A+B), (C+D) y (F+(G+E)) y se muestran en la Figura 5 como líneas sólidas grises; en el caso de este último clado se sugiere una dispersión desde F hacia G para el origen del taxón numerado como 5, por lo cual se duplica el área E (en la misma Figura se simboliza como E1 con una línea punteada gris).

CONCLUSIONES

La biogeografía se muestra como una disciplina integradora toda vez que debe manejar simultáneamente diversos tipos de información a fin de lograr una buena interpretación de los resultados obtenidos; no es posible proponer una hipótesis acerca del origen y de los factores condicionantes de los patrones actuales de distribución de las biotas, sin tener el conocimiento de la certeza taxonómica de los linajes en estudio, de su localización geográfica, de sus relaciones genealógicas y de los procesos geomorfológicos que se han sucedido en el área de distribución de los mismos.

Al comparar la información obtenida a partir de las metodologías empleadas en esta revisión, se observó que el PAE, a pesar de no tener como pre-requisito la información filogenética, en el ejemplo expuesto en este trabajo coincide con los trazos generalizados y nodos determinados manualmente en la determinación de las áreas que han compartido más recientemente sus biotas. Seguidamente, si la información de la distribución geográfica de estos mismos taxa se cruza con la hipótesis de relaciones filogenéticas del grupo y con el conocimiento de la historia geológica de la región, es posible entonces proponer cuáles han sido los factores dominantes, entre vicarianza y dispersión, durante los procesos de origen y distribución de dichos taxa.

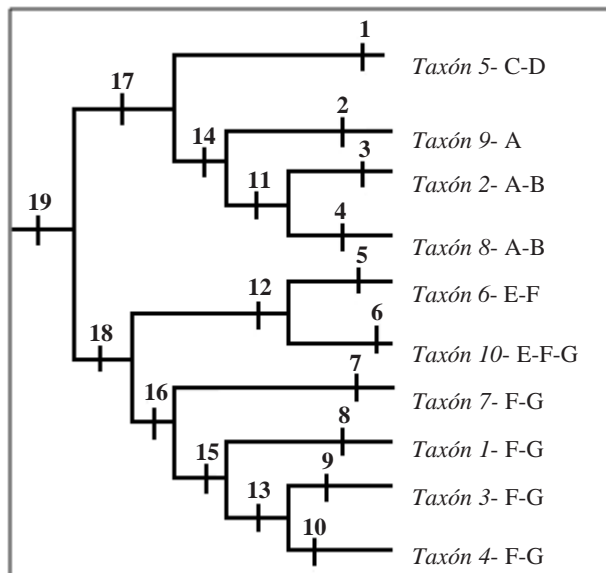


Figura 3. Esquema de relaciones filogenéticas hipotético de los Taxa 1 al 10, en las áreas A – G.

Tabla 4. Matriz con la distribución geográfica de los taxa analizados. Se representan las relaciones filogenéticas entre las especies, en código binario.

ÁREA	CARÁCTER																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Externa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	1	?	1
B	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	?	?	1	?	1
C	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	1	?	1
D	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	1	?	1
E	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	?	1	0	?	0	0	?	1	1
F	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	?	1	1	?	1	1	?	1	1
G	?	?	?	?	0	1	1	1	1	1	?	1	1	?	1	1	?	1	1

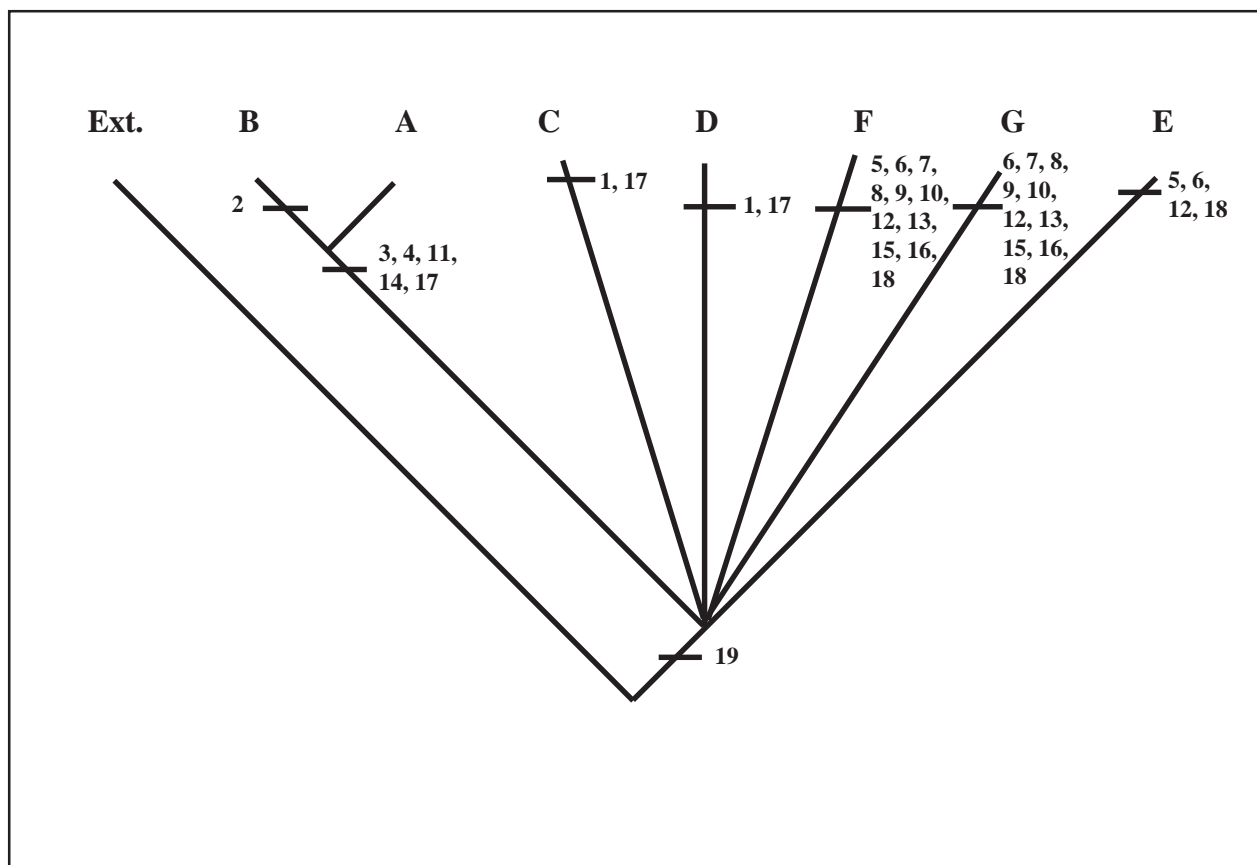


Figura 4. Cladograma general de áreas, para las áreas A – G, generado a partir del esquema de relaciones filogenéticas de los Taxa 1 al 10. Árbol de consenso por mayoría, C.I. = 0,95 con la distribución de caracteres (taxa) que muestra 12 homoplasias.

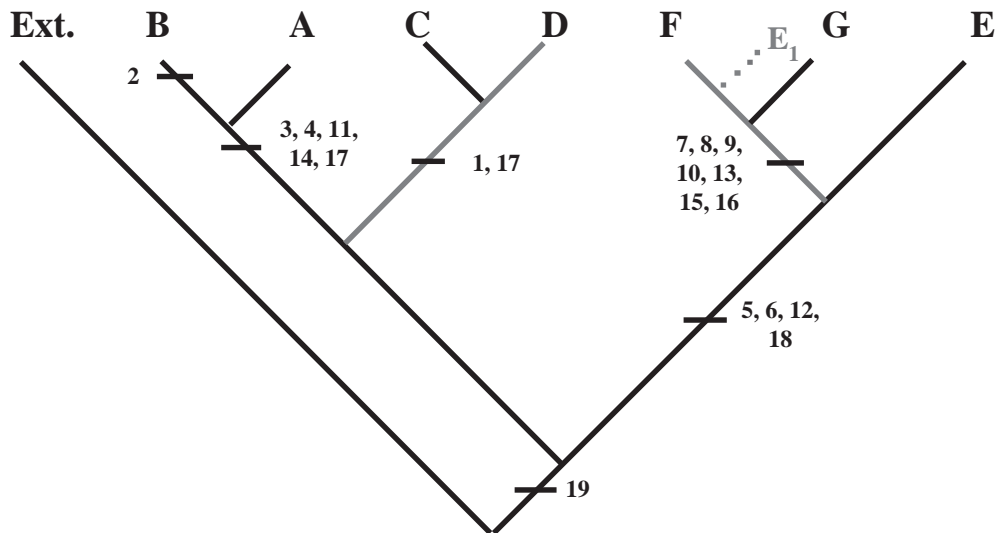


Figura 5. Cladograma general de áreas, para las áreas A – G, con las duplicaciones de áreas a fin de eliminar las homoplasias y generar una propuesta de posibles eventos de especiación.

LITERATURA CITADA

- ANDERSEN, N. M.
1998. Marine water striders (Heteroptera, Gerrromorpha) of the Indo-Pacific: cladistic biogeography and Cenozoic palaeogeography. En: *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia* (Hall, R. y J.D. Holloway, Eds.), pp. 341-354.
- AVISE, J.
1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, 7: 371-379.
- AVISE, J. C., J. ARNOLD, R. M. BALL, E. BERMINGHAM, T. LAMB, J. E. NEIGEL, C. A. REEB y N.C. SAUNDERS
1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 489-522.
- AVISE, J. C.
2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 453p.
- BOUCHARD, P. y D. R. BROOKS
2004. Effect of vagility potential on dispersal and speciation in rainforest insects. *J. Evol. Biol.*, 17: 994-1006.
- BROOKS, D.R., M.G.P VAN VELLER y D.A. MCLENNAN.
2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28: 345-358.
- BUSH, G. L.
1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 339-364.
- CRACRAFT, J.
1994. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *Amer. Zool.*, 34: 33-47.
2000. Species concepts in theoretical y applied biology: a systematic debate with consequences (4-14). En: *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Q.D. Wheeler y R. Meier (eds.), Columbia Univ. Press, New York.
- CRACRAFT, J. y R.O. PRUM
1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-620.
- CRAW, R.
1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 485-494.

- CROIZAT, L.
1976. *Biogeografía Analítica y Sintética* ("Panbiogeografía") de Las Américas. Tomos I y II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XV y XVI. Caracas. 890p.
- DE QUEIROZ, K. y M. J. DONOGHUE
1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317-338.
- DONOGHUE, M. J. y B. R. MOORE
2003. Toward an Integrative Historical Biogeography. *Integr. Comp. Biol.*, 43: 261-270.
- EBACH, M. C. y C. J. HUMPHRIES
2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *J. Biogeogr.*, 29:427-444.
- ENDLER, J. A.
1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 246p.
- FUNK, V. A. y D. R. BROOKS
1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contributions to Botany*, No. 73. 45p.
- FUTUYMA, D.
2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 603p.
- GOULD, S. J. y E. VRBA
1982. Exaptation a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8:4-15.
- HAMMER, Ø., D. HARPER y P. RYAN
2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):9 p.
- HARTL, D. y A. G. CLARK
1997. *Principles of Population Genetics*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc., 542p.
- HAUSDORF, B.
2002. Units in Biogeography. *Syst. Biol.*, 51:648-652.
- HENDERSON, I. M.
1989. Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16:549-585.
- HENNIG, W.
1965. Phylogenetic Systematics. *Annu. Rev. Entomol.*, 10:97-116.
- HUXLEY, J.
1938. Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature*, 142: 219-220.
- KATINAS, L., J. CRISCI, W.L. WAGNER y P. HOCH
2004. Geographical diversification of tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on parsimony analysis of endemism and track compatibility analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 91: 159-185.
- KIMURA, M.
1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217: 624-626.
- LANDE, R.
1980. Genetic variation and the phenotypic evolution during allopatric speciation. *The American Naturalist*, 116: 463-479.
- LARSON, A.
1989. The relationship between speciation and morphological evolution (579-598). In: *Speciation and its consequences*, D. Otte y J.A. Endler (eds.), Sinauer Assoc., Inc.
- LIEBERMAN, B. S.
2002. Phylogenetic biogeography with and without the fossil record: gauging the effects of extinction and paleontological incompleteness. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272: 1-14.
2003. Paleobiogeography: The Relevance of Fossils to Biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 51-69.
- LOMOLINO, M. V., B. R. RIDDLE y J. H. BROWN.
2006. *Biogeography*. 3er. Ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, 845p.
- MALLET, J.
2001. The speciation revolution. *J. Evol. Biol.*, 14: 887-888.
- MAYNARD-SMITH, J.
1966. Sympatric speciation. *Am. Nat.*, 100: 637-650.
- MAYR, E.
1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, Inc. 428p.
- MCDOWALL, R. M.
2004. What biogeography is: a place for process. *J. Biogeogr.*, 31: 345-351.
- MORITZ, C.
1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Tree*, 9:373-375.
- MORRONE, J. J.
1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Zoology*, 43:438-441.
2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición, *Revista Brasileira de Entomología*, 48: 149-162.

- MORRONE, J. J.**
2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 509-520.
- MORRONE, J. J. y J. V. CRISCI**
1995. Historical biogeography: Introduction to Methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- NELSON, G. y N. PLATNICK**
1981. *Systematic and biogeography*. Columbia University Press, New York. 567p.
- NIHEI, S. S.**
2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *J. Biogeogr.*, 33: 2099-2016.
- PAGE, R. D. M.**
1987. Graph and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17.
- POSADAS, P., J. V. CRISCI y L. KATINAS**
2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 66: 389-403.
- RIDDLE, B. R.**
1996. The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biota. *TREE*, 11:207-211.
- RIDDLE, B. R. y D. J. HAFNER**
1999. Species as units of analysis in ecology and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecology and Biogeography*, 8: 433-441.
- ROY, K., J. W. VALENTINE, D. JABLONSKI y S. M. KIDWELL**
1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *TREE*, 11: 458-463.
- TEMPLETON, A. R.**
1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution*, 34: 719-729.
- WHITE, M. J. D.**
1978. Modes of speciation. *Syst Zool.*, 27: 478-482.
- WILEY, E. O.**
1981. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York, Wiley-Intersci. 439p.
- WILEY, E. O. y B. S. LIEBERMAN**
2011. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York, Wiley-Blackwell. John Wiley & Sons, Inc. 429p.
- WILEY, E. O., D. SIEGEL-CAUSEY, D. R. BROOKS y V. A. FUNK**
1991. *The Compleat Cladist, A Primer of Phylogenetic Procedures* (Cap. 1:1-12). The University Of Kansas Museum Of Natural History, Special Publication No. 19.
- ZINK, R. M.**
2002. Methods in Comparative Phylogeography, and Their Application to Studying Evolution in the North American Aridlands. *Integr. Comp. Biol.*, 42: 953-959.
- ZINK, R. M., R. C. BLACKWELL-RAGO y F. RONQUIST.**
2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 497-503.