

Biogeografía cladística: conceptos básicos

Juan J. Morrone

Arbor CLVIII, 623-624 (Noviembre-Diciembre), 373-388 pp.

La biogeografía cladística asume una correspondencia entre relaciones taxonómicas y relaciones de área. Un análisis de biogeografía cladística implica tres etapas: (1) la construcción de cladogramas taxonómicos de áreas basados en los cladogramas de los diferentes taxones analizados, (2) la obtención de cladogramas resueltos de áreas, y (3) la obtención de cladogramas generales de áreas basados en la información contenida en los cladogramas resueltos de áreas. Para alcanzar esta última etapa se disponen de varios métodos: Análisis de componentes, Compatibilidad de componentes, Cuantificación del análisis de los componentes, Análisis de Simplicidad de Brooks (BPA) y el Enunciado de tres áreas (TAS).

Introducción

Las metáforas son componentes fundamentales de los paradigmas científicos, ya que sirven para llenar la brecha que existe entre los sistemas abstractos y el mundo real¹. La metáfora «tierra y vida evolucionan juntas», creada por el botánico italiano León Croizat^{2, 3}, ha sido considerada como el tema alrededor del cual se organiza la biología comparada⁴. A partir de esta metáfora, la biodiversidad constituye un fenómeno tridimensional, en el que forma, espacio y tiempo son los componentes que interactúan para moldear a los seres vivos.

La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que pone mayor énfasis en el análisis del componente espacial. La biogeografía actualmente atraviesa por un período de rápidos cambios, en relación

con sus fundamentos teóricos, conceptos básicos y métodos^{5, 6}. Las dos últimas décadas han mostrado un importantísimo desarrollo teórico de esta disciplina, especialmente referido a la biogeografía cladística, en que se han propuesto numerosos métodos cuantitativos⁷ y se han desarrollado varios programas de computación⁸.

El propósito de esta contribución es presentar una introducción a los conceptos básicos de la biogeografía cladística, en especial referidos a la construcción de cladogramas taxonómicos de áreas y a la obtención de cladogramas resueltos y generales de áreas.

Panbiogeografía y biogeografía cladística

Hasta la segunda mitad del siglo XX, la biogeografía se halló dominada por las ideas dispersalistas, formuladas por Wallace^{9, 10} y Darwin¹¹, aunque ya presentes embrionariamente en mitos de diversas culturas precientíficas y en obras medievales y renacentistas¹²⁻¹⁴. Entre los principales autores dispersalistas de este siglo se destacan Matthew¹⁵, Simpson¹⁶, Mayr¹⁷ y Darlington¹⁸. El dispersalismo considera que la dispersión a partir de centros de origen es el principal mecanismo por el cual los seres vivos alcanzan su distribución geográfica.

Croizat¹⁹⁻²¹ propuso la metodología llamada panbiogeografía, que inició una tradición que puso mayor énfasis en analizar los patrones de distribución en común de los taxones animales y vegetales, que en las capacidades de dispersión propias de cada uno de ellos²²⁻²⁷. En el momento de su formulación, la comunidad científica reaccionó negativamente o directamente ignoró a la panbiogeografía. Fue recién a fines de los años setenta que las ideas de Croizat adquirieron relevancia, cuando un grupo de biólogos asoció algunos de sus conceptos con la sistemática filogenética de Willi Hennig²⁸, dando origen a la biogeografía cladística²⁹⁻³⁶. La biogeografía cladística busca determinar los patrones de distribución comunes, a través de la comparación entre cladogramas de áreas de distintos taxones³⁷⁻⁴⁰.

Pese a las diferencias que existen entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística, se ha propuesto que es posible integrarlas como etapas diferentes de un mismo análisis, respondiendo distintas preguntas⁴¹⁻⁴⁴. En una primera instancia, los métodos panbiogeográficos permiten reconocer homologías geográficas, es decir estimar biotas ancestrales, y luego los métodos cladísticos permiten reconstruir la secuencia de fragmentación de las áreas de endemismo involucradas.

¿Qué es la biogeografía cladística?

La biogeografía cladística emplea información sobre relaciones cladísticas entre organismos y su distribución geográfica para proponer hipótesis sobre relaciones entre áreas de endemismo ⁴⁵⁻⁴⁸. Un análisis biogeográfico cladístico básicamente comprende tres pasos sucesivos: (1) la construcción de cladogramas taxonómicos de áreas, a partir de los cladogramas de dos o más taxones diferentes; (2) la obtención de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas; y (3) la obtención de cladogramas generales de áreas, a partir de los cladogramas resueltos de áreas.

Construcción de cladogramas taxonómicos de áreas

Los cladogramas taxonómicos de áreas se obtienen simplemente remplazando en los cladogramas de los distintos taxones analizados, el nombre de cada taxón terminal por el área de endemismo donde éste se distribuye. Por ejemplo, supongamos un género de insectos con una especie distribuida en el altiplano mexicano, otra en la península de Yucatán, una tercera en Cuba y una cuarta en Haití (Fig. 1). Simplemente, remplazando las especies 1-4 por las áreas donde se encuentran distribuidas, obtendremos el cladograma taxonómico de las cuatro áreas involucradas.

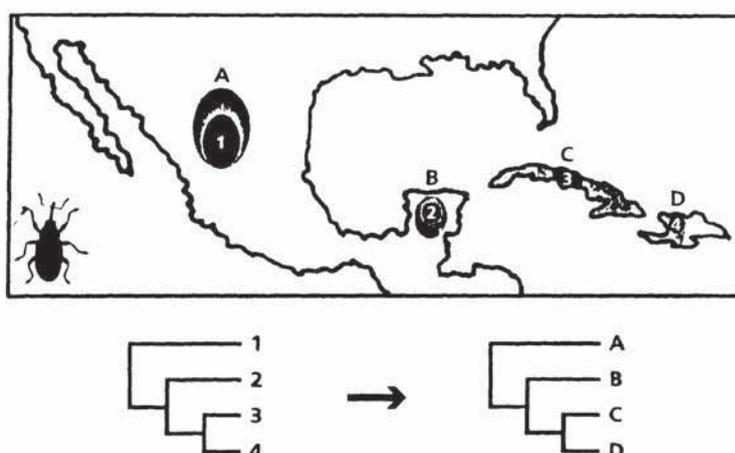


FIGURA 1. Construcción de un cladograma taxonómico de áreas para un taxón con cuatro especies distribuidas en cuatro áreas

Obtención de cladogramas resueltos de áreas

La construcción de cladogramas taxonómicos de áreas es simple si cada taxón es endémico de una única área y si cada área posee un único taxón, pero se complica cuando los cladogramas incluyen taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes (Figs. 2-4). En estos casos, los cladogramas taxonómicos de áreas deben ser convertidos en cladogramas resueltos de áreas, aplicando los supuestos 1 y 2⁴⁹⁻⁵² y 0⁵³. Estos supuestos no son mutuamente excluyentes, ya que sería posible tratar los taxones ampliamente distribuidos bajo un supuesto y las distribuciones redundantes bajo otro^{54, 55}.

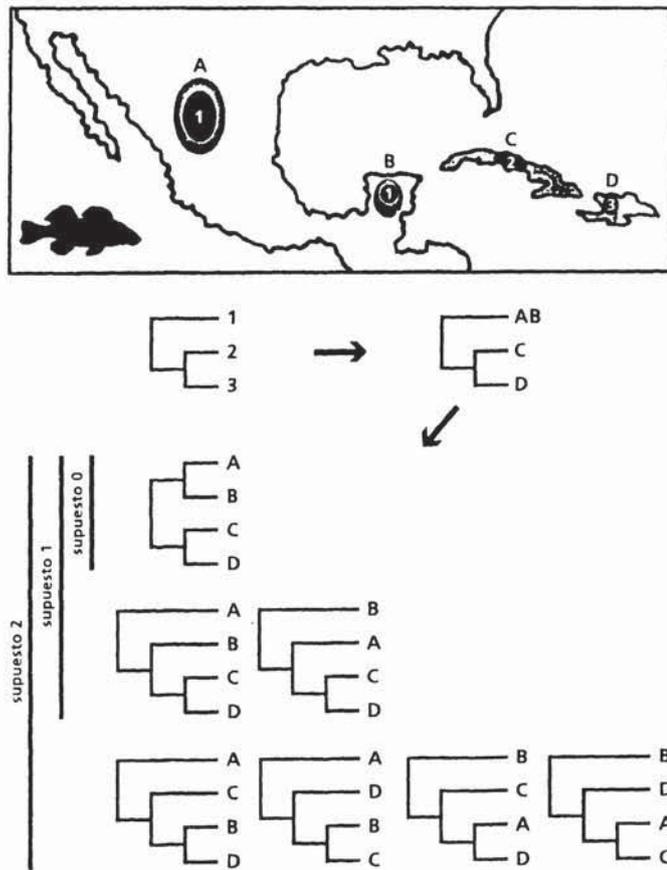


FIGURA 2. Construcción de un cladograma taxonómico de áreas para un taxón con tres especies, una de las cuales está distribuida en dos áreas, y los correspondientes cladogramas resueltos de áreas

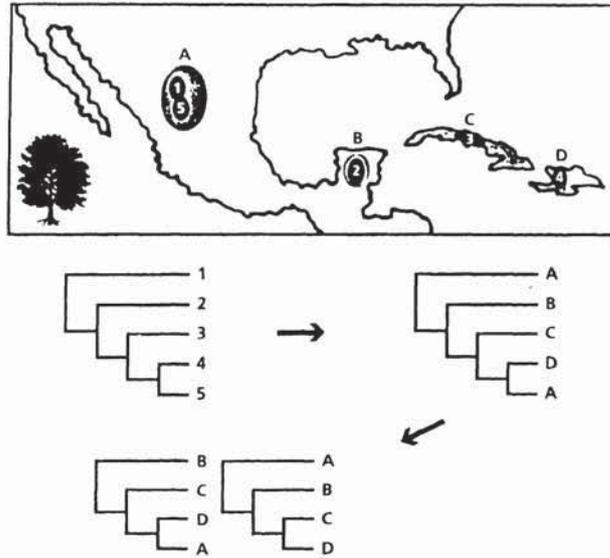


FIGURA 3. Construcción de un cladograma taxonómico de áreas para un taxón con cinco especies, con dos especies distribuidas en una misma área, y los correspondientes cladogramas resueltos de áreas

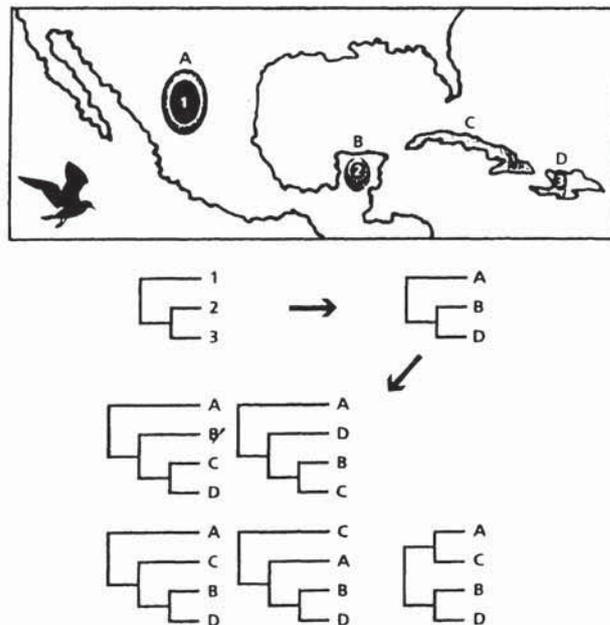


FIGURA 4. Construcción de un cladograma taxonómico de áreas para un taxón con tres especies, con un área ausente, y los correspondientes cladogramas resueltos de áreas

Taxones ampliamente distribuidos. Cuando alguno de los taxones terminales de un cladograma taxonómico de áreas se encuentra en dos o más de las áreas en estudio, hablamos de taxones ampliamente distribuidos⁵⁶. En el género de peces de la figura 2, tenemos que la especie 1 se halla en el altiplano mexicano y la península de Yucatán, por lo que ambas áreas aparecen reunidas en el cladograma taxonómico de áreas.

Bajo el supuesto 0⁵⁷, las áreas habitadas por un taxón ampliamente distribuido son consideradas como un grupo monofilético en el cladograma resuelto de áreas, es decir que dicho taxón es tratado como una sinapomorfía de las áreas. Bajo el supuesto 1, «lo que es verdadero para una de las ocurrencias es también verdadero para la otra»⁵⁸, por lo que el taxón ampliamente distribuido no es considerado como una sinapomorfía al construir los cladogramas resueltos de áreas, sino que es tratado como una simplesiomorfía. De este modo, las áreas habitadas por el taxón ampliamente distribuido pueden constituir un grupo mono o parafiletico al construir los cladogramas resueltos de áreas aplicando el supuesto 1. Bajo el supuesto 2, «lo que es verdadero para una de las ocurrencias podría no serlo para la otra»⁵⁹, es decir que sólo una de las ocurrencias es considerada como evidencia, mientras que la otra puede «flotar» en los cladogramas resueltos de áreas, constituyendo así las áreas un grupo mono, para o polifilético. Para el tratamiento de los taxones ampliamente distribuidos, los tres supuestos manifiestan una relación de inclusión, ya que el supuesto 0 está incluido en el 1, y el 1 a su vez está incluido en el 2 (Fig. 2).

La mayoría de los autores⁶⁰⁻⁶⁴ prefieren el supuesto 2, debido a que consideran a los taxones ampliamente distribuidos como una fuente de anbigüedad, por las siguientes razones: (1) un análisis futuro puede mostrar que un taxón ampliamente distribuido en realidad representa dos o más taxones, no necesariamente relacionados y endémicos de diferentes áreas; (2) un taxón puede poseer una distribución amplia debido a dispersión desde su área original hacia un área secundaria; y (3) un taxón puede poseer distribución amplia porque no respondió con especiación a un evento vicariante. Otros autores⁶⁵⁻⁶⁷ aceptan el valor informativo de los taxones ampliamente distribuidos, por lo que prefieren el supuesto 0.

Distribuciones redundantes. También denominadas áreas de simpatria⁶⁸, aparecen cuando una misma área aparece más de una vez en un cladograma taxonómico de áreas, debido a que en la misma se encuentran dos o más especies terminales del cladograma taxonómico. En el género de plantas de la figura 3, la especies 1 y 5 se encuentran

en el altiplano mexicano, por lo que esta área aparece dos veces en el cladograma taxonómico de áreas. Si las especies constituyen un grupo monofilético, la obtención del cladograma resuelto de áreas es simple, pero cuando las mismas no se hallan relacionadas entre sí, hay que aplicar los supuestos.

No existe un tratamiento especial para las distribuciones redundantes bajo el supuesto 0, aunque Kluge⁶⁹ propuso un esquema de pesado en que se les dé menor peso a los componentes que involucran distribuciones redundantes. Bajo el supuesto 1, se interpreta que las distribuciones redundantes resultan de patrones duplicados seguidos de extinción, mientras que bajo el supuesto 2 se agrega la posibilidad de que la simpatria se deba a dispersión⁷⁰⁻⁷¹. La mayor parte de los autores prefiere el supuesto 2 para tratar las distribuciones redundantes⁷²⁻⁷⁵.

Áreas ausentes. Cuando ninguno de los taxones terminales de un cladograma taxonómico se encuentra en un área determinada, dicha área no aparecerá representada en el cladograma taxonómico de áreas. En el género de aves de la figura 4, no existe especie alguna en Cuba, por lo que la misma no aparece en el cladograma taxonómico de áreas. Los tres supuestos tratan a las áreas ausentes como no informativas, por lo que las mismas se ubican en todas las posiciones posibles en los cladogramas resueltos de áreas.

Obtención de cladogramas generales de áreas

A partir de la información contenida en los cladogramas resueltos de áreas de los diferentes taxones analizados, se derivan los cladogramas generales de áreas, que expresan la historia común de los mismos. Para ello existen varios procedimientos, de los cuales comentaré brevemente el método del análisis de los componentes y los métodos de simplicidad.

Análisis de los componentes. Consiste en hallar el o los cladogramas comunes a todos los cladogramas resueltos de áreas⁷⁶⁻⁷⁸. Para ello, simplemente se comparan los conjuntos de cladogramas resueltos de áreas obtenidos a partir de los distintos cladogramas taxonómicos de áreas y se determina su intersección. En el ejemplo analizado en la figura 5, vemos que a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes a los cuatro taxones analizados, determinamos que el cladograma (A, (B, (C, D))) es el cladograma general de áreas. Si no es posible hallar un único cladograma común

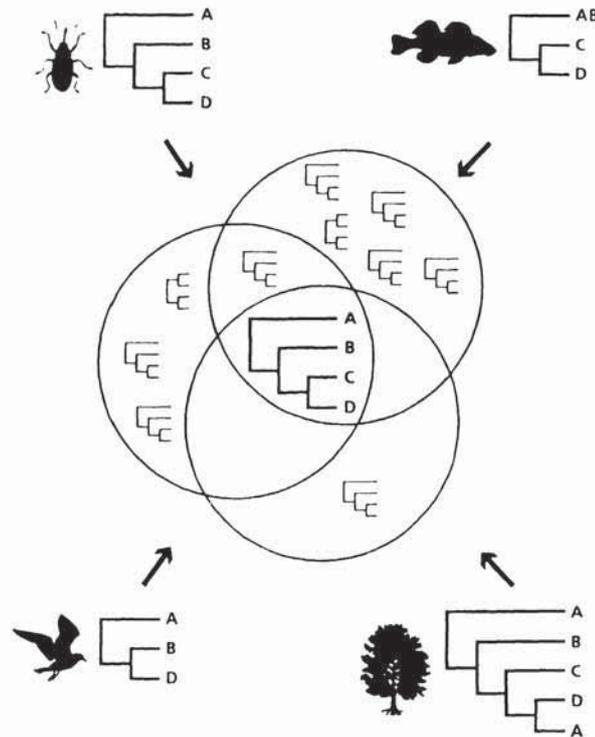


FIGURA 5. Obtención de un cladograma general de áreas mediante el análisis de los componentes

a todos los conjuntos, es posible encontrar uno compartido por al menos algunos de los mismos⁷⁹ o construir un cladograma de consenso⁸⁰.

Para aplicar la técnica del análisis de los componentes existen diferentes implementaciones y programas disponibles. El programa Component 1.5⁸¹ 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). El programa Component 2.0⁸² aplica un enfoque diferente⁸³⁻⁸⁵, «reconciliando» los cladogramas taxonómicos de áreas entre sí. Para ello, trata de maximizar la codivergencia, es decir la historia compartida, y de minimizar las pérdidas (debidas a extinciones o taxones no coleccionados) y duplicaciones (resultado de eventos de especiación independientes de las áreas). Este método no posee aún un tratamiento para la dispersión. Zandee y Roos⁸⁶ han propuesto otra implementación del análisis de los componentes, basada en la aplicación de un algoritmo de compatibilidad a una matriz de áreas x componentes.

Análisis de simplicidad. Existen varios métodos biogeográficos cladísticos que emplean un algoritmo de simplicidad para obtener cladogramas generales de áreas. El primer método de simplicidad propuesto se conoce como Análisis de Simplicidad de Brooks («Brooks parsimony analysis» o BPA) (87-92). Para aplicar BPA, se construye una matriz de datos basada en los cladogramas taxonómicos de áreas, basándose en el supuesto 0, la cual es luego analizada con un algoritmo de simplicidad, mediante un programa apropiado. 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))).

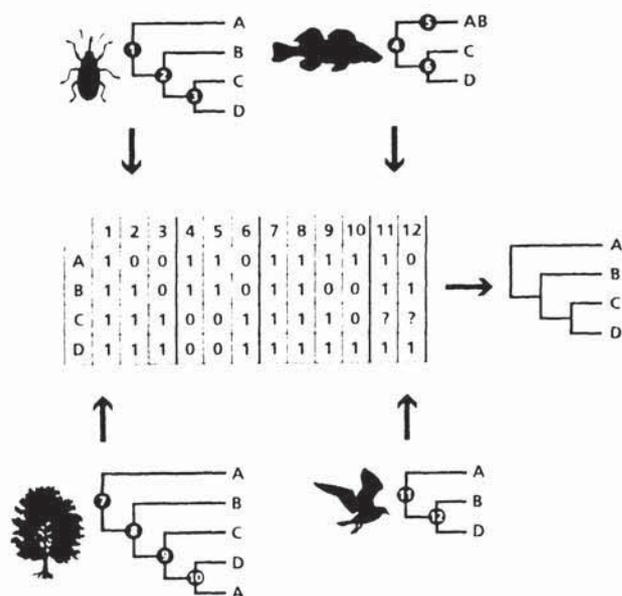


FIGURA 6. Obtención de un cladograma general de áreas mediante el análisis de simplicidad de Brooks

Ha habido muchas críticas del BPA y la aplicación del principio de simplicidad en biogeografía debe aún ser justificada convincentemente⁹³⁻⁹⁵. Existen otros métodos basados en el análisis de simplicidad, como el de cuantificación del análisis de los componentes⁹⁶ y el de los enunciados de tres áreas^{97, 98}.

Evaluación de los cladogramas generales de áreas. Cuando obtenemos dos o más cladogramas generales de áreas, ya sea por la aplicación de uno o de diferentes métodos, cabe preguntarse cómo elegir el «mejor». Una manera de evaluar cladogramas generales de áreas alternativos es a través del cálculo de sus ítems de error^{99, 100}. Este procedimiento simplemente consiste en determinar el número de nodos interiores y áreas terminales que es preciso agregar a un cladograma taxonómico de áreas para que concuerde con un cladograma general de áreas, es decir «mapear» un cladograma sobre el otro para determinar su congruencia. Cuanto menor sea el número de nodos interiores y áreas terminales que es preciso agregar, más simple será el cladograma general de áreas analizado y por ello deberá elegirse. La evaluación de los ítems de error puede ser llevada a cabo manualmente o con el programa Component 1.5¹⁰¹.

Varios autores consideran que el mejor modo de evaluar un cladograma general de áreas es mediante su comparación con un cladograma geológico de áreas, obtenido con evidencia independiente¹⁰²⁻¹⁰⁴.

¿Para qué sirven los cladogramas generales de áreas?

El objetivo final de la biogeografía cladística es la obtención de un cladograma general de áreas. Un aspecto relevante y aparentemente poco explorado de los cladogramas generales de áreas es su poder predictivo¹⁰⁵. Mediante un cladograma general de áreas es posible predecir: (1) la existencia de especies fósiles, ancestros de las conocidas, con su probable distribución geográfica y datación cronológica; (2) la existencia de barreras físicas que fragmentaron la biota ancestral distribuida en las áreas estudiadas; (3) el número mínimo de especies terminales, que se extinguieron o aún no fueron coleccionadas; y (4) la edad mínima de los diferentes eventos vicariantes.

Además de su poder predictivo, los cladogramas generales de áreas pueden poseer un valor aplicado a la conservación de la biodiversidad. Se ha propuesto que una vez que se ha seleccionado un área para su conservación, la siguiente área debería ser elegida de acuerdo con su complementariedad, es decir que juntas deberían maximizar el número de especies conservadas¹⁰⁶. Si contamos con un cladograma general de áreas, podemos emplearlo con este propósito, ya que una vez elegida un área determinada, podremos elegir un área poco relacionada en el mismo. Ya que el cladograma general de áreas está basado en la información referida a varios taxones, estas áreas poco relacionadas

tendrán conjuntos bióticos completamente diferentes, optimizando así la complementariedad.

Agradecimientos

Agradezco a Rafael Miranda y Paula Posadas por la lectura crítica del manuscrito y a Adrián Fortino por el diseño de las ilustraciones.

Notas

- ¹ DERRIDA, J.: *Writing and difference*.
- ² CROIZAT, L.: *Panbiogeography*.
- ³ CROIZAT, L.: *Space, time, form: The biological synthesis*.
- ⁴ NELSON, G. y PLATNICK, N. I., *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 6.
- ⁵ ESPINOSA, D. y LLORENTE, J.: *Fundamentos de biogeografía filogenéticas*, p. 1.
- ⁶ MORRONE, J. J., ESPINOSA, D. y LLORENTE, J.: *Manual de biogeografía histórica*, p. 1.
- ⁷ MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, p. 373.
- ⁸ MORRONE, J. J. y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 99.
- ⁹ WALLACE, A. R.: *The geographical distribution of animals*.
- ¹⁰ WALLACE, A. R.: *Island life*.
- ¹¹ DARLINGTON, P. J. Jr.: *Biogeography of the southern end of the world*.
- ¹² PAPAVERO, N., LLORENTE, J. y ESPINOSA, D.: *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. I. Del Génesis a la caída del Imperio Romano de Occidente*.
- ¹³ PAPAVERO, N., SCROCCHI, G. J., y LLORENTE, J., *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. II. La Edad Media*.
- ¹⁴ PAPAVERO, N., LLORENTE, J. y ESPINOSA, D.: *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. III. De Nicolás de Cusa a Francis Bacon*.
- ¹⁵ MATTHEW, W. D.: *Ann. New York Acad. Sci.* 24, p. 171.
- ¹⁶ SIMPSON, G. G.: *The geography of evolution*.
- ¹⁷ MAYR, E.: *Wilson Bull.*, p. 3.
- ¹⁸ DARLINGTON, P. J. Jr.: *Biogeography of the southern end of the world*.
- ¹⁹ CROIZAT, L.: *Manual of phytogeography*.
- ²⁰ CROIZAT, L.: *Panbiogeography*.
- ²¹ CROIZAT, L.: *Space, time, form: The biological synthesis*.
- ²² PAGE, R. D. M.: *Syst. Zool.* 36, p. 1.
- ²³ CRAW, R. C.: *Syst. Zool.* 37, p. 291.
- ²⁴ CRAW, R. C.: *New Zealand J. Zool.*, p. 485.
- ²⁵ CRAW, R. C. y PAGE, R. D. M.: *Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography*, p. 163.

- 26 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Evol. Biol.* (Bogotá) 4, p. 120.
- 27 FORTINO, A. D. y MORRONE, J. J.: *Biogeographica* 73, p. 49.
- 28 HENNIG, W.: *Phylogenetic systematics*.
- 29 ROSEN, D. E.: *Syst. Zool.* 24, p. 431.
- 30 ROSEN, D. E.: *Syst. Zool.* 27, p. 160.
- 31 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*.
- 32 NELSON, G.: Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future, p. 469.
- 33 NELSON, G.: *Cladistics and biogeography*, p. 275.
- 34 PAGE, R. D. M.: *Syst. Zool.* 37, p. 254.
- 35 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 5, p. 167.
- 36 PAGE, R. D. M.: *Syst. Biol.* 43, p. 58.
- 37 HUMPHRIES, C. J.: *Cladistic biogeography*, p. 141.
- 38 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*.
- 39 HUMPHRIES, C. J. y PARENTI, L. R.: *Cladistic biogeography*.
- 40 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12: , p. 349.
- 41 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Evol. Biol.* (Bogotá) 4, p. 133.
- 42 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, p. 392.
- 43 ESPINOSA, D. y LLORENTE, J.: *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*, p. 123.
- 44 MORRONE, J. J., ESPINOSA, D. y LLORENTE, J.: *Manual de biogeografía histórica*, p. 37.
- 45 CRISCI, J. V. y MORRONE, J. J.: *Global Ecol. Biogeog. Letters* 2, p. 174.
- 46 CRISCI, J. V. y MORRONE, J. J.: *Ciencias*, nro. especial 6, p. 87.
- 47 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, p. 383.
- 48 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12, p. 349.
- 49 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 429.
- 50 NELSON, G.: *Cladistics and biogeography*, p. 280.
- 51 PAGE, R. D. M.: *Syst. Zool.* 37, p. 256.
- 52 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 6, p. 119.
- 53 ZANDEE, M. y ROOS, M. C.: *Cladistics* 3, p. 307.
- 54 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 6, p. 120.
- 55 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12, p. 350.
- 56 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 447.
- 57 ZANDEE, M. y ROOS, M. C.: *Cladistics* 3, p. 307.
- 58 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 421.
- 59 Ibid, p. 432.
- 60 Ibid, p. 467.
- 61 HUMPHRIES, C. J., LADIGES, P. Y., ROOS, M. y ZANDEE, M.: *Cladistic biogeography*, p. 394.
- 62 HUMPHRIES, C. J.: *J. Biogeogr.* 16, p. 101.
- 63 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 6, p. 123.
- 64 MORRONE, J. J. y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 113.

- 65 ZANDEE, M. Y ROOS, M. C.: *Cladistics* 3, p. 331.
- 66 WILEY, E. O.: *Syst. Zool.* 37, p. 277.
- 67 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12, p. 352.
- 68 Ibid, p. 350.
- 69 KLUGE, A. G.: *Syst. Zool.* 37, p. 318.
- 70 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 6, p. 131.
- 71 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12, p. 354.
- 72 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 459.
- 73 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 6, p. 131.
- 74 MORRONE, J. J. Y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 113.
- 75 ENGHOFF, H.: *Cladistics* 12, p. 355.
- 76 NELSON, G.: *Cladistics and biogeography*, p. 279.
- 77 PAGE, R. D. M.: *Syst. Zool.* 37, p. 264.
- 78 MORRONE, J. J. Y CRISCI, J. V.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, p. 386.
- 79 CRISCI, J. V., CIGLIANO, M. M., MORRONE, J. J. Y ROIG-JUNENT: *Syst. Zool.* 40, p. 159.
- 80 MORRONE, J. J. Y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 113.
- 81 PAGE, R. D. M.: *COMPONENT user's manual. Release 1.5.*
- 82 PAGE, R. D. M.: *COMPONENT user's manual. Release 2.0.*
- 83 PAGE, R. D. M.: *Syst. Biol.* 42, p. 77.
- 84 PAGE, R. D. M.: *Syst. Biol.* 43, p. 58.
- 85 MORRONE, J. J.: *Ciencia (México)* 46, p. 231.
- 86 ZANDEE, M. y ROOS, M. C.: *Cladistics* 3, p. 306.
- 87 WILEY, E. O.: *Methods in vicariance biogeography*, p. 283.
- 88 WILEY, E. O.: *Syst. Zool.* 37, p. 273.
- 89 WILEY, E. O.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19, p. 513.
- 90 KLUGE, A. G.: *Syst. Zool.* 37, p. 316.
- 91 MAYDEN, R. L.: *Syst. Zool.* 37, p. 332.
- 92 BROOKS, D. R.: *Syst. Zool.* 39, p. 14.
- 93 PAGE, R. D. M.: *Cladistics* 5, p. 167.
- 94 CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 8, 101.
- 95 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, p. 389.
- 96 HUMPHRIES, C. J., LADIGES, P. Y., ROOS, M. y ZANDEE, M.: *Cladistic biogeography*, p. 391.
- 97 NELSON, G. y LADIGES, P. Y.: *Syst. Zool.* 40, 470.
- 98 NELSON, G. y LADIGES, P. Y.: *TAX: MSDos computer programs for systematics.*
- 99 NELSON, G. y PLATNICK, N. I.: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*, p. 410.
- 100 MORRONE, J. J. y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 109.
- 101 PAGE, R. D. M.: *COMPONENT user's manual. Release 1.5.*
- 102 CRAW, R. C.: *Syst. Zool.* 37, p. 296.
- 103 MORRONE, J. J. y CARPENTER, J. M.: *Cladistics* 10, p. 113.
- 104 LLORENTE, J., PAPAVERO, N. y SIMOES, M. G.: *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra.*
- 105 Ibid.
- 106 MORRONE, J. J. y CRISCI, J. V.: *Evol. Biol. (Bogotá)* 6, p. 61.

Bibliografía

- 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.
- 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.
- (1989): Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.* 16: 485-494.
- CRAW, R. C. y PAGE, R. D. M., (1988): Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography. In: Ho, M.W. y S. W. Fox (eds.), *Evolutionary processes and metaphors*, John Wiley y Sons, New York, pp. 163-189.
- CRISCI, J. V., CIGLIANO, M. M., MORRONE, J. J. y ROIG-JUNENT, (1991): Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.* 40: 152-171.
- CRISCI, J. V. y MORRONE, J. J., (1992a): A comparison of biogeographic models: A response to Bastow Wilson. *Global Ecol. Biogeog. Letters* 2: 174-176.
- (1992b): Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, nro. especial 6: 87-97.
- CROIZAT, L., (1952): *Manual of phytogeography*. Junk, The Hague.
- (1958): *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- (1964): *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- DARLINGTON, P. J. Jr., (1965): *Biogeography of the southern end of the world*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- DERRIDA, J., (1978): *Writing and difference*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ENGHOFF, H., (1996): Widespread taxa, sympatry, dispersal, and an algorithm for resolved area cladograms. *Cladistics* 12: 349-364.
- ESPINOSA, D. y LLORENTE, J., (1993): *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM, México, D. F.
- FORTINO, A. D. y MORRONE, J. J. (1997): Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica* 73: 49-56.
- HENNIG, W., (1966.): *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HUMPHRIES, C. J., (1989): Any advance on assumption 2? *J. Biogeogr.* 16: 101-102.
- (1992): Cladistic biogeography. En: Forey, P. L. *et al.* (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*, The Systematics Association Publication 10, Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford, pp. 137-159.
- HUMPHRIES, C. J., Ladiges, P. Y., Roos, M. y Zandee, M., (1988): Cladistic biogeography. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres y New York, pp. 371-404.
- HUMPHRIES, C. J. y Parenti, L. R., (1986): *Cladistic biogeography*. 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.

- LLORENTE, J., PAPAVERO, N. y SIMOES, M. G. 1996: *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*. La ciencia desde México. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- MATTHEW, W. D., (1915): Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.* 24: 171-318.
- MAYDEN, R. L., (1988): Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Syst. Zool.* 37: 329-355.
- MAYR, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3-41.
- MORRONE, J. J., (1995): Asociaciones históricas en biología comparada. *Ciencia (México)* 46: 229-235.
- 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., (1990): Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol. (Bogotá)* 4: 119-140.
- (1992): Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol. (Bogotá)* 6: 53-66.
- (1995): Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- MORRONE, J. J., Espinosa, D. y Llorente, J., (1996): *Manual de biogeografía histórica*. UNAM, México, D. F.
- NELSON, G., (1983): Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future. En: Sims *et al.* (eds.), *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*. Academic Press, Londres y New York, pp. 469-492.
- (1984): Cladistics and biogeography. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York, pp. 273-293.
- NELSON, G. y Ladiges, P. Y., (1991): Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Syst. Zool.* 40: 470-485.
- (1995): *TAX: MSDos computer programs for systematics*. Publicado por los autores, New York y Melbourne.
- NELSON, G. y PLATNICK, N. I., (1981): *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- PAGE, R. D. M., (1987): Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1-17.
- (1988): Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.* 37: 254-270.
- (1989a): *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Publicado por el autor. Auckland, Nueva Zelanda.
- (1989b): Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 5: 167-182.
- (1990): Component analysis: A valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
- (1993a): *COMPONENT user's manual. Release 2.0*. The Natural History Museum, Londres.
- (1993b): Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Syst. Biol.* 42: 77-84.
- (1994): Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.* 43: 58-77.

- PAPAVERO, N., LLORENTE, J. y ESPINOSA, D., (1995a). *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. I. Del Génesis a la caída del Imperio Romano de Occidente*. UNAM, México, D. F.
- PAPAVERO, N., SCROCCHI, G. J., y LLORENTE, J., (1995b): *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. II. La Edad Media*. UNAM, México, D. F.
- PAPAVERO, N., LLORENTE, J. y ESPINOSA, D., (1995c): *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Vol. III. De Nicolás de Cusa a Francis Bacon*. UNAM, México, D. F.
- ROSEN, D. E., (1976): A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.
- (1978): Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.
- SIMPSON, G. G., (1965): *The geography of evolution*. Chilton Books, Philadelphia y New York.
- WALLACE, A. R., (1876): *The geographical distribution of animals*. Hafner, New York.
- (1892): *Island life*. MacMillan, Londres.
- WILEY, E. O., (1987): Methods in vicariance biogeography. En: Hovenkamp, P. et al. (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht, pp. 283-306.
- (1988a): Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 37: 271-290.
- (1988b): Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.
- ZANDEE, M. y ROOS, M. C., (1987): Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.