

A vibrant, stylized illustration of a tropical jungle. The scene is filled with dense green foliage, including various types of ferns and broad-leafed plants. A large, bright red sun is positioned in the upper center of the frame. In the lower center, a black monkey is seen in profile, facing right, with a spotted leopard or cheetah walking alongside it. The overall style is reminiscent of mid-20th-century nature photography or illustration, with a rich color palette dominated by greens and a striking red sun.

En busca del  
Paraíso perdido:  
**LA BIOGEOGRAFÍA  
HISTÓRICA**

En apasionante viaje hacia el pasado, la biogeografía histórica intenta determinar las causas de la distribución geográfica de los seres vivos en la Tierra. Nuevas metodologías y los consiguientes resultados obtenidos hacen de nuestra época un momento particularmente activo, abierto a múltiples posibilidades. La biogeografía de la vicariancia —fundada en la idea de que la vida y la corteza terrestre evolucionan juntas, y en el cladismo, que permite clasificar a plantas y animales según sus relaciones de parentesco— ha sido el motor principal de esta actividad.

### Jorge V. Crisci y Juan J. Morrone

Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva,  
Museo de La Plata

**E**l Paraíso terrenal estaba ubicado en una isla tropical, única superficie que emergía en la inmensidad del mar primigenio. Todos los seres vivos se encontraban en esta isla: los animales y las plantas que requerían un clima frío habitaban en la cumbre de una elevada montaña, y los que necesitaban climas más cálidos lo hacían en el llano. Cuando más tarde emergieron las restantes tierras, los animales y las plantas migraron hacia ellas y ocuparon las áreas donde se encuentran hasta el día de hoy. Esta hipótesis, planteada por el naturalista sueco Carl Linneo en la segunda mitad del siglo XVIII, intentaba explicar las causas de la distribución geográfica de los organismos que habitan la Tierra. A pesar de los 200 años transcurridos desde los tiempos de Linneo, los biólogos continúan buscando el “Paraíso perdido” toda vez que se preguntan por estas causas. La biogeografía histórica es la disciplina biológica que se ocupa específicamente de analizar esta problemática.

Si un viajero observa atentamente los lugares que visita, pronto llegará a la conclusión de que diferentes áreas del globo albergan distintas especies de animales y vegetales. En América del Sur, por ejemplo, encontrará muchos taxones únicos (la palabra “taxón” se refiere a las especies o grupos de especies de cualquier categoría). Entre las plantas hallará las orquídeas del género *Oncidium*, la sección *Quelusia* del género *Fuchsia* de las Onagraceae y la familia Calyceraceae, y entre los animales, los monos aulladores del género *Alouatta* y los osos hormigueros (familia Myrmecophagidae). En otro continente, por ejemplo en Australia, también encontrará taxones únicos como las plantas conocidas como limpiabotellas (género *Callistemon*) y, entre los animales, los canguros (familia Macropodidae), koalas (familia Phalangeridae) y los emús (orden Casuariformes). A estos taxones restringidos a un área geográfica de-



Henri Rousseau, "Jungla con monos que comen naranjas".

terminada, que puede ser desde un continente hasta una isla, se los denomina *endémicos*.

Pero otras distribuciones pueden llamar la atención de nuestro viajero. Así, por ejemplo, los bosques del género *Nothofagus* que se encuentran en el sudeste de Australia, Nueva Guinea, Tasmania, Nueva Bretaña, Nueva Caledonia, Nueva Zelandia y la región austral de América del Sur, o los coleópteros Curculionidae de la tribu Araucariini, que se hallan en Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelandia, la región austral de América del Sur, el sudeste de Brasil y Sudáfrica. Las plantas del género *Larrea* se encuentran en América del Sur (áreas desérticas de Argentina, Chile y Bolivia), y en América del Norte (áreas desérticas de Mé-

xico y sudoeste de Estados Unidos). Por otra parte, los anfibios de la familia Pipidae se distribuyen en el nordeste de América del Sur y en el África tropical. Las distribuciones en que dos o más taxones estrechamente relacionados entre sí ocupan áreas separadas por una gran distancia se denominan *disyuntas* (véanse figuras 1 y 2). La distribución de los géneros de la tribu Araucariini no sólo nos permite ilustrar una disyunción intercontinental, sino también, en América del Sur, a través de las especies de uno de sus géneros, *Araucarius*, una disyunción intracontinental.

Nuestro hipotético viajero podrá preguntarse entonces por qué razón algunos taxones son endémicos de determinadas áreas geográficas mientras que otros, aunque emparentados entre sí, se distribuyen en áreas tan distantes, como él ha observado en el caso de la tribu Araucariini. Una posible explicación es que dichos taxones están presentes en las áreas cuyo clima y demás condiciones ambientales permiten su desarrollo, y ausentes en aquellas otras en que tales factores no les son propicios.

Esta respuesta, sin embargo, resultará insuficiente, porque nuestro inquieto viajero también habrá observado que áreas con condiciones muy semejantes entre sí no necesariamente albergan los mismos taxones. Por ejemplo, los trópicos de África y de Brasil, pese a innumerables condiciones ambientales semejantes, no poseen una sola especie de mamíferos nativos en común. Sabe, por otra parte, que algunas especies trasladadas por el hombre a áreas muy diferentes a las que ocupaban originalmente, sobrevivieron e incluso prosperaron, como es el caso del género *Eucalyptus*, nativo de Australia e introducido en América del Sur. Cabe preguntarse, entonces, por qué si *Eucalyptus* encontró un hábitat propicio en América del Sur, no crecía originalmente en esta región.

Frente a estos interrogantes, nuestro viajero imaginario comprende que las condi-

ciones actuales no bastan para explicar la distribución de los seres vivos y decide buscar en el pasado. Este rastreo del pasado con el objeto de determinar las causas de la distribución geográfica de los seres vivos se denomina “biogeografía histórica”.

Ya en 1820, el botánico suizo Agustín P. De Candolle había distinguido entre la “biogeografía ecológica”, que estudia la distribución de los seres vivos en función de su adaptación a condiciones actuales del ambiente, y la “biogeografía histórica”, que explica dicha distribución en términos de factores históricos, es decir aquellos que ya no intervienen en la actualidad.

Un fantástico viaje que llevara a nuestro curioso observador hacia el pasado le permitiría llegar a la conclusión de que los taxones actualmente distribuidos en áreas disyuntas se encuentran allí por una de estas dos causas: o bien porque sus ancestros habitaban originalmente una de las áreas y desde allí se dispersaron hacia las demás, o bien porque sus ancestros ocupaban una única área que comprendía las actuales áreas disyuntas, las que, en definitiva, son restos de la distribución ancestral (véase la figura 3). En el primer caso, el área de distribución de una especie determinada tiene por límite alguna barrera que puede ser, por ejemplo, una cordillera, un océano o un río. En determinado momento, el obstáculo es superado por algunos ejemplares que colonizan nuevas áreas y perduran en ellas. Luego de su aislamiento con respecto a los organismos que siguieron habitando en el área anterior, estos emigrantes pueden evolucionar y dar origen a un taxón diferente. En este caso, la barrera es anterior a la disyunción. En la segunda situación, la barrera tiene la misma antigüedad que la disyunción porque el área se divide cuando ella aparece y a partir de entonces cada población puede evolucionar independientemente y originar nuevos taxones.

Los biogeógrafos no siempre coinciden cuando se trata de determinar cuál de estas dos causas ha producido una distribución en áreas disyuntas. Nos encontramos así ante dos posibles explicaciones históricas denominadas *dispersión* y *vicariancia*, según se considere al primero o al segundo de los mecanismos enunciados como causa de la nueva situación.

Los primeros biogeógrafos consideraron que la dispersión era el mecanismo por el cual los seres vivos se habrían distribuido en las diversas áreas geográficas. Como esta explicación supone la existencia de centros de origen desde los cuales se dispersaron las especies —por ejemplo, el Paraíso Terrenal de Linneo—, los

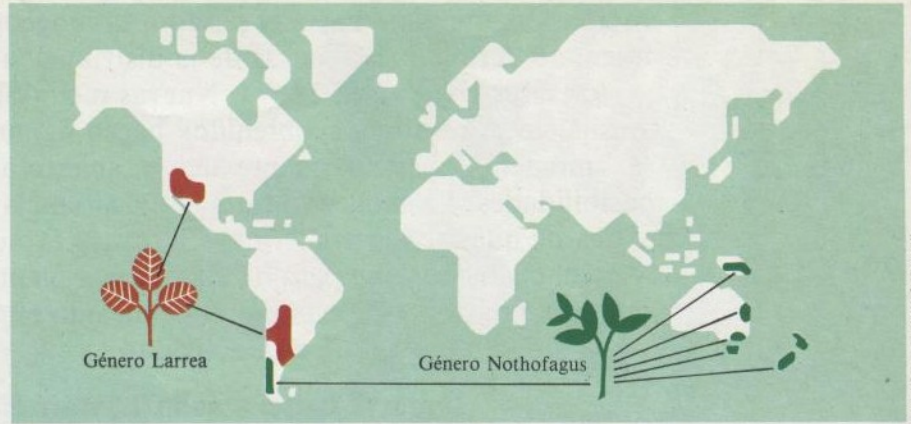


Fig. 1. Ejemplos de distribuciones disyuntas de plantas.

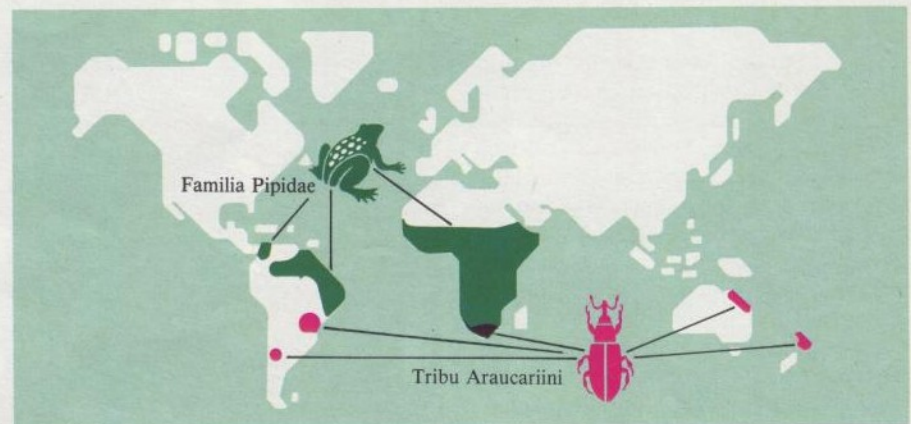


Fig. 2. Ejemplos de distribuciones disyuntas de animales.

estudiosos desarrollaron un sinnúmero de reglas destinadas a localizar dichos centros. Podemos mencionar, entre éstas, la que consideraba que el centro de origen de un taxón debía ser el área que albergara mayor número de especies, y la que sostenía que era aquel lugar donde se encontraban las especies más primitivas.

Una de las primeras explicaciones de la distribución geográfica de los seres vivos aplicando el principio de la vicariancia fue

proporcionada por el británico Joseph Hooker en 1853. Este botánico había participado a la edad de 22 años de la expedición a la región antártica comandada por James Ross. Recolectó entonces numerosas plantas en Sudáfrica, Australia y el extremo austral de América del Sur. Luego de haberlas estudiado, Hooker llegó a la conclusión de que las estrechas relaciones que existían entre gran cantidad de especies pertenecientes a áreas tan alejadas entre sí no podían

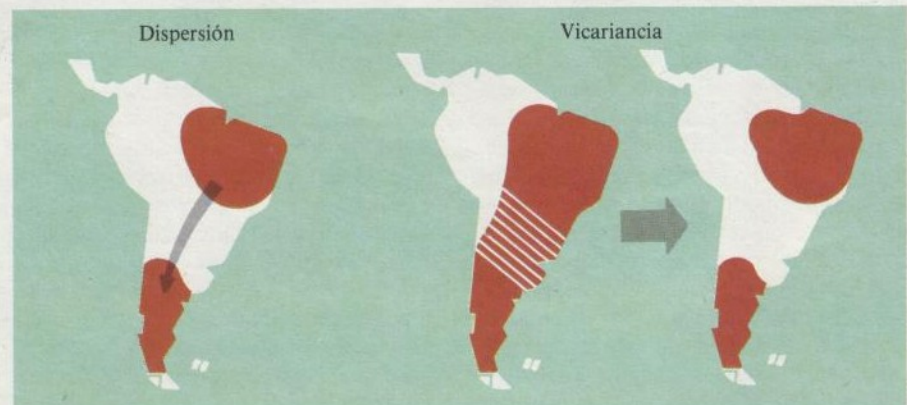


Fig. 3. Explicaciones históricas de las disyunciones por dispersión y vicariancia. En el primer caso, algunos ejemplares de un taxón migran sorteando una barrera desde su asentamiento original a otra región. En el segundo, la aparición de una barrera divide un área ancestral y su biota en dos o más fracciones. Los taxones que habitan cada región pueden evolucionar de manera independiente.

ser explicadas por una teoría dispersalista, y supuso la existencia de una flora mayor, fragmentada en el pasado por eventos geológicos y climáticos.

Es obvio que tanto la explicación por dispersión como la explicación por vicariancia reflejan fenómenos que suceden en la naturaleza y que no se excluyen entre sí; pero para aplicar una de las dos perspectivas ha de tenerse en cuenta la sustancial diferencia que existe en la proporción de taxones afectados por uno u otro fenómeno. Por ejemplo, la separación de los continentes del hemisferio sur iniciada en el período Jurásico fue sin duda un importante evento vicariante que afectó a numerosas plantas y animales, y que explica las distribuciones disyuntas del género *Nothofagus* y de los curculiónidos *Araucariini*, entre otros taxones. Por otra parte, la llegada al este de América del Sur, hacia fines del siglo XVIII, de la garcita bueyera (*Bubulcus ibis*) procedente de África y su posterior expansión a todo el continente americano, constituye un evento de dispersión que solamente afectó a esta especie. Así, mientras la vicariancia afecta a varios taxones animales y vegetales por igual, la dispersión, por lo general, se

limita a un solo taxón. Esto no significa en modo alguno que la dispersión sea un fenómeno raro, sino que, cuando ocurre, por lo general influye sólo en la historia biogeográfica de un único taxón o unos pocos taxones con una misma manera de dispersarse.

La generalidad de la vicariancia hace que esperemos una alta probabilidad de coincidencia entre los patrones de distribución que muestran distintos taxones que integran dos o más biotas que tuvieron un origen común ("biota" es el conjunto de organismos animales y vegetales que habitan dentro de un área determinada).

En este sentido se encaminaban las observaciones hechas por Hooker en 1853 cuando comprobó la relación de las plantas provenientes de tan diversas y distantes áreas. Sin embargo, su hipótesis no fue aceptada por la comunidad científica, ya que las teorías geológicas en boga postulaban que los continentes y océanos habían tenido, durante toda su historia, la misma configuración y posición que en la actualidad. En este contexto, hallaron cabida las ideas dispersalistas del naturalista británico Alfred Russell Wallace, creador, junto con Charles Darwin, de la teoría de la selección na-

tural. En 1876 Wallace sostenía que las áreas del hemisferio norte eran el sitio de origen de todas las formas de vida actuales y que, por consiguiente, la fauna y la flora de Australia, Sudáfrica y América del Sur habrían derivado, independientemente y en distinto tiempo, de especies de plantas y animales del hemisferio norte. Este modelo —denominado frecuentemente efecto Sherwin-Williams, en referencia al logotipo de un conocido producto en el que se muestra una lata de la que se derrama pintura desde el hemisferio norte hacia el hemisferio sur— ha prevalecido en la biogeografía histórica hasta no hace mucho tiempo, siendo Matthew, Darlington y Simpson sus exponentes más conspicuos.

El resurgimiento en los últimos treinta años de la teoría de la deriva continental (véase "Deriva continental y tectónica de placas"), trajo como consecuencia una mayor aceptación por parte de los biogeógrafos de la explicación por vicariancia, y un paulatino abandono de las hipótesis que supusieran una corteza terrestre estable y postularan centros de origen y dispersión de los seres vivos. La imagen de un "Paraíso Terrenal" podría ser entonces reemplazada por

Foto: Carlos Lange



Macá tobiano, *Podiceps gallardoi*. Especie descrita muy recientemente, es endémica de algunas lagunas del sudoeste de la provincia de Santa Cruz.

# DERIVA CONTINENTAL Y TECTÓNICA DE PLACAS

El científico alemán Alfred Wegener propuso en 1915 la teoría de la deriva continental. De acuerdo con ella, hace 200 millones de años (en el período Jurásico inferior), los continentes se habrían encontrado unidos, conformando un supercontinente que Wegener denominó *Pangea*. Este supercontinente se habría luego fragmentado y las partes resultantes habrían iniciado un movimiento de deriva hasta alcanzar la disposición actual. La teoría de Wegener fue rechazada por la mayor parte de los geólogos y los biólogos durante casi medio siglo.



Hace 200 millones de años

A principios de la década del '60, la "tectónica de placas" proveyó el mecanismo que se requería para explicar el movimiento de los continentes. Según esta teoría, la corteza terrestre se compone de varias placas limitadas entre sí por dorsales oceánicas y zonas de subduc-



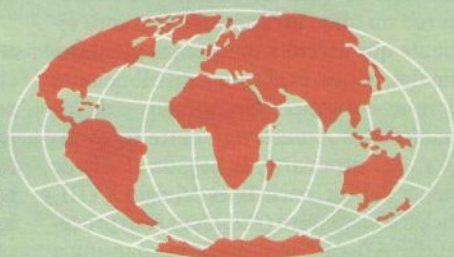
Hace 135 millones de años

ción. En las dorsales oceánicas se generaría la corteza de los océanos, y en las zonas de subducción se reabsorbería. La corteza terrestre consta de siete placas mayores y un sinnúmero de placas menores, las cuales se mueven unas con respecto a las otras. Las zonas de subducción son importantes generadoras de fuerzas orogénicas: los terremotos, por lo general, se deben a movimientos de placas; tal fue el origen del que en 1906 destruyó la ciudad de San Francisco (Estados Unidos) y que se produjo a lo lar-



Hace 65 millones de años

go de la falla de San Andrés. Por otro lado, la cordillera del Himalaya se habría originado como consecuencia de la colisión de la placa de la India con el continente asiático.



En el presente

Los continentes comenzaron a moverse desde su posición en la *Pangea* hace unos 200 millones de años (véase la figura). La apertura del océano Atlántico comenzó hace unos 125-130 millones de años, cuando los continentes australes (África, América del Sur, Australia, Nueva Zelanda y la Antártida) conformaban la Gondwana. Luego América del Sur derivó lentamente hacia América del Norte, con la que se conectó por un puente, el istmo de Panamá, hace tres millones y medio de años. Este movimiento todavía continúa con una velocidad de desplazamiento de las placas de unos 5-10 cm/año.

la imagen propia de la vicariancia, el paleocontinente de la *Pangea*, luego fragmentado en los continentes actuales.

**E**l botánico italiano León Croizat (1894-1982) opuso a las teorías dispersalistas de su época la idea de que "la vida y la Tierra evolucionan juntas". A partir de ella edificó una inmensa obra —que abarca más de 12.000 páginas— en la que desarrolló un enfoque metodológico denominado "panbiogeografía", que aplicó a la distribución de centenares de plantas y animales de todo el globo.

Croizat reconoció en la distribución actual de los taxones en áreas disyuntas, relictos de distribuciones ancestrales e ideó un método para reconstruir el proceso de fragmentación de la biota primigenia que, en forma excesivamente simplificada, puede resumirse de la siguiente manera:

- se marcan en un mapa las localidades don-

de se distribuye una especie determinada;

- se traza la línea de menor distancia que conecte los puntos entre sí, denominándose a esta línea "track" individual;
- se repite el procedimiento con varias especies animales y vegetales;
- en los sitios del mapa donde muchos "tracks" individuales se superponen, se trazan los "tracks" generalizados.

Croizat interpretó que estas líneas o "tracks" generalizados indicaban la fragmentación de la biota ancestral, fragmentación debida a eventos climáticos, geológicos, variaciones en el nivel del mar, etc. Estos "tracks" generalizados permiten reconstruir el desarrollo de la biota en el tiempo y el espacio (véase la figura 4).

El aporte de Croizat a la biogeografía fue fundamental, pero, sin embargo, durante muchos años su obra pasó casi inadvertida. Recientemente, las ideas de Croizat fueron rescatadas en su concepción original por un

grupo de biogeógrafos neozelandeses (Craw, Heads y Page, entre otros). Por otra parte, la combinación de su concepto de "track" con la idea de parentesco desarrollada en la "sistemática", originó la biogeografía de la vicariancia.

La sistemática, disciplina que estudia la diversidad de los seres vivos, intenta clasificar las plantas y animales de acuerdo con criterios que han variado a lo largo de los últimos 2.000 años. En 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig desarrolló una metodología denominada sistemática filogenética o cladismo; esta metodología permite clasificar los seres vivos en una jerarquía de grupos naturales sobre la base de sus relaciones de parentesco.

El cladismo —del griego *klados*, rama— parte de la premisa de que la similitud global entre los organismos no necesariamente indica relaciones de parentesco, ya que pueden parecerse por compartir caracteres

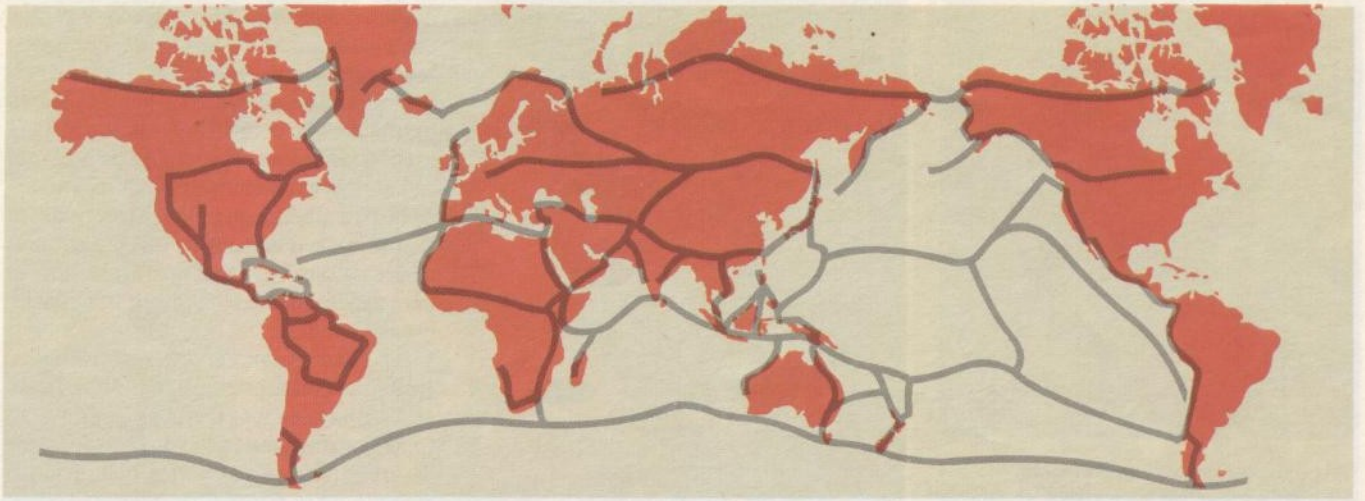


Fig. 4. El proceso de fragmentación de biotas ancestrales se pone de manifiesto en los "tracks" generalizados, señalados por Croizat al aplicar su enfoque metodológico denominado panbiogeografía.

primitivos o evolucionados, y sólo a partir de estos últimos han de determinarse dichas relaciones. Hennig denominó a los caracteres primitivos "plesiomorfos" y a los evolucionados "apomorfos"; cuando los caracteres plesiomorfos eran compartidos por dos o más organismos, los denominó "simplesiomorfias", y si los compartidos eran los apomorfos, los llamó "sinapomorfias". Sólo las sinapomorfias indican relaciones de parentesco entre los taxones, ya que son heredadas de los ancestros más recientes de dichos taxones. Sobre la base de las sinapomorfias se pueden reconocer los grupos "monofiléticos", es decir aquellos que incluyen todos los descendientes de un ancestro común. Por ejemplo, la clorofila de las plantas, el pelo de los mamíferos o los élitros de los coleópteros son las sinapomorfias que hacen que las plantas, mamíferos y coleópteros sean, cada uno de ellos, un grupo monofilético. Según Hennig, los grupos monofiléticos son los únicos que tienen realidad histórica, por lo que sólo ellos están en condiciones de ser válidamente incluidos en una clasificación.

Los resultados del análisis cladístico se resumen en un diagrama ramificado o cladograma, en el que los caracteres determinan grupos monofiléticos de distinta jerarquía. La figura 5 ilustra el cladograma de algunos vertebrados. La presencia de pelos y glándulas mamarias son las sinapomorfias del grupo que contiene al hombre y al caballo, es decir de los mamíferos. A su vez, estos dos y el lagarto forman parte de un grupo monofilético más amplio o incluyente, el de los amniotas, caracterizado por la presencia de anexos embrionarios como el amnios y el alantoides; luego, junto con la rana, constituyen el grupo de los tetrápodos, caracterizado por la presencia de patas. Por último, el desarrollo de las mandíbulas es la sinapomorfia de los gnatostoma-

dos, que también incluye a los peces.

La idea de "track" de Croizat y el enfoque cladístico de Hennig se fusionaron para originar la biogeografía de la vicariancia. Sus bases fueron sentadas en la década pasada, en una serie de contribuciones de los ictiólogos norteamericanos Donn Rosen y Gareth Nelson, y del aracnólogo de la misma nacionalidad Norman Platnick. En 1981 fueron sistematizadas en la obra conjunta de Nelson y Platnick, y más tarde aplicados

por Colin Patterson, Chris Humphries, Lynne Parenti, Edward Wiley y Joel Craft, entre otros.

La biogeografía de la vicariancia supone una estrecha analogía entre la sistemática y la biogeografía. Así como la relación entre los caracteres permite expresar relaciones entre taxones, la información sobre las relaciones entre los taxones permite inferir relaciones entre las áreas que ellos habitan (véase la figura 6).

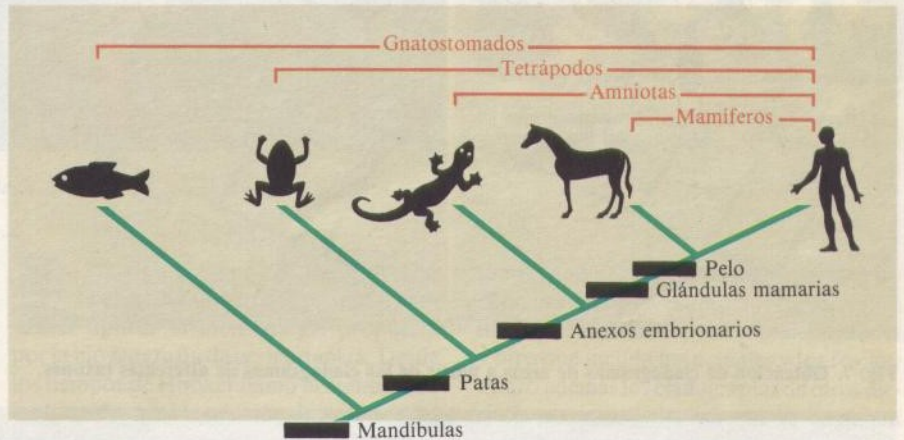


Fig. 5. Cladograma que indica las relaciones de parentesco de algunos vertebrados.

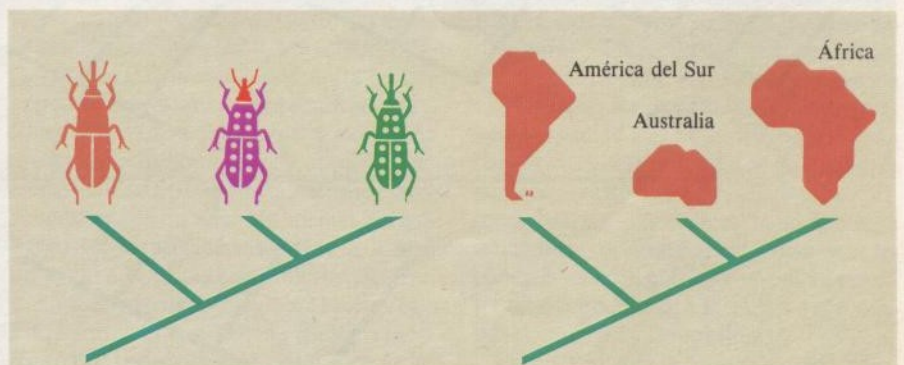


Fig. 6. Analogía entre sistemática y biogeografía. La evolución de los taxones se corresponde con la evolución de las áreas que ellos habitan.



Fig. 7. Obtención de cladogramas de áreas a partir de los cladogramas de diferentes taxones.

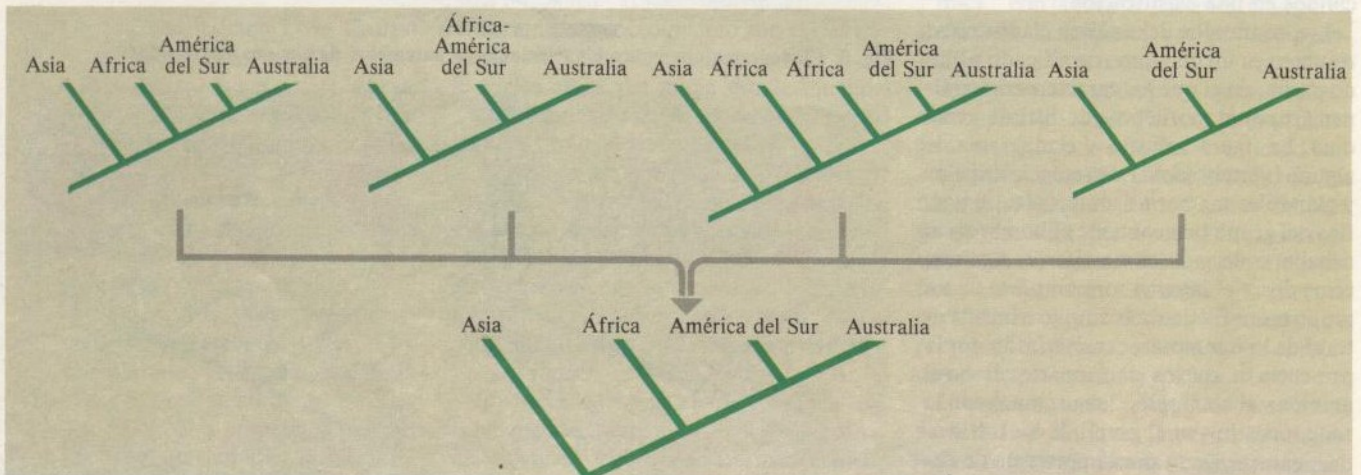


Fig. 8. Obtención de un cladograma general de áreas a partir de los cuatro cladogramas de áreas mostrados en la figura 7.

Para iniciar este análisis debemos contar con cladogramas de varios taxones distribuidos en las áreas a estudiar. En estos cladogramas sustituimos los taxones por el área particular que ocupa cada uno de ellos y así obtenemos un cladograma de áreas. Si cada taxón es endémico de una sola área y cada área alberga un único taxón (véase la figura 7a), la obtención de los cladogramas de áreas constituye una operación simple, pero generalmente se plantean tres problemas diferentes:

(1) *Taxones ampliamente distribuidos.* Esta situación se presenta cuando un taxón se distribuye en más de un área; éstas, entonces, aparecerán juntas en el cladograma de áreas (África y América del Sur en el ejemplo de la figura 7b).

(2) *Distribuciones redundantes.* En este caso, en una de las áreas se encuentra distribuido más de un taxón; debido a ello, en el cladograma de áreas alguna de éstas aparecerá repetida (África en la figura 7c).

(3) *Áreas faltantes.* Si una de las áreas no está habitada por ninguno de los taxones del cladograma, en el cladograma de áreas ella faltará (África en la figura 7d).

Estos problemas dificultan la posterior comparación entre los cladogramas de áreas provenientes de distintos taxones, por lo que han surgido varias técnicas para tratarlos. Entre ellas, cabe mencionar el análisis de los componentes de Nelson y Platnick, la simplicidad cuantitativa de Wiley y Kluge, y la compatibilidad de componentes de Zandee y Roos, pero escapa al sentido introductorio de este artículo la exposición detallada de tales técnicas.

Una vez reunidos los cladogramas de áreas de varios taxones, se construye un cladograma general de áreas que resulte compatible con la información que proporcionan todos ellos (véase figura 8). Posteriormente, podremos intentar explicar las incongruencias entre los distintos cladogramas de áreas:



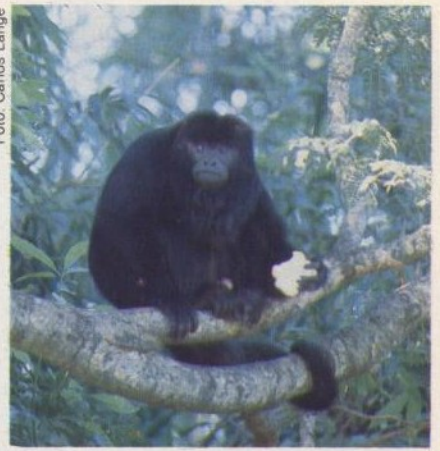
*Fuchsia magellanica*. Pertenece a la sección *Quelusia* del género *Fuchsia*, sección endémica de América del Sur austral.

- la presencia de una misma especie en dos áreas (figura 7b) puede ser explicada porque ésta no respondió al evento vicariante que afectó a las demás especies, o porque con posterioridad a dicho evento algunos de sus integrantes se dispersaron desde un área hacia la otra;
- la coexistencia de dos especies en una misma área (figura 7c) se explicaría por la dispersión de una de ellas hacia el área de la otra luego del evento vicariante que determinó su separación;
- la ausencia de especies en un área (figura 7d) podría deberse a su extinción, o a que el área en cuestión no ha sido lo suficientemente explorada.

Vemos así cómo la combinación de distintos cladogramas parciales en un solo cladograma general de áreas nos permite formular una hipótesis que explique la historia biogeográfica del conjunto de taxones y, por consiguiente, de las áreas donde se distribuyen.

La biogeografía de América del Sur parece ser un terreno propicio para aplicar la metodología propuesta por la biogeografía de la vicariancia. Desde los tiempos de Hooker llamó la atención de los biogeógrafos la relación de América del Sur con los otros continentes australes, puesta en evidencia por llamativas disyunciones tales como las del género *Nothofagus* y los Curculionidae de la tribu Araucariini. Varios biogeógrafos argentinos, entre los que se podría mencionar a Cabrera, Rapoport, Ringuet y Willink, han contribuido en gran manera al estudio de éstas y otras disyunciones similares y han establecido áreas biogeográficas en nuestro continente. Sin embargo, hasta muy recientemente no existía un análisis vicariante de América del Sur.

En 1981 el paleontólogo británico Colin Patterson se interesó en el problema planteado por la distribución geográfica de los mamíferos marsupiales, que se encuentran en América, Australia y Nueva Guinea, y



Los monos aulladores (género *Alouatta*) son propios de América del Sur subtropical.



El género de orquídeas *Oncidium* es exclusivo en trópicos y subtropicos de América del Sur.

también en Europa, pero sólo sus restos fósiles. Patterson consideró dos cladogramas distintos, uno con los marsupiales actuales y otro que incluía los actuales y los fósiles; utilizó además los cladogramas de otros dieciséis taxones, entre los que se contaban plantas, insectos y vertebrados. A partir de éstos, obtuvo diez cladogramas de áreas distintos (véase la figura 9). El conjunto de cladogramas considerado por Patterson mostraba que América del Sur se relacionaba con las demás áreas continentales de dos maneras distintas y excluyentes; por un lado con las áreas del hemisferio norte y por otra parte con Australia y Nueva Guinea. La primera indicaría relaciones biogeográficas modernas con América del Norte y la segunda la relación más antigua que existe entre los continentes que integraron el paleocontinente de la Gondwana.

Sobre la base de los resultados de Patterson, L. Parenti concluyó que América del Sur era en realidad un área compuesta por



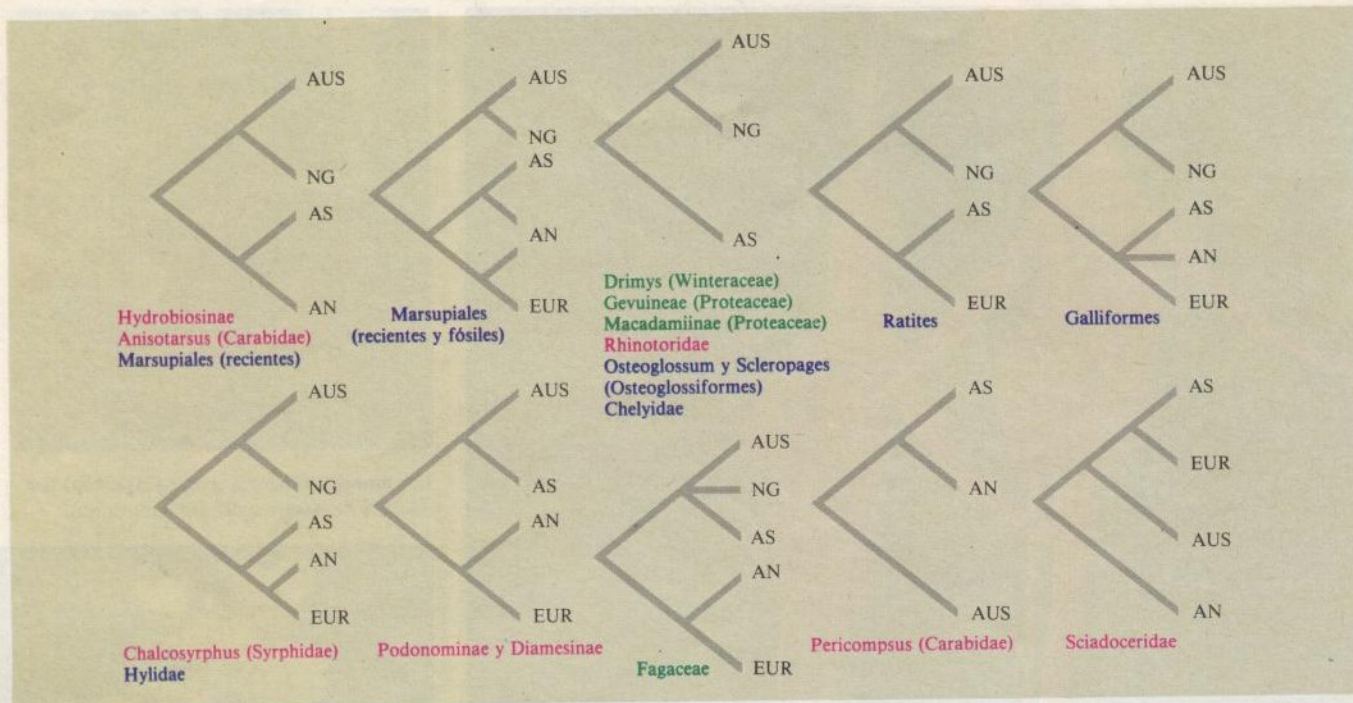


Fig. 9. Cladogramas de áreas obtenidos por Patterson (1981), sobre la base de los cladogramas de los marsupiales actuales y fósiles, y otros dieciséis taxones, que incluyen plantas (verde), insectos (rojo) y vertebrados (violeta). Las áreas estudiadas son América del Norte (AN), América del Sur (AS), Australia (AUS), Europa (EUR) y Nueva Guinea (NG).

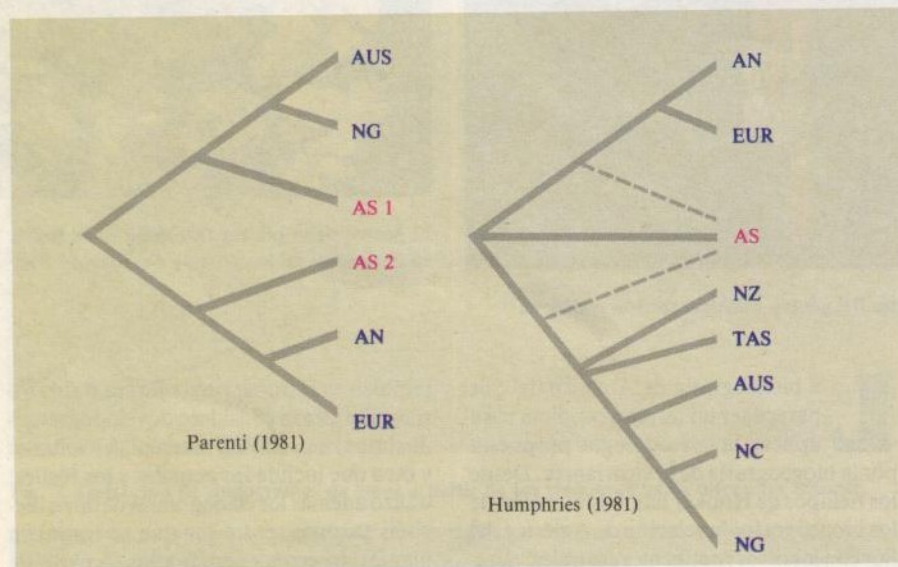


Fig. 10. Cladogramas generales de áreas obtenidos por Parenti (1981) y Humphries (1981). Ambos avalan la conclusión de Patterson según la cual América del Sur se relaciona con las demás áreas continentales de dos maneras distintas y excluyentes. El cladograma de Humphries incluye también a Nueva Caledonia (NC), Nueva Zelandia (NZ) y Tasmania (TAS).

fragmentos continentales de distinto origen. En otro trabajo referido al género *Nothofagus*, Ch. Humphries llegó a conclusiones coincidentes (véase la figura 10). La idea de tratar a América del Sur como un continente de origen doble podría parecer descabellada. Sin embargo, la teoría geológica del paleocontinente *Pacífica*, propuesta recientemente por A. Nur y Z. Ben-Avraham parece apoyar esta idea. Nur y Ben-Avraham postulan la existencia de un paleocontinente

denominado *Pacífica*, cuyos fragmentos derivaron y colisionaron con los continentes que poseen costas en el océano Pacífico. Estos fragmentos podrían haber sustentado en su superficie plantas y animales que luego de la colisión se habrían incorporado a dichos continentes. De acuerdo con esta teoría, América del Sur podría tener un origen geológico y biológico a partir de fuentes diversas.

La historia de las áreas del globo es compleja y queda todavía un gran camino por recorrer hasta lograr su cabal esclarecimiento. Sin embargo, los resultados aportados por la biogeografía de la vicariancia son promisorios. Apenas veinte años nos separan del origen formal de este enfoque y su futuro depende, en gran medida, del interés que despierte en los biólogos o geólogos que hoy día lo ponen a prueba.

El escritor inglés Thomas De Quincey ha dicho que "Hasta los sonidos irracionales del globo deben ser otras tantas álgebras y lenguajes que de algún modo tienen sus claves correspondientes, su severa gramática y su sintaxis, y así las mínimas cosas del universo pueden ser espejos secretos de las mayores". La biogeografía de la vicariancia parece confirmar esta idea. ☉



#### LECTURAS SUGERIDAS

- CROIZAT, L., 1984, *Space, time, form: the biological synthesis*, L. Croizat, Caracas.
- HENNIG, W., 1968, *Elementos de una sistemática filogenética*, Eudeba, Buenos Aires.
- HUMPHRIES, C. J. y PARENTI, L. R., 1986, *Cladistic Biogeography*, Oxford monographs on Biogeography 2, Oxford University Press, Oxford.
- NELSON, G. y PLATNICK N., 1981, *Systematics and Biogeography. Cladistics and vicariance*, Columbia University Press, New York.
- NELSON, G. y ROSEN, D. E. (eds.), 1981, *Vicariance Biogeography: A critique*, Columbia University Press, New York.