

INTRODUCCIÓN A LA BIOGEOGRAFÍA EN LATINOAMÉRICA: TEORÍAS, CONCEPTOS, MÉTODOS Y APLICACIONES

Editores:

**Jorge Llorente Bousquets
Juan J. Morrone**

Facultad de Ciencias, UNAM

México, D.F., 2001



UNAM
POSGRADO

INTRODUCCIÓN A LOS FUNDAMENTOS Y MÉTODOS DE LA BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA

Irene Goyenechea, Oscar Flores Villela y Juan J. Morrone

La biogeografía cladística es una escuela de la biogeografía histórica que tuvo su origen entre varios investigadores del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. Sus fundamentos se encuentran en la conjunción del método de la sistemática filogenética de Hennig (1950, 1968) con la panbiogeografía de Croizat (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Humphries y Parenti, 1999). Al igual que la panbiogeografía, parte de la suposición general que la Tierra y la biota evolucionan juntas. Es decir, que es posible inferir homología biogeográfica debida a ancestralidad común, en la reconstrucción de la historia evolutiva de las áreas. Sin embargo, existen una serie de puntos de debate entre las escuelas panbiogeográfica y cladística. Cabe hacer la aclaración que Croizat (1982) no acepta que él sea uno de los precursores de esta escuela, al igual que algunos panbiogeógrafos como Craw (1984).

De manera general, el método de la biogeografía cladística busca estudiar grupos cuya monofilia sea demostrable, de acuerdo con un análisis filogenético previo, a través de un cladograma taxonómico. Es importante mencionar que se deben estudiar varios grupos con diferente vagilidad (capacidades de dispersión), pues el análisis de un solo grupo es irrelevante, ya que se busca encontrar congruencia entre patrones diferentes. Después se estudian las áreas geográficas habitadas por los taxones de los grupos bajo estudio; luego se busca la congruencia entre las hipótesis filogenéticas de los grupos y las áreas geográficas que ocupan sus elementos, por medio de un cladograma general de áreas. El objetivo de la biogeografía cladística es encontrar la interrelación entre las áreas de endemismo habitadas por los taxones en estudio.

Métodos en biogeografía cladística

Una de las primeras ideas acerca de la biogeografía cladística fue desarrollada por Platnick y Nelson (1978). Implica encontrar grupos monofiléticos que se distribuyan en por lo menos tres áreas a las cuales sean endémicos. Se producen cladogramas para cada grupo, los nombres de los taxones se remplazan por los de las áreas en que habita cada taxón, y estos cladogramas de áreas se comparan para encontrar un patrón de relaciones congruente.

Los métodos que se han desarrollado han tratado de resolver las inconsistencias en los cladogramas de áreas, que se encuentran al comparar las áreas de distribución de diferentes organismos, tales como áreas faltantes, taxones ampliamente distribuidos y distribuciones redundantes.

Reducción de cladogramas de áreas. Éste fue el primer método propuesto en biogeografía cladística. Rosen (1978) lo propuso para ejemplificar con datos reales las ideas de Nelson y Platnick (1978). Utilizó la información filogenética de dos géneros de peces dulceacuicolas, *Xiphophorus* y *Heterandria*, que se distribuyen desde Veracruz, México, hasta Honduras. Ambos géneros son monofiléticos y se distribuyen en 11 áreas de endemismo.

El procedimiento (Humphries, 1992; Espinosa y Llorente, 1993) es el que sigue:

1. Buscar las posibles áreas de endemismo.
2. Efectuar análisis filogenéticos de los grupos que tengan representantes en las áreas estudiadas.
3. Sustituir el nombre del taxón para cada grupo por el nombre o código del área que habita, para producir un cladograma de áreas.

4. Comparar los cladogramas de áreas de los taxones analizados.
 5. Eliminar la información incongruente contenida en los cladogramas, para obtener una imagen mínima de los patrones de vicarianza común compartidos por todos los grupos analizados.
 6. Producir un cladograma reducido de áreas común para los grupos.
 7. Generar una hipótesis biogeográfica para los grupos.
- En la figura 1 se presentan los pasos del método.

Este método efectivamente puede encontrar un cladograma de áreas resultante, aun cuando se tengan problemas de dispersión o extinción. Sin embargo, el método fue criticado debido a que en lugar de resolver de algún modo las incongruencias, simplemente las elimina. Rosen (1978) argumentó que su método permitía encontrar patrones absolutamente congruentes, y destacó que el método era incompleto, ya que no proporcionaba una explicación para las inconsistencias. A partir de este método se han implementado nuevas metodologías para subsanar los problemas debidos a las distribuciones redundantes, extinción, etc.

Biogeografía filogenética cuantitativa o análisis de series de transformación. Fue propuesto por Mickevich (1981), como una alternativa al método de Rosen. Con este método se obtienen mapas biogeográficos como una forma de contrastar hipótesis biogeográficas. Un mapa biogeográfico describe la asociación entre las interrelaciones de un grupo de taxones y de las localidades en las que dichos taxones habitan. Estos mapas biogeográficos pueden considerarse series de transformación de áreas de distribución de taxones (localidades de recolección) en un cladograma. Un estado de área equivale a un estado de carácter y se define como un conjunto de localidades de distribución de un taxón disyunto de otros estados de área. Si cada taxón terminal tiene un área de distribución geográficamente disyunta de to-

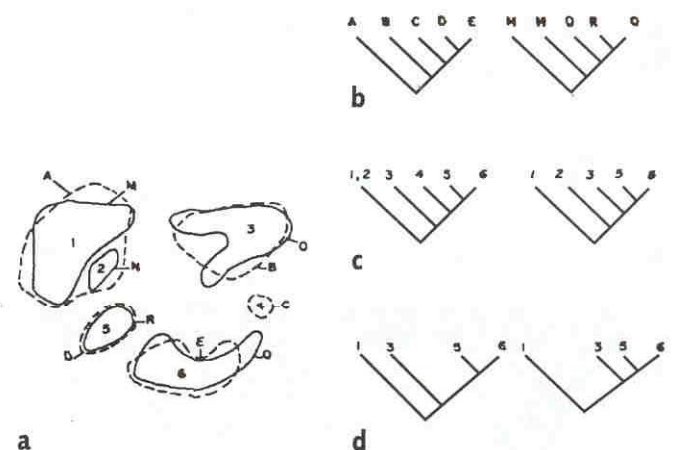


Fig. 1. Método de reducción de cladogramas de áreas. a, Seis áreas esquemáticas de distribución (1-6) de las especies de dos grupos taxonómicos monofiléticos (A-E, M-Q); b, cladogramas taxonómicos de los dos grupos de especies; c, cladogramas de áreas para cada grupo taxonómico (el número del área en el que se distribuyen sustituye a la letra de la especie); d, cladogramas de áreas reducidos que se obtienen cuando se elimina toda la información inconsistente en ambos cladogramas de áreas; e, cladograma general de áreas de la distribución de los dos grupos monofiléticos. (Modificado de Wiley, 1981).

dos los otros taxones bajo estudio, los estados de área corresponderán a las áreas de distribución real de los taxones. Si existen áreas que se solapan, los estados de área se obtendrán nombrando estados separados de cada uno de los conjuntos de las distribuciones que se solapan (Fig. 2). En el ejemplo de la figura 2, un taxón se distribuye en las áreas 1, 2, 3, 4, 5, y el otro en las áreas 4, 5, 6, 7, 8. Las áreas 4 y 5 se solapan, por lo que al nombrarse los estados de área, se nombra un estado A que corresponde a 1, 2, 3; un estado C que corresponde a 6, 7, 8; y un estado B que corresponde a la intersección de 4 y 5.

No siempre es conveniente ignorar las áreas de solapamiento, ya que bajo un análisis más profundo se puede obtener como resultado que los taxones que se solapan son plesiomórficos o convergentes, lo cual puede alterar la interpretación de los resultados, especialmente, cuando el número de taxones con áreas que se solapan es grande.

El procedimiento que se sigue para obtener las series de transformación de los estados de área es el que sigue:

1. Sustituir el estado de área de cada taxón terminal en el cladograma.
2. Hacer todas las posibles optimizaciones de Farris.
3. Especificar todas las relaciones de vecino más cercano para los diferentes estados de área.
4. Contar el número de vecinos más cercanos para los diferentes estados.
5. Producir una matriz de conectividad. Definir las series de transformación conectando los estados de área que son más comúnmente vecinos más cercanos.

En este método se resumen datos biogeográficos para un conjunto de taxones en la forma de un mapa biogeográfico. Estos mapas proporcionan una forma de separar aspectos generales de datos de distribución de los particulares como una forma de probar teorías biogeográficas alternativas.

Este método solamente fue seguido por Liebherr (1988).

Mapas de especies ancestrales. Este método fue propuesto por Wiley (1980, 1981) como un refinamiento al método de Rosen, para examinar si los elementos inconsistentes se debían a diferentes causas o modos de especiación, tales como dispersión, partición de grandes áreas o aislamiento periférico.

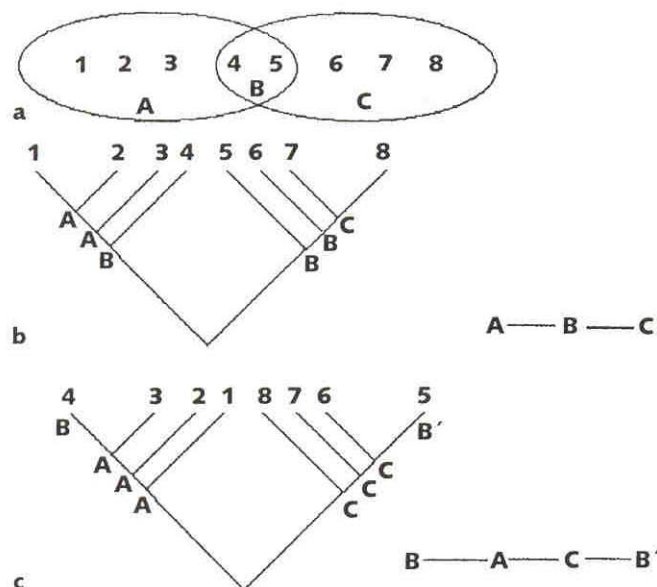


Fig. 2. Método del análisis de series de transformación. a, Áreas de distribución de dos taxones: uno se distribuye en las áreas 1 a 5, el otro en las áreas 4 a 8; se obtienen tres estados de área, el A que corresponde a la distribución de 1, 2, 3; el B que corresponde a 4 y 5; el C que corresponde de 6 a 8. Nótese que B se forma con las áreas que se solapan; b, cladograma obtenido tomando a B como el área ancestral; c, cladograma obtenido si B es el área más apomórfica.

El procedimiento es el que sigue (Espinosa y Llorente, 1993). Se parte de un área ancestral única, y a partir de ella se suponen diferentes rutas para resolver la amplia distribución del taxón A (especie) en las áreas 1 y 2 de la Fig. 3, la ruta a-b-d-e-f implica que la presencia de A (especie) en el área 2 se debe al aislamiento periférico, mientras que la ruta a-c-d-e-f implica que la presencia de A (especie) en la misma área 2 se debe a dispersión desde el área 1 (Fig. 3). Con este método, se obtienen cladogramas más resueltos que con el método de Rosen (1978); sin embargo, el método tiene un problema fundamental, según observó el mismo Wiley (1988a), que sobrestima el número de eventos únicos que ocurrieron en la historia de un grupo de áreas.

Análisis de componentes. Fue propuesto por Nelson y Platnick (1981) y tiene que ver con la forma en que se tratan los problemas derivados de las distribuciones redundantes, taxones ampliamente distribuidos y áreas faltantes. Estos problemas acarrear errores al predecir los patrones de interrelación de las áreas, los cuales se solucionan utilizando las suposiciones metodológicas 0 (Zandee y Roos, 1987), 1 y 2 (Nelson y Platnick, 1981) y al construir el cladograma general de áreas.

La suposición 0 (Fig. 4) supone que los taxones que comparten el mismo estado de carácter (misma área) deben de ser monofiléticos, es

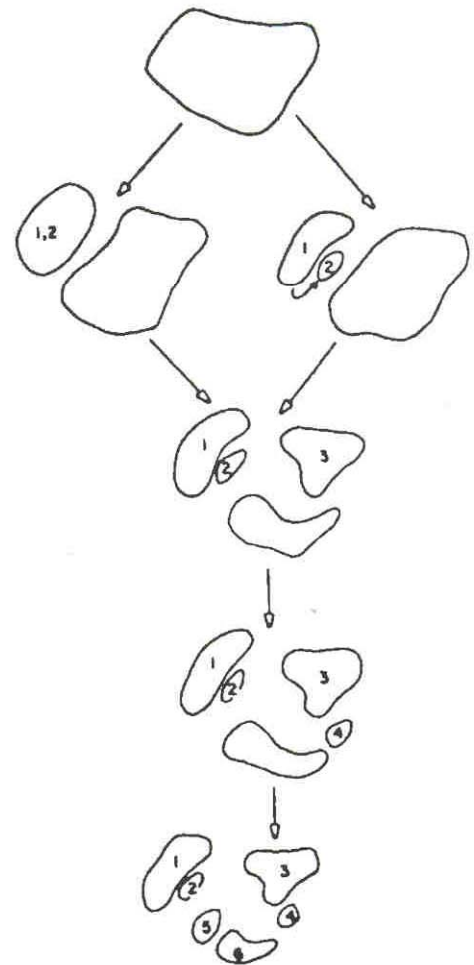


Fig. 3. Método de mapas ancestrales. Usando como base el ejemplo de la figura 1, se postulan dos rutas posibles para explicar la distribución del taxón A en las áreas 1 y 2 (amplia distribución). La ruta a-b-d-e-f implica que el taxón A se encuentra en el área 2 por aislamiento (vicarianza), mientras que la ruta a-c-d-e-f implica que se debe a dispersión hacia el área 2. En la primera ruta las áreas 1 y 2 están unidas y A se encuentra distribuida a lo largo del área, al fragmentarse el área en 1 y 2, A queda distribuido en ambas islas. En la segunda, las áreas 1 y 2 están separadas; A se distribuye en el área 1 y por dispersión llega al área 2.

decir las áreas conflictivas se resuelven como si fueran grupos hermanos o sinapomorfias. En el ejemplo, al resolverse la relación entre 1 y 2 (que es conflictiva en el cladograma), bajo esta suposición, quedan como áreas hermanas.

De acuerdo con la suposición 1 (Fig. 4), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos o parafiléticos. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma, es verdadero para la otra parte de éste. En el ejemplo, la relación de 3 y 4 (que está resuelta) es la parte verdadera del cladograma, y por lo tanto ésta no debe modificarse. La relación de 1 y 2 puede ser resuelta colocando a ambas áreas alternativamente como grupos hermanos del clado que forma 3 y 4 (grupos parafiléticos) o como grupos hermanos (grupo monofilético, equivalente a la suposición 0).

De acuerdo con la suposición 2 (Fig. 4), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos, por lo tanto es la suposición más inclusiva. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma no necesariamente es

verdadero en la otra parte de éste. En el ejemplo, si 3 y 4 están más cercanamente relacionadas entre sí, esta relación no es necesariamente cierta, por lo que al resolverse la relación de las áreas conflictivas, cada una de éstas puede colocarse como grupo hermano del clado (grupos parafiléticos; suposición 1), como grupos hermanos entre sí (grupos monofiléticos; suposición 0) o formar el grupo hermano de cualquiera de las áreas 3 y 4 (grupos polifiléticos), con lo que se incrementa grandemente el número de lugares en el cladograma en el que se pueden colocar dichas áreas conflictivas.

En este método, un componente equivale a cada internodo de cada uno de los cladogramas y se denota con un número (o cualquier otro código). Su ubicación representa una hipótesis de relación válida para todas las áreas por arriba de cada internodo.

En general, el análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981; Nelson, 1984; Page, 1990) deriva conjuntos de cladogramas de áreas resueltas a partir de cladogramas taxonómicos de áreas bajo análisis, aplicando las suposiciones 0, 1 y 2 y después toma la intersección de

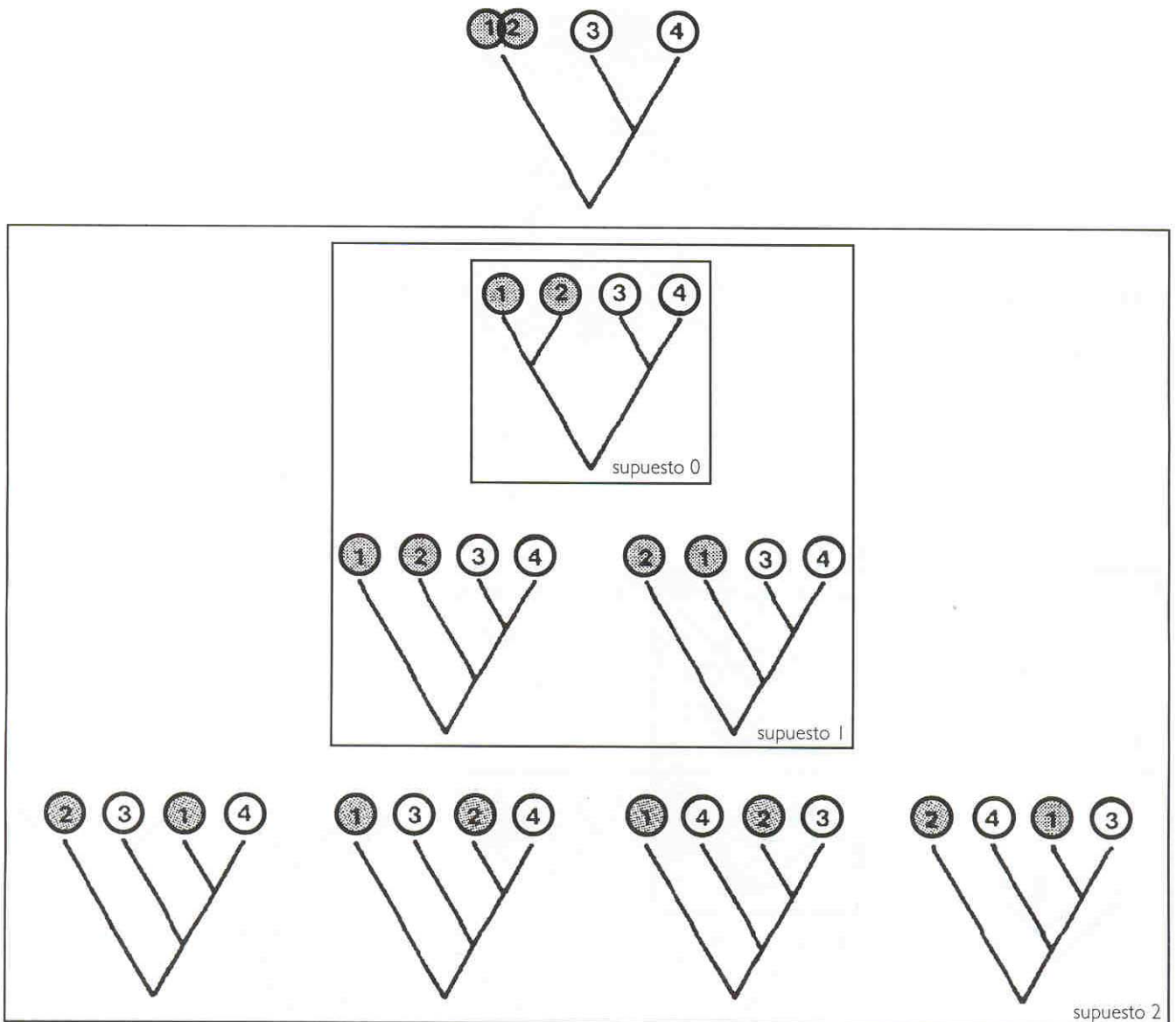


Fig. 4. Suposiciones metodológicas en el análisis de componentes. Cladograma con un taxón ampliamente distribuido y la manera de aplicar las suposiciones 0, 1 y 2. La suposición 0 sólo permite que las áreas en conflicto se resuelvan como áreas hermanas entre sí. La suposición 1 permite que las áreas conflictivas se resuelvan como áreas hermanas entre sí o como el grupo hermano de las áreas resueltas. La suposición 2 permite flotar a las áreas conflictivas, esto es, pueden resolverse como áreas hermanas entre sí o formar el grupo hermano de las áreas resueltas o también pueden intercalarse para ser el grupo hermano de una de las áreas resueltas. (Modificado de Morrone y Crisci, 1995).

estos conjuntos para obtener un cladograma general de áreas (Morrone y Carpenter, 1994). Su objetivo es determinar una clasificación de áreas aun cuando la información biogeográfica disponible incluya patrones conflictivos y sin resolver (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Humphries *et al.*, 1988).

Para ilustrar el método se da el ejemplo de la figura 5, donde se observa que, a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes para los taxones analizados, se determina que el cladograma (A, (B, (C, (D, E)))) es el cladograma general de áreas. Si no es posible hallar un único cladograma común a todos los conjuntos, es posible encontrar uno compartido por al menos algunos de los mismos o construir un cladograma de consenso (Crisci *et al.*, 1991; Morrone y Carpenter, 1994). Otros autores, entre los que se destacan Zandee y Roos (1987), han criticado el uso de técnicas de consenso para obtener un cladograma general de áreas, pero Page (1990) ha aclarado que las mismas no son la única forma para obtener un cladograma general de áreas.

Este método ha sido aplicado por Nelson y Platnick (1981), Humphries y Parenti (1986), Cracraft (1988), Andersen (1991), Crisci *et al.* (1991), Seberg (1991), Bremer (1993), Carpenter (1993), Morrone (1993) y Morrone *et al.* (1997). Sin embargo, es controvertido debido a que favorece las suposiciones 1 y 2 en lugar de la 0, la cual Wiley (1987, 1988 a,b) considera más parsimoniosa.

Para aplicar la técnica del análisis de los componentes existe el programa Component 1.5 (Page, 1989a) que construye conjuntos de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas bajo los supuestos 0, 1 ó 2 (opción BUILD) y luego determina su intersección (opción SHARED TREES).

Compatibilidad de componentes. Este método, propuesto por Zandee y Roos (1987), es explicado de manera sencilla por Humphries *et al.* (1988). Tiene la ventaja de que las distribuciones amplias dentro de los cladogramas se pueden codificar en la matriz de datos. Zandee y Roos (1987) consideraron que la topología del cladograma original puede considerarse como la mejor 'estimación' de la topología del cladograma general de áreas, lo cual es equivalente a la suposición 0.

Como en otros métodos, los taxones terminales se sustituyen por las áreas en las que habitan; a cada clado se le asigna un carácter (o componente). Estos componentes se transcriben en matrices de datos y los caracteres se codifican de manera binaria. Las matrices se analizan de manera separada para obtener cladogramas de áreas individuales. Dentro de la matriz de datos se observan conjuntos monotéticos (distribuciones únicas de clados sobre áreas) que pueden formar diferentes cladogramas. Subsecuentemente, todos los caracteres se agregan al cladograma y los que 'conducen' con el cladograma general de áreas

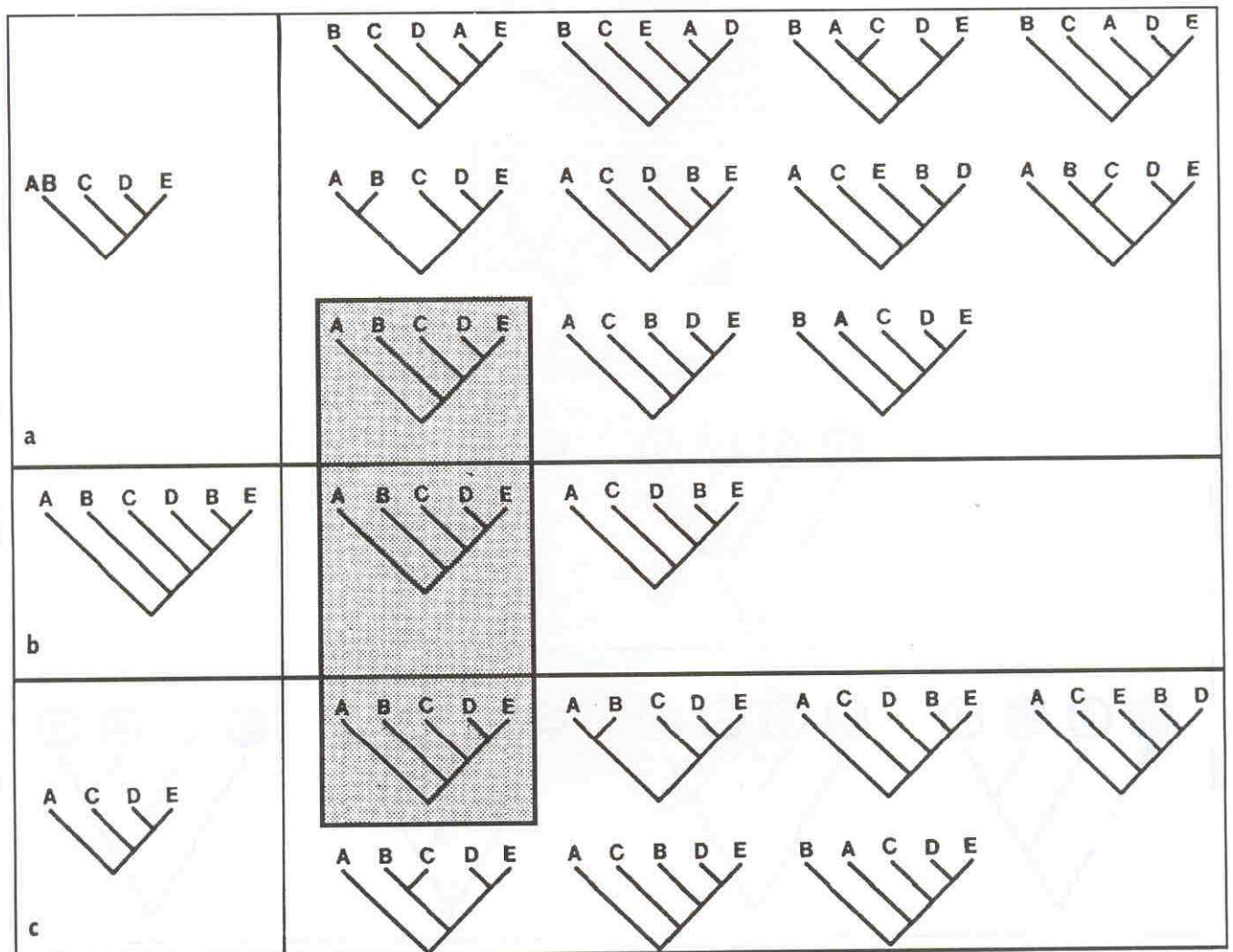


Fig. 5. Método de análisis de componentes utilizando la suposición 2. a, Cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido y un resumen de los posibles cladogramas que se obtienen con la suposición 2; b, cladograma de áreas con un problema de distribución redundante y un resumen los posibles cladogramas que se obtienen con la suposición 2; c, cladograma de áreas con un área faltante y un resumen de los posibles cladogramas que se obtienen bajo la suposición 2; la intersección de los tres conjuntos de cladogramas resueltos (indicada por el sombreado) señala el cladograma general de áreas obtenido. (Tomado de Morrone y Crisci, 1995).

son considerados como caracteres de apoyo o soporte, mientras que los caracteres homoplásticos se consideran contradictorios. Para conocer el cladograma de áreas más parsimonioso se utiliza el resultado de la siguiente operación aritmética: número de caracteres contradictorios menos número de caracteres de apoyo.

Cuantificación del análisis de componentes. Un enfoque alternativo al de Nelson y Platnick (1981) y Zandee y Roos (1987) es usar un método similar al de Brooks (1981), esto es, aplicar las suposiciones de Nelson y Platnick (1981) y usar un algoritmo de parsimonia para analizar los datos (con los programas PAUP y/o Hennig86).

Es importante notar que la parsimonia en este contexto indica el menor número total de pasos, mientras que Zandee y Roos (1987) consideran la contradicción menos el soporte para obtener una medida de parsimonia.

Análisis de parsimonia de Brooks ('Brooks Parsimony Analysis' o BPA). Existen varios métodos biogeográficos cladísticos que emplean un algoritmo de parsimonia para obtener cladogramas generales de áreas. El primero fue propuesto por Wiley (1987, 1988a,b) y modificado por Brooks (1990). Se basa en las ideas desarrolladas por

Brooks (1985) para ecología histórica. Es un análisis de parsimonia de cladogramas taxonómicos de áreas que se codifican como variables multiestado y se analizan como caracteres.

Para aplicar BPA, se construye una matriz de datos basada en los cladogramas taxonómicos de áreas, basándose en el supuesto 0 (por ejemplo, usando COMPONENT 1.5, Page, 1989a), la cual luego es analizada con un algoritmo de parsimonia, mediante un programa apropiado (por ejemplo Hennig86 o PAUP). Para el ejemplo analizado en la figura 6, el análisis de la matriz obtenida a partir de la información contenida en los cuatro cladogramas taxonómicos de áreas conduce al cladograma general de áreas (A, (B, (C, D))).

Este método ha sido aplicado por Wiley (1987, 1988a, b), Cracraft (1988), Mayden (1988), Kluge (1988), Craw (1989), Crisci *et al.* (1991) y Morrone *et al.* (1997). Sin embargo, ha habido muchas críticas al método (Platnick, 1988; Page, 1993a; Nelson y Ladiges, 1991b; Carpenter, 1992) y la única respuesta que ha dado Brooks (1990) ha sido *ad hoc*. Además la aplicación del principio de simplicidad en biogeografía aún debe ser justificada convincentemente (Page, 1989b; Carpenter, 1992; Morrone y Carpenter, 1994; Morrone y Crisci, 1995). Se argumenta que se aplica el principio de parsimonia antes del análisis de los datos y no para interpretar los resultados.

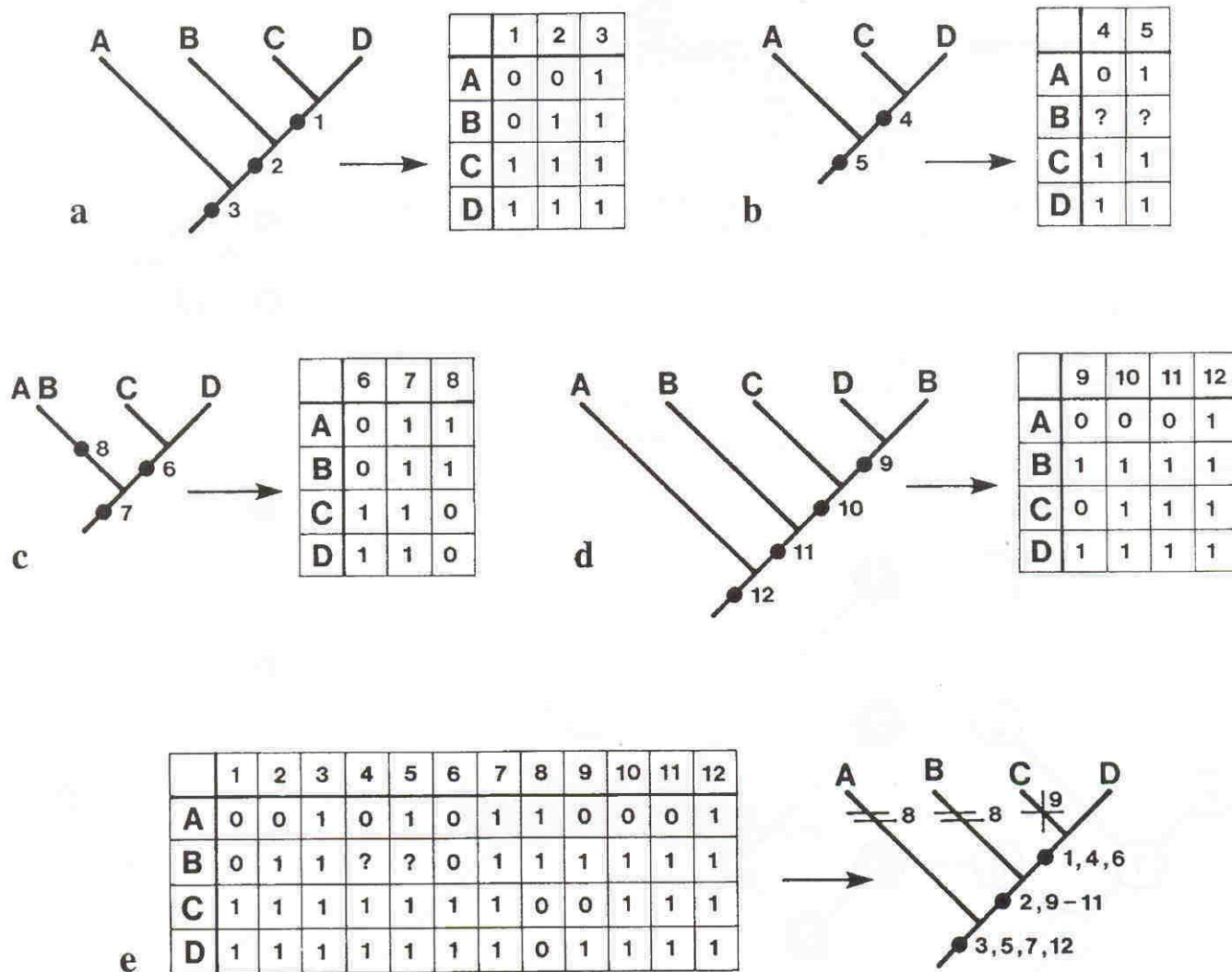


Fig. 6. Método de análisis de parsimonia de Brooks. a, Cladograma de áreas sin datos conflictivos y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; b, cladograma de áreas con un área faltante y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; c, cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; d, cladograma de áreas con distribución redundante y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; e, matriz de datos resultado de unir todas las matrices anteriores y el cladograma general de áreas obtenido usando la parsimonia de Wagner. (Tomado de Morrone y Crisci, 1995).

'Three Area Statements' o Enunciados de Tres Áreas (TAS). Fue propuesto por Nelson y Ladiges (1991a,b) y codifica datos distribucionales para cladogramas taxómicos de áreas de forma de 'enunciados de tres áreas' (Nelson y Ladiges, 1993; Nelson y Platnick, 1991) y el resultado es una matriz para realizar un análisis de parsimonia.

El método consiste en conocer cuántas hipótesis de tres áreas se obtienen de cladogramas con información conflictiva si se mantienen las topologías removiendo las áreas conflictivas bajo las suposiciones 0 y 1, simplemente quitando un área cada vez. Al agregar los taxones faltantes a los enunciados de dos áreas se obtienen todas las posibles soluciones. El siguiente paso consiste en agregar el área faltante al cladograma informativo, lo que presenta diferentes alternativas en la posición de éste, que formará un nuevo componente, lo cual hace que haya diferentes cladogramas informativos. Cuando se han agregado todas las áreas y se conocen cuántos cladogramas son informativos se puede obtener el peso de los componentes, que no es más que la frecuencia de aparición del componente en los distintos cladogramas. La matriz de datos se analiza con Hennig86 o PAUP y se pueden aplicar pesos diferenciales a las columnas.

Este método se ha aplicado en diversos artículos como Ladiges *et al.* (1992), Morrone (1993) y Morrone *et al.* (1994, 1997). Kluge (1993) ha criticado el enfoque de los enunciados de tres taxones, principalmente por sus aplicaciones taxonómicas, algunas de las cuales se podrían hacer extensivas a la biogeografía (Morrone y Crisci, 1995).

Árboles reconciliados. El concepto de árboles reconciliados se desarrolló independientemente en sistemática molecular, parasitología y biogeografía, como una forma de describir asociaciones históricas entre genes y organismos (Goodman *et al.*, 1979), parásitos y huéspedes (Mitter and Brooks, 1983) y organismos y áreas (Page, 1990, 1993b; Page y Charleston, 1998). Fue propuesto por Page (1994) como un método que maximiza la cantidad de codivergencia o historia compartida entre diferentes cladogramas de áreas, al minimizar pérdidas (debidas a extinción o a taxones no recolectados) y duplicaciones (eventos independientes de la vicarianza de las áreas) cuando se combinan diferentes cladogramas de áreas para obtener un solo cladograma general de áreas.

Cuando hay correspondencia entre el cladograma de áreas y el de los organismos que las habitan, ambos cladogramas pueden reconciliarse sin problema (Fig. 7). En otras palabras, hay una perfecta correspondencia entre las ramas terminales y los nodos internos de ambos. Sin embargo, en la mayoría de los casos, no existe una correspondencia

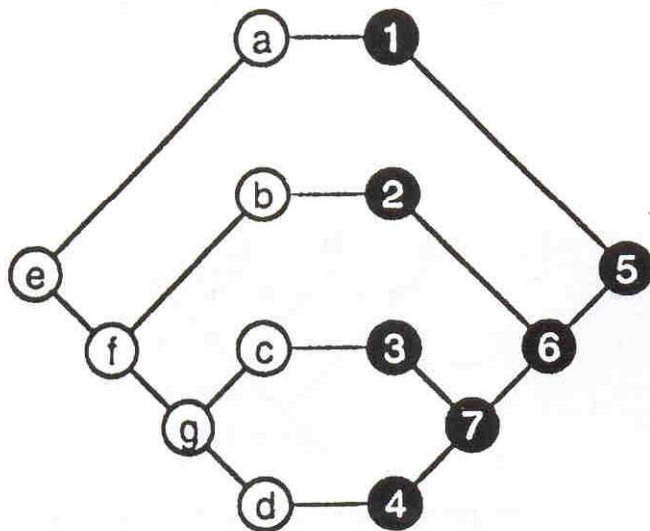


Fig. 7. Ejemplo de correspondencia total entre el cladograma de áreas y el de los organismos que las habitan (modificado de Page, 1994).

entre las topologías de dos árboles que se desea reconciliar. El método general se ilustra en la Figura 8. En estos casos, la forma de reconciliar dos árboles es duplicando nodos internos. En el ejemplo, se duplicó el nodo "6" dando lugar a un nodo idéntico "6'" que contiene los taxones terminales "4, 12 y 13".

En el caso de la biogeografía, la codivergencia entre áreas y organismos equivale a vicarianza; las duplicaciones equivalen a especiación de los organismos independientemente de los eventos de vicarianza; la transferencia horizontal equivale a dispersión; y las pérdidas equivalen a extinción del taxón. Las medidas de congruencia entre dos árboles son las siguientes: las duplicaciones representan las divergencias independientes entre el huésped y el asociado; a más duplicaciones menos codivergencia. Ramas que se agregan, número de nodos que se agregan (ítems de error, no significado biológico directo). El número mínimo de pérdidas puede significar extinciones.

Este tipo de métodos de análisis de asociaciones históricas se siguen refinando y se espera que en el futuro se desarrollen aún más (Page y Charleston, 1998).

Análisis de subárboles (TASS). Nelson y Ladiges (1996) presentaron un algoritmo que construye subárboles, iniciando del nodo terminal hacia la punta del cladograma, implementado en su programa TASS. Este análisis de subárboles es un método de valor potencial para la biogeografía cladística. El procedimiento que se sigue es el de reducir uno o más cladogramas complejos en más de un subárbol libre de

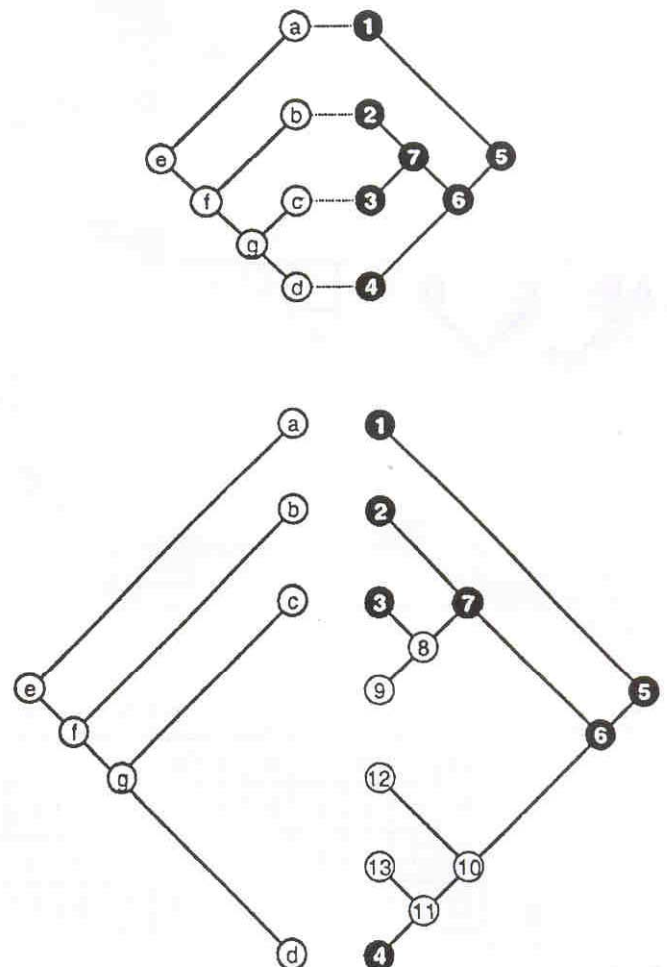


Fig. 8. Método de árboles reconciliados (tomado de Page, 1994). a, Árboles de áreas y organismos que no se corresponden uno a uno; b, árbol reconciliado que se obtiene duplicando el nodo 6.

paralogía en el sentido geográfico. Los datos geográficos se asocian con los nodos informativos de cada subárbol. Estos datos asociados son los únicos datos realmente relevantes para la biogeografía cladista.

Una aplicación de esta técnica es la de Morrone y Urtubey (1997).

Análisis de dispersión-vicarianza (DIVA). Propuesto por Ronquist (1997) como un método biogeográfico que reconstruye distribuciones ancestrales de una filogenia dada, sin asumir ningún tipo de relación en cuanto a la forma de las relaciones de área. Trata a la dispersión y a la extinción especialmente. Es un método que reconstruye la biogeografía histórica de grupos individuales. Sin embargo, puede usarse también para encontrar las relaciones generales de un área, sobre todo cuando dichas relaciones no se conforman con un patrón jerárquico.

Controversia entre panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas

Para los biogeógrafos cladistas es indispensable que los taxones analizados sean monofiléticos. El método de la biogeografía cladística consiste en la sustitución de los taxones (comúnmente especies) en un cladograma por las áreas que estos ocupan, por ello, es necesaria la mayor resolución posible de las relaciones filogenéticas para inferir las relaciones de las áreas. En otras palabras, la sistemática puede ser un recurso para inferir homología evolutiva en el espacio, pero no al revés; la distribución geográfica no es un recurso necesario y suficiente para inferir homología evolutiva en la forma. El gran problema de la biogeografía cladística es la disponibilidad de suficientes grupos, cuyas filogenias se consideren satisfactoriamente resueltas.

Para la panbiogeografía, un grupo no puede calificarse de monofilético si no muestra congruencia tanto en espacio como en forma (Craw, 1988). La inferencia de origen común debe probarse simultáneamente en biogeografía y sistemática, por lo tanto, no es necesario partir del supuesto de que los grupos en los que se basa el análisis biogeográfico sean monofiléticos. En todo caso, la posibilidad de monofilia de los grupos es otra hipótesis a comprobar o refutar, mediante el análisis de su distribución geográfica en conjunto con otros grupos que se distribuyen en las mismas áreas o localidades. En resumen, tanto la sistemática puede ser una fuente de evidencia para la biogeografía, como la biogeografía puede arrojar luz sobre el análisis sistemático. Esta diferencia, que parece solo de método, se fundamenta en una concepción más dura de la panbiogeografía, en cuanto a la correspondencia entre las historias de la biota y la Tierra. En los últimos años, sin embargo, algunos autores como Craw (1989), admiten la posibilidad de usar la información filogenética para orientar los trazos individuales o estándar (generalizados), pero insiste en la idea de que éste es sólo un recurso y no un árbitro que decida el rumbo del análisis.

De cualquier forma, a pesar de estos puntos de conflicto, parece asomarse la posibilidad de una síntesis metodológica en la biogeografía histórica. Muchos métodos se habrán de compartir en la medida que se resuelvan más hipótesis filogenéticas y se conozcan mejor sus distribuciones.

Referencias

- Andersen, N. M.** 1991. Cladistic biogeography of marine water striders (Insecta, Hemiptera) in the Indo-pacific. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 151-163.
- Bremer, K.** 1993. Intercontinental relationships of African and South American Asteraceae: A cladistic biogeographic analysis, pp. 105-135 en: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University Press.
- Brooks, D. R.** 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 60-680.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.*, 39: 14-30.
- Carpenter, J. M.** 1992. Incidit in Scyllam qui vult vitare Charybdim. *Cladistics*, 8: 100-102.
- Carpenter, J. M.** 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America, pp. 139-155 en: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University Press, New Haven.
- Cracraft, J.** 1988. Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Syst. Zool.*, 37: 221-236.
- Craw, R. C.** 1984. Biogeography and biogeographical principles. *New Zealand Ent.*, 8: 49-52.
- Craw, R. C.** 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.*, 37: 291-310.
- Craw, R. C.** 1989. New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand J. Zool.*, 16: 527-547.
- Crisci, J. V., Cigliano, M. M., Morrone, J. J. y S. Roig-Juñent.** 1991. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Croizat, L.** 1982. Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- Espinosa, D. y J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM y Conabio.
- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera y G. Matsuda.** 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage: A parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Syst. Zool.*, 28: 132-168.
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.
- Humphries, C. J.** 1992. Cladistic biogeography, pp. 137-159 en: Forey, P.L. et al. (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*. The Systematics Association Publication 10, Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography, pp. 371-404 en: Myers, A.A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres y New York.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography series no. 12, Oxford University Press, Oxford.
- Kluge, A. G.** 1988. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example. *Syst. Zool.*, 37: 315-328.
- Kluge, A. G.** 1993. Three-taxon transformation in phylogenetic inference: ambiguity and distortion as regards explanatory power. *Cladistics*, 9: 246-259.
- Ladiges, P. Y., S. M. Prober y G. Nelson.** 1992. Cladistic and biogeographic analysis of the 'blue ash' eucalyptus. *Cladistics*, 8: 103-124.
- Liebherr, J. K.** 1988. General patterns in West Indian insects, and graphical biogeographic analysis of some circum-Caribbean *Platynus* beetles (Carabidae). *Syst. Zool.*, 37: 385-409.
- Mayden, R. L.** 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Syst. Zool.*, 37: 329-355.
- Mickevich, M. F.** 1981. Quantitative phylogenetic biogeography, pp. 202-222 en: Funk, V.A. y D.R. Brooks (eds.), *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.
- Mitter, C. y D. R. Brooks.** 1983. Phylogenetic aspects of coevolution, pp. 65-98 en: Futuyma, D.J. y M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer, Sunderland.
- Morrone, J. J.** 1993. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenerr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics*, 9: 397-411.

- Morrone, J. J. y Carpenter, J. M.** 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics*, 10: 99-153.
- Morrone, J. J. y Crisci, J. V.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J., L. Katinas y J. V. Crisci.** 1997. A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *J. Comp. Biol.*, 2 (1): 25-42.
- Morrone, J. J., S. Roig Juñent y J. V. Crisci.** 1994. Cladistic biogeography of terrestrial subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *Natl. Geog. Res. Expl.*, 10: 104-115.
- Morrone, J. J. y Urtubey.** 1997. Historical biogeography of the northern Andes: A cladistic analysis based on five genera of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and *Barnadesia* (Asteraceae). *Biogeographica*, 73 (3): 115-121.
- Nelson, G.** 1984. Cladistics and biogeography, pp. 273-293 en: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991a. Standard assumptions for biogeographic analyses. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 41-58.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991b. Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Syst. Zool.*, 40: 470-485.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1993. Missing data and three-item analysis. *Syst. Zool.*, 40: 470-485.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Am. Mus. Novit.*, 3157: 1-58.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1991. Three taxon statements: A more precise use of parsimony? *Cladistics*, 7: 351-366.
- Page, R. D. M.** 1989a. *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Published by the author, Auckland.
- Page, R. D. M.** 1989b. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *New Zealand J. Zool.*, 16: 471-483.
- Page, R. D. M.** 1990. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics*, 6: 119-136.
- Page, R. D. M.** 1993a. *COMPONENT user's manual. Release 2.0*. The Natural History Museum, Londres.
- Page, R. D. M.** 1993b. Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Syst. Biol.*, 42: 77-84.
- Page, R. D. M.** 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.*, 43: 58-77.
- Page, R. D. M. y M. A. Charleston.** 1998. Trees within trees: Phylogeny and historical associations. *Tree*, 13 (9): 356-359.
- Platnick, N. I.** 1988. Systematics, evolution and biogeography: A Dutch treat. *Cladistics*, 4: 308-313.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 1-16.
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-Vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.*, 46 (1): 195-203.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 24: 431-464.
- Seberg, O.** 1991. Biogeographic congruence in the South Pacific. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 127-136.
- Wiley, E. O.** 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Bot.*, 5: 194-20.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley Interscience, New York.
- Wiley, E. O.** 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306 en: Hovenkamp, P. et al. (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Wiley, E. O.** 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 271-290.
- Wiley, E. O.** 1988b. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 513-542.
- Zandee, M. y M. C. Roos.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.