

José Carlos Otero González

La geografía de la vida: la biogeografía



AULAMAGNA
PROYECTO CLAVE

La geografía de la vida: la biogeografía

Primera edición: 2020

ISBN: 9788418392689

ISBN eBook: 9788418392122

Depósito Legal: SE 2343-2020

© del texto:

José Carlos Otero González

© de esta edición:

Editorial Aula Magna, 2020. McGraw-Hill Interamericana de España S.L.

editorialaulamagna.com

info@editorialaulamagna.com

Impreso en España – Printed in Spain

Quedan prohibidos, dentro de los límites establecidos en la ley y bajo los apercibimientos legalmente previstos, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, ya sea electrónico o mecánico, el tratamiento informático, el alquiler o cualquier otra forma de cesión de la obra sin la autorización previa y por escrito de los titulares del copyright. Diríjase a info@editorialaulamagna.com si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

*Este libro está dedicado a todas las personas
que se han esforzado, y se esfuerzan,
en dar a conocer la biodiversidad
y la geografía de la vida.*

Índice

Prólogo	15
Introducción	19
Capítulo 1. Historia de la biogeografía	25
1. Período clásico.	26
2. Periodo darwiniano-wallaceano.	36
3. Periodo moderno.	38
Capítulo 2. El área de distribución	41
1. Concepto de área	42
2. Descripción del área.	46
2.1. Distribución de especies y ecosistemas. Aplicaciones en biogeografía.	54
3. Dinámica del área.	57
4. Factores limitantes del área de distribución	64
5. Análisis del área de distribución	70
5.1. Vicarianza	72
5.2. Disyunciones.	75
6. Estructura de las áreas	84
6.1. Áreas cosmopolitas	84
6.2. Áreas circumterrestres	87
6.3. Áreas regionales	89
6.4. Áreas endémicas.	91
7. Factores paleogeográficos de la distribución actual	96

Capítulo 3. Procesos biológicos en biogeografía. Especiación y extinción	105
1. Concepto de especie	106
2. Especiación	111
3. Esquema evolutivo.	115
3.1. Modificación de linajes.	115
3.2. Creación de linajes	116
4. Modelos de especiación	119
4.1. Microevolución	119
4.2. Macroevolución.	121
5. Estudio de relaciones filéticas.	124
5.1. Sistema de clasificación cladista o sistemática filogenética . .	127
6. Extinción	131
6.1. Recambio (<i>Turnover</i>)	132
6.2. Extinciones con sustitución	133
6.3. Extinciones sin sustitución.	133
7. Tipos de extinciones	134
7.1. Extinciones en masa	134
7.2. Extinciones recientes. Las extinciones del Holoceno.	145
7.3. Extinciones de fondo.	147
8. Biogeografía y evolución.	148
9. Información del registro fósil.	152
Capítulo 4. Procesos geológicos en biogeografía. El pasado lejano	155
1. Deriva continental y tectónica de placas.	156
1.1. Pruebas de la deriva continental	159
1.2. El rompecabezas de las placas tectónicas	165
1.3. Historia de los continentes.	166
1.4. Mar de Tethys	177
1.5. Historia de la Gondwana y Laurasia	183
2. Cambios climáticos: las glaciaciones	188
2.1. ¿Qué factores producen este baile de hielo y deshielo?	191
3. Respuestas biogeográficas a las glaciaciones.	193
4. Refugios.	201
4.1. Refugios neotropicales	202

4.2. Refugios glaciales: <i>Nunataks</i>	205
4.3. Historia de la Beringia	207
Capítulo 5. La dispersión como un evento biogeográfico histórico.	213
1. Capacidad de diseminación de los organismos.	214
2. Difusión y dispersión de organismos.	216
3. Las migraciones seculares.	224
4. Mecanismos de dispersión	227
4.1. Dispersión activa.	228
4.2. Dispersión pasiva	229
5. Tipos de dispersión.	230
6. Probabilidad de dispersión.	239
7. Las barreras	240
8. Intercambios bióticos y rutas de dispersión	245
8.1. Corredores.	246
8.2. Filtros.	247
8.3. Vía aleatoria	249
Capítulo 6. Historia evolutiva de las biotas. Geografía y diversificación	251
1. Clasificación zoogeográfica.	252
2. Reinos y regiones zoogeográficas terrestres	254
2.1. Zonas de transición.	255
2.2. Reinos y regiones	263
2.3. Reinos fitogeográficos.	278
3. Zoogeografía de las aguas epicontinentales.	279
3.1. Los peces de las aguas dulces.	283
3.2. Biodiversidad en las aguas dulces	287
4. Biogeografía del medio marino	293
5. Barreras biogeográficas y evolución.	294
6. Reinos y regiones zoogeográficas marinas	297
6.1. Reinos y regiones	297
7. Intercambio biótico	307
7.1. El Gran Intercambio Biótico Americano.	307
7.2. El Canal de Suez	310

Capítulo 7. Ecobiogeografía. Geografía y comunidades	313
1. Biomas terrestres	314
1.1. Tundra	316
1.2. Taiga	320
1.3. Estepa	323
1.4. Bosque templado caducifolio	328
1.5. Bosque y matorral mediterráneo	330
1.6. Desierto	333
1.7. Sabana	337
1.8. Selva tropical húmeda	344
2. Biomas acuáticos	349
2.1. Bioma marino	350
2.2. Bioma de las aguas dulces	356
Capítulo 8. Biogeografía insular	367
1. Antecedentes históricos	369
2. Patrones de islas	372
2.1. Relación entre área y número de especies	373
2.2. Efecto del aislamiento	375
2.3. Renovación de especies (<i>Turnover</i>)	376
3. Teoría del equilibrio. Hipótesis de McArthur y Wilson	378
3.1. Fortalezas, debilidades y críticas a la teoría de la insularidad	383
4. Modificaciones al modelo	387
4.1. <i>Efecto rescate</i>	387
4.2. <i>Efecto área-diana</i>	388
4.3. <i>Efecto de isla pequeña</i>	388
4.4. <i>Efecto de la especiación</i>	389
5. Nuevos enfoques en el análisis de biogeografía de islas	389
5.1. Armonía y desarmonía	390
5.2. Anidamiento	394
6. Tendencias evolutivas en la fauna de las islas	395
7. Aplicaciones de la teoría del equilibrio insular	404
8. Ciclo del taxón	408

Capítulo 9. Biogeografía histórica y reconstrucción biogeográfica	415
1. Dispersionismo y centros de origen.	417
1.1. Teoría del holartismo.	421
1.2. Críticas al dispersionismo	423
2. Métodos vicariantistas	424
2.1. Panbiogeografía.	425
2.2. Biogeografía de vicarianza cladista	433
2.3. Críticas a la biogeografía de vicarianza cladista.	437
3. Análisis de simplicidad de endemismos	438
4. Biogeografía basada en procesos	443
4.1. Críticas a la biogeografía de procesos	446
5. Biogeografía probabilista o paramétrica	447
6. Filogeografía	450
Glosario.	455
Agradecimientos.	467
Bibliografía	469
Addenda.	508
Sobre el autor	511

Prólogo

La vida varía de un lugar a otro, y el conocimiento de dicha variación espacial de la biota no es baladí; fue esencial para la supervivencia de las sociedades ancestrales, y ahora, en el marco de un mundo cambiante, conocer las nuevas reglas que rigen la distribución de los organismos recobra especial importancia.

La biogeografía es una ciencia multidisciplinar que trabaja a todas las escalas espaciales y temporales posibles. Quizá por ello, no es tan fácil encontrar obras que reúnan las diferentes dimensiones (histórica y ecológica) de la biogeografía de una forma tan extensa.

En esta obra, el autor consigue el difícil objetivo de proporcionar una visión holística de la biogeografía. Como no podía ser de otra manera, el ámbito del libro es global; ofrece profusos ejemplos de plantas y animales de todo el planeta, donde la experiencia del autor, un zoólogo *de bota*, que ha pisado desde las selvas americanas a las sabanas africanas pasando por las cumbres del Himalaya, lo impregna todo.

Se trata de un libro dirigido a biólogos, docentes y estudiantes de biología, gestores y conservadores del medio natural, así como a todos aquellos interesados en la naturaleza que quieran iniciarse en

esta ciencia dedicada a entender el porqué de la distribución de los seres vivos.

Aun siendo un libro científico, en principio no apto para cualquier público, las dotes docentes y divulgadoras de J. Carlos Otero le permiten dilucidar los entresijos de esta compleja ciencia a lo largo de los bien hilados nueve capítulos. El autor utiliza la terminología específica necesaria, y explica de forma amigable los conceptos utilizados. A su vez, cuenta con un extenso glosario que hace el texto accesible al lector no experto en las distintas disciplinas. Destaca también el uso de publicaciones fuente, que aun hoy representan un valioso conocimiento, y no descuida en ningún momento el estado del tema utilizando referencias actuales.

Es por lo tanto un libro útil, que permite conocer la base de todos los aspectos fundamentales de la biogeografía, alcanzando un equilibrio difícil de conseguir por lo amplio del tema.

El lector comprenderá el marco conceptual de la biogeografía actual analizando el desarrollo de esta ciencia durante los últimos siglos, y entenderá los patrones de distribución de los organismos y los procesos generales que los rigen. Pero mucho más excitante será el viaje de 600 millones de años que el lector podrá realizar a un pasado lejano en el que los procesos geológicos determinaron los factores climáticos y ambientales que tantas veces modelaron la evolución de la biota, y donde el desarrollo de esta última repercutió a su vez en las condiciones ambientales. Por supuesto, el lector no solo viajará en el tiempo, sino también en el espacio: recorrerá todo el planeta surcando, por tierra y mar, los distintos reinos y regiones zoogeográficas, siendo testigo de la diversificación animal. Y su viaje no acabará ahí, pues también habrá de recorrer los gradientes ecológicos que configuran la organización de las comunidades vegetales en biomas: desde el desierto —donde la falta de agua impone marcadas adaptaciones a la flora y la fauna—, a la selva tropical, el más rico y productivo bioma terrestre.

Con esta hoja de ruta, solo me queda invitar al lector a iniciar el apasionante viaje a la biogeografía que nos propone el Dr. Otero en este libro.

¡Buen viaje!

Estefanía Micó
Instituto Universitario Cibio
(Centro Iberoamericano de la Biodiversidad),
Universidad de Alicante.

Introducción

¿Por qué hay diferentes especies en diferentes partes del mundo? ¿Por qué algunas áreas son más biodiversas que otras? La vida varía de un lugar a otro de una manera no aleatoria y predecible. Esta observación, aparentemente simplista, es uno de los patrones fundamentales y más importantes de la naturaleza. De hecho, la biogeografía es una de las cuestiones por las que más se ha interesado el ser humano desde la antigüedad. Sin duda, el conocimiento, por parte de nuestros ancestros, a medida que se adaptaban a un entorno heterogéneo, caracterizado por la gran diversificación espacial de los diferentes tipos de animales y plantas, fue vital para su supervivencia.

La presencia de un animal o de una planta en cualquier lugar de la Tierra obedece a causas históricas y ecológicas. Los organismos solo pueden existir en un lugar determinado si el conjunto de condiciones biológicas que permiten sobrevivir a una especie no entra en conflicto con el ambiente general de dicho lugar. Por esta razón, animales y plantas son indicadores vivos de las características ambientales. Mediante sus áreas de distribución se definen zonas en las que las condiciones ambientales son uniformes o similares.

En la literatura especializada se pueden encontrar muchas definiciones tanto de biogeografía como de sus ciencias hermanas (zoo-

geografía y fitogeografía). La zoogeografía es la parte de la biología que estudia las características faunísticas de paisajes y regiones, la dinámica actual de las áreas de distribución de los animales y las relaciones recíprocas entre dichas áreas y la especie humana.^[334] Mientras que, la fitogeografía es la ciencia de la vegetación natural y de las especies que estudia la distribución de las biocenosis y especies en la Tierra.^[420] Es decir, ambas tratan de describir los patrones de distribución de los organismos y de explicar los procesos que los condujeron a habitar esas áreas. Por lo tanto, se puede definir la biogeografía como la «ciencia que estudia la distribución de los seres vivos tanto en el espacio como en el tiempo».^[140] La sencillez, de esta definición, que esbozaría cualquier estudiante de biología el primer día de clase, oculta una gran complejidad que incluye un extenso cuerpo doctrinal. Aborda cuestiones tan llamativas cómo y por qué algunas regiones geográficas son más diversas que otras, cómo y cuándo se originó la diversidad actual de un continente, o por qué organismos evolutivamente próximos se encuentran ahora separados por grandes barreras geográficas como cuencas marinas o cadenas montañosas. Es una disciplina sintética, que aúna los conocimientos de campos tan diversos como la sistemática, la paleontología, la ecología, la geología y la geografía. También es una ciencia integradora que, se apoya en todas ellas y a la vez las nutre, sin dejar por ello de mantener su individualidad como un campo de estudio que posee un conjunto propio de preguntas, premisas, hipótesis y teorías. La amplitud de la biogeografía se refleja en la variedad de definiciones que se ofrecen en los libros de texto dedicados a esta materia. Sin embargo, se puede descubrir fácilmente que la distribución geográfica de los seres vivos resulta un elemento común en ellas. Gracias a esta ciencia, podemos hoy hablar, por ejemplo, de los sitios donde habitaron los dinosaurios, de por qué las tortugas marinas, las aves, las ballenas, los insectos y otras especies realizan viajes migratorios tan largos, y de por qué desaparecieron los hipopótamos de algunas islas del mundo que habitaban. En resumen, la biogeografía es la geografía de la vida.

Andrewartha^[8] indica lo siguiente: «la ecología estudia la abundancia y distribución de los organismos». Entonces, si tanto la biogeografía como la ecología estudian la distribución de los seres vivos, ¿cuál es la diferencia entre ellas? Krebs^[253] retomó el concepto de Andrewartha y redefinió la ecología como el estudio de las múltiples interacciones entre los organismos que producen una determinada distribución. En consecuencia, quizás sea necesario distinguir entre «distribución ecológica» y «distribución geográfica». La distribución de una especie en ecología se refiere al comportamiento euritópico o estenotópico de sus individuos en relación con algún componente de su ambiente. Distribución geográfica, en cambio, se refiere al conjunto de localidades en las que una especie o taxón supraespecífico delimita un área que es ocupada por sus miembros.^[140]

De acuerdo con esta distinción entre distribución ecológica y geográfica, se podría definir la biogeografía como el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos y sus cambios a través del tiempo. En el análisis de las causas de los diferentes patrones de distribución geográfica intervienen, como veremos en los diferentes capítulos, una gran cantidad de disciplinas. Es, por lo tanto, una ciencia de síntesis.

Desde Buffon^[61] hasta la actualidad, los objetivos y métodos de la biogeografía han experimentado considerables transformaciones, lo cual es, sin duda, la mejor evidencia de que esta disciplina ha tenido un desarrollo histórico caracterizado por su dinamismo.^[412] Ball^[25] considera que la biogeografía ha pasado por tres fases diferentes: una fase descriptiva o empírica (trata de detectar cualquier tipo de regionalización en la distribución de los seres vivos), una fase narrativa (observación de las distribuciones de los organismos y la posterior elaboración de una historia explicativa que sea consistente con dichas observaciones) y una fase analítica (en la que se aplica el método hipotético deductivo para inferir los procesos que explican las distribuciones actuales de los organismos).^[412] En consecuencia, las diferentes escuelas y corrientes de pensamiento biogeográficas se han sucedido desde su nacimiento como ciencia

y, en la actualidad, se enfocan problemas similares desde diferentes perspectivas.^[480]

Además de reconocer los patrones de distribución de los seres vivos, la biogeografía propone hipótesis acerca de los procesos que causaron dichos patrones e identifica regiones, provincias y otras unidades biogeográficas menores, para proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta.^[524] La biogeografía ha sido uno de los elementos decisivos en los que se han apoyado algunas teorías como la evolutiva ^{[111], [493]} y la de tectónica de placas. ^[83] Asimismo, con base en estos patrones de distribución, cuantifica y predice las consecuencias de cambios planetarios globales ^{[327], [378]}, así como selecciona áreas para la conservación.^[332]

Por lo tanto, la finalidad de la biogeografía es doble: utilizar la distribución de los seres vivos como guía para reconstruir la historia de la tierra y, al mismo tiempo, interpretar su distribución aplicando las teorías de la historia de la Tierra y de la evolución orgánica. Como últimos fines, trata de responder a la siguiente pregunta: ¿cómo cambian el tipo y el número de organismos en la superficie terrestre y cómo pueden ser explicadas tales variaciones?^[53], así como ayudar a comprender los procesos evolutivos.^[208]

Los estudios biogeográficos abarcan cualquier nivel en el seno de las escalas espacial, temporal y taxonómico-sistemática (espacio, tiempo y forma).^[101] Por esto, en la mayoría de los libros de texto que consulte el lector, encontrará que, desde unos centímetros cuadrados hasta toda la superficie terrestre, desde el instante hasta hace millones de años y desde la subespecie al *phyllum* se dan tres gamas de escalas distintas que son objeto de atención para el biogeógrafo. ^[480]

Ya que la biogeografía tiene por objeto la interpretación de los factores que condicionan la distribución de los seres vivos, tal problemática se afronta desde dos perspectivas:

La **ecológica o sincrónica** se basa en la confrontación de áreas y parámetros abióticos y bióticos. La biogeografía ecológica generalmente analiza patrones de distribución individual o poblacional, a escalas espaciales y temporales pequeñas.

La **histórica o diacrónica** tiende a reconstruir la distribución de los seres vivos en términos de causa, las relaciones filogenéticas y evolutivas de los elementos. La biogeografía histórica básicamente analiza patrones de distribución de especies a escalas temporales y espaciales mayores.^{[327]. [480]}

La dicotomía historia-ecología es semejante a otras dicotomías que oponen factores internos y externos, planteados en la historia de la biología e incluso fuera del ámbito biológico. A pesar de que a menudo se critican el mantenimiento de estas dicotomías, la inercia intelectual y la sociología de la vida académica ayudan a perpetuarlas.^[327] Haydon *et al.*^[203], conceptualizaron a la biogeografía a partir de una estructura triangular, donde existen relaciones complementarias entre la ecología, la historia y el azar. De acuerdo con estos autores, los patrones biogeográficos resultan de la interacción entre los procesos ecológicos, históricos y estocásticos.^[327] La biogeografía balanceada de Haydon *et al.*^[203] se situaría en el interior de este triángulo.

El análisis espacial es el estudio general de los fenómenos que se manifiestan en el espacio. Incluye tres aspectos que son inherentes a la biogeografía: patrones, procesos y predicción-retrodicción.^[96] Los patrones biogeográficos se refieren al arreglo o distribución de los taxones en el espacio geográfico. El estudio de ciertos patrones específicos usualmente constituye el ámbito de un enfoque biogeográfico particular, como los patrones de riqueza de especies (ecología geográfica y biogeografía de islas), los patrones de distribución de formas de vida (biogeografía ecológica), los patrones corológicos (aerografía) y los patrones de homología biogeográfica (biogeografía histórica), entre otros.^[140]

Los procesos biogeográficos son aquellos que modifican la distribución geográfica de los seres vivos. Desde una perspectiva histórica, los procesos fundamentales son la dispersión, la especiación, la vicarianza y la extinción.^{[342]. [384]} La dispersión es la expansión del área de distribución de un taxón a partir de su centro de origen, atravesando barreras y llegando a colonizar nuevas áreas.

La predicción en biogeografía en realidad es imposible, ya que como otras ciencias históricas —como la sistemática, la paleontología o la geología— estudia eventos únicos e irrepetibles, que ocurrieron en el pasado. Sin embargo, podemos emplear los resultados de los análisis panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos para efectuar retrodicciones, es decir, «predecir» eventos ocurridos en el pasado.^[327] Nelson y Ladiges^[340] describen como objetivos fundamentales de la biogeografía, frente a la crisis global de biodiversidad, la descripción de especies no conocidas, supuestamente en peligro de extinción e intensificar los esfuerzos para conservar hábitats mundialmente amenazados.

La conservación de la naturaleza, la protección de la biodiversidad, la biología de la conservación, las predicciones futuras y otras aplicaciones creemos que dependerán del proyecto biogeográfico en el que nos basemos. Biogeógrafos y ecólogos deben investigar el comportamiento de los ecosistemas para aplicar técnicas de manejo científicamente fundamentadas frente a problemas inmediatos derivados de un cambio ambiental global.