

Darwin y la **BIOGEOGRAFÍA**

Liliana Katinas y Jorge V Crisci
Universidad Nacional de La Plata

En su esfuerzo por comprender la historia de la vida en la Tierra, Darwin fijó su atención en la distribución espacio-temporal de algunos organismos sudamericanos, la que le proporcionó uno de los argumentos fundamentales en favor de la evolución de los linajes de seres vivos.



Una disciplina reveladora

La biogeografía es el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos (ver recuadro ‘¿Qué es la biogeografía?’). Fue uno de los importantes recursos de los que se valió Darwin para entender la historia de la vida en nuestro planeta.

Cuando el joven naturalista abordó el *Beagle* en 1831, daba por sentado que la flora y la fauna de todas las regiones del mundo respondían al paradigma dominante de la historia natural de ese momento. Este incluía, por lo menos, dos tesis. Una era el *creacionismo*, según el cual las especies habían sido creadas, algo que habría tenido lugar en el mismo lugar donde cada una se encontraba. Ello explicaba la adaptación de las especies a su medio circundante, que constituía un simple acomodamiento al ambiente, sin una interrelación activa a lo largo del tiempo entre el ser vivo y su entorno.

La segunda tesis dominante era el llamado *fijismo*, es decir, la estabilidad o permanencia en el tiempo de las especies, que eran consideradas inmutables: siempre habían sido como se las veía en el presente y así seguirían siendo.

Pero en Sudamérica Darwin hizo hallazgos que desafiaron esas concepciones. Su capacidad de observación le permitió descubrir que las faunas y floras eran producto de procesos históricos naturales. La vida tenía una genealogía y, por lo tanto, las especies no podían haber sido creadas como se las encontraba en un momento dado, ni eran inmutables. Estas observaciones llevaron a Darwin a advertir que la adaptación no era un simple acomodamiento, fruto de la creación en el lugar, sino una consecuencia de la interrelación de los seres vivos con su ambiente. A partir de allí, la evolución biológica se transformó en algo irrefutable.

Las enseñanzas sudamericanas

En un texto muy citado de su *Autobiografía*, Darwin consignó cuatro observaciones biogeográficas efectuadas durante su viaje a bordo del *Beagle*, que se erigieron en el fundamento de sus tesis evolutivas:

- La relación geográfica y morfológica del armadillo actual y los restos fósiles de los gliptodontes de la pampa argentina.
- La sucesión espacial, en áreas adyacentes del continente sudamericano, de especies ligadas por sus afinidades sistemáticas; por ejemplo, dos especies de ñandú.
- El carácter netamente sudamericano continental de los organismos del archipiélago de las Galápagos, un grupo de islas distantes unos 1000km al oeste de las costas ecuatorianas.

- La diversidad de especies o variedades registrada en las Galápagos, donde cada isla las tiene propias, a pesar de sus semejanzas con los organismos del continente, y a pesar de la semejanza de las condiciones físicas de las islas y su proximidad entre ellas. Ejemplo de esto son las distintas especies de unos pajarillos llamados *pinzones*, con su variación de forma y tamaño de pico en los distintos ambientes de las islas.

Estas semejanzas y diferencias entre organismos, miradas en un contexto geográfico, llevaron a Darwin a postular sus dos tesis principales:

- la *descendencia con modificación* a partir de un ancestro común, hoy llamada *evolución*, y
- la *selección natural* como agente causal del sentido de los cambios experimentados por esa descendencia con modificación.

¿QUÉ ES LA BIOGEOGRAFÍA?

La biogeografía es simple de definir: el estudio de la distribución geográfica pasada y presente de los seres vivos. Pero esa aparente sencillez oculta una gran complejidad. La biogeografía trasciende las disciplinas clásicas e incluye temas relacionados con la geología y la geografía.

Una pregunta básica que se plantea la biogeografía es cómo varía la diversidad biológica en la superficie terrestre. En las últimas décadas se han realizado muchos progresos que ayudan a contestarla, en campos como la ecología, la genética, la sistemática, la paleontología y la geología. En esencia, los biogeógrafos investigan las relaciones entre los patrones espacio-temporales y los procesos que modifican esos patrones en la naturaleza.

Los patrones biogeográficos se manifiestan en la coincidencia de distintas especies de plantas y animales en una determinada región. Por ejemplo, la Patagonia se caracteriza por reunir especies únicas, que no habitan otras regiones del globo. Ello se debe a procesos históricos y ecológicos. Es así que los biogeógrafos reconocen dos tradiciones en su disciplina: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica, distinción que se remonta al botánico suizo Agustin Pyramus de Candolle (1778-1841), cuyos escritos había leído Darwin como estudiante. En 1839 ambos se conocieron en Londres.

Candolle fue el primero en distinguir, hacia 1820, esas dos tradiciones y en señalar que la biogeografía ecológica (a la que se refirió como *stations*) se ocupa de causas físicas que actúan en el tiempo presente: considera factores ecológicos que suceden en escalas cortas de tiempo (por ejemplo, el clima, las características del suelo, las relaciones tróficas entre los organismos) y actúan sobre la distribución de los seres vivos. En cambio, la biogeografía histórica (a la que llamó *habitations*) analiza causas que existieron en el pasado, se desplegaron a lo largo de millones de años (por ejemplo, factores evolutivos o geológicos) y afectan la distribución de los organismos.

Según Darwin, todas las especies, fósiles y vivientes, descendieron sin interrupción de unas pocas formas originales, es decir, divergieron a partir de un origen común, por lo que la historia de la vida puede ser representada como un gran árbol genealógico en el que cada nodo o punto de ramificación es el ancestro común de las especies que descienden de él. Darwin afirmaba que todos los mamíferos derivaron de una única especie ancestral, que todos los insectos tenían un antepasado común y que, en definitiva, ello ocurría para todos los organismos de cualquier grupo.

Al principio, las especies son similares a sus ancestros, pero acumulan diferencias a lo largo del tiempo, de manera que, luego de un lapso relativamente largo, resultan distintas unas de otras. Así, las similitudes halladas entre el armadillo y el gliptodonte fueron el producto de un proceso genealógico y no de una creación independiente de cada uno de esos organismos. Dicho de otra manera, el gliptodonte y el armadillo se parecen porque los une un lazo de parentesco, dado su ancestro común. La tesis del ancestro común, o comunidad de descendencia, explica también las similitudes entre los pinzones, que conforman múltiples especies y viven tanto en el continente sudamericano como en todas las islas Galápagos, y descarta la tesis de una creación independiente de cada especie de ellos. Darwin llegó incluso a proponer un ancestro común a toda la vida:

Creo que los animales descienden a lo sumo de cuatro o cinco progenitores solamente, y las plantas de un número igual o menor. La analogía me conduciría un paso más allá, es decir, a la creencia de que todos los animales y plantas descienden de un solo prototipo. [...] Todas las criaturas vivas tienen muchas cosas comunes en su composición química, su estructura celular, sus leyes de crecimiento y su sujeción a influencias dañosas.

Selección natural

Para Darwin la selección natural es el agente causal del cambio evolutivo. Se trata de un proceso por el cual algunos individuos de una especie tienen mayor éxito reproductivo que el resto de los individuos de esa misma especie. Esa diferente habilidad para obtener representantes en la siguiente generación se debe a una o más características genéticas heredables, que confieren ventajas a quienes las poseen en un ambiente específico. Esta habilidad o ventaja no es absoluta, es decir, no es válida en todos los ambientes, sino siempre relativa a un ambiente en particular.

Para la selección natural, la adaptación es el resultado histórico de una relación activa entre el organismo y su ambiente. La selección natural explica, por ejemplo, que las diferencias de forma y tamaño de los picos de pinzones de las distintas islas son caracteres heredables adaptados a un tipo diferente de alimentación. Distintos tipos de ambientes de las islas ofrecen distintos tipos de alimentación, y cada tipo

de pico es una adaptación a una de esas opciones ofrecidas por el ambiente. Cada tipo de pico ofrece a la especie poseedora una ventaja adaptativa solo en el ambiente donde se da el tipo de alimentación para el cual ese pico es más eficiente. En palabras de Darwin, la selección natural se define como:

... si las variaciones útiles a un ser surgen alguna vez, seguramente los ejemplares caracterizados por ellas tendrán las mejores probabilidades de ser preservados en la lucha por la vida, y debido al fuerte principio de la herencia, tenderán a producir descendientes caracterizados de la misma manera. Este principio de preservación, o la supervivencia de los más aptos, es lo que he llamado selección natural.

Darwin no fue el primero en proponer la idea de la evolución de los seres vivos, pero sí en reunir evidencia comprobable y contundente de la realidad de la evolución, como sus rigurosas observaciones biogeográficas sobre la genealogía de la vida, que hacen plausible postular la existencia de un ancestro común. Además, fue también el primero en definir un mecanismo viable para explicar el fenómeno evolutivo, como es la selección natural.

Como el mismo Darwin señaló en varias ocasiones, el fundamento empírico de sus tesis evolutivas fue el riguroso análisis de la distribución geográfica de los organismos fósiles y vivientes. Dos capítulos completos de *El origen de las especies* y más de la mitad de sus extensos cuadernos de notas están dedicados al análisis y la interpretación de la distribución geográfica de los organismos.

Alfred Russel Wallace (1823-1913), codescubridor de la selección natural, también se basó en la biogeografía para llegar a ella. Esta coincidencia entre Darwin y Wallace en el razonamiento biogeográfico no parece casual sino, más bien, resultado del mayor conocimiento de la distribución geográfica de los organismos, que se estaba dando en las décadas iniciales del siglo XIX. Se podría llegar a pensar que ambos expresaron un cambio conceptual inevitable en la historia natural de la época, ya que la biogeografía del momento producía resultados irreconciliables con el paradigma dominante de creacionismo y estabilidad de las especies.

Si para los nombrados las distribuciones geográficas de los organismos vivientes y fósiles eran prueba de la evolución y del proceso de la selección natural, quedaba sin embargo por explicar cómo, a partir de un ancestro, los organismos se distribuyeron en el espacio geográfico. Para hacerlo, Darwin se basó en el concepto del centro de origen y dispersión y en la influencia de los factores históricos.

Centro de origen y dispersión

Para Darwin, el lugar de proveniencia del ancestro común de un grupo de especies es su centro de origen, desde donde en ocasiones los organismos migran a otras regiones atravesando barreras.

Advirtió como una regla general que las poblaciones animales o vegetales de cada región están relacionadas con las de zonas cercanas, de las que podrían haber provenido o emigrado. Citaba como ejemplo la notable semejanza de casi todas las plantas y los animales de las Galápagos, las islas chilenas Juan Fernández y de otras islas americanas con las plantas y animales del vecino continente.

La colonización de nuevas áreas ocurría, para Darwin, mediante la dispersión a larga distancia de organismos que atravesaban barreras. En otras palabras, el ancestro proviene del centro de origen, migra atravesando una barrera y generalmente evoluciona en una o más formas en los lugares que coloniza. Así, la dispersión constituye una de las fuerzas principales que modifica la distribución espacial de los seres vivos. La otra es la extinción o desaparición de especies. En los dos capítulos del *Origen* dedicados a la biogeografía pueden encontrarse numerosas referencias a este aspecto.

Si no son insuperables las dificultades para admitir que en el largo curso del tiempo todos los individuos de la misma especie, e igualmente varios de especies pertenecientes al mismo género, han procedido de una fuente, entonces todos los grandes hechos principales de la distribución geográfica son explicables con la teoría de la migración, junto con la posterior modificación y multiplicación de las nuevas formas. Podemos entender así la alta importancia de las barreras, ya sean de agua o de tierra, no solo para separar, sino aparentemente para formar también las diversas provincias zoológicas y botánicas.

Por ello me parece, como a otros naturalistas, que la opinión de que cada especie se haya producido en una sola región y después haya migrado a esa zona hasta donde alcanzasen sus poderes de migrar y subsistir en las condiciones actuales y pretéritas, es la más verosímil.

Para comprobar la dispersión de los organismos, llevó a cabo numerosos experimentos, cuyo minucioso relato es parte integral del capítulo XII del *Origen*, con el subtítulo 'Medios de dispersión'. Analizó cuánto tiempo las semillas pueden resistir la acción dañina del agua de mar y halló, por ejemplo, que de 87 clases de semillas, 64 germinaron después de una inmersión de casi un mes, y unas pocas sobrevivieron a una inmersión de 137 días. Darwin también demostró que las semillas pueden ser ocasionalmente transportadas por restos de vegetación a la deriva, carcasas de aves flotando en el mar y en los intestinos de aves vivas.

Factores históricos

Darwin encontró que los factores históricos, que ocurren a lo largo de prolongados períodos, moldean la distribución de los organismos en mayor medida que los ecológicos, que ocurren en tiempos más reducidos. Comenzó el capítulo XII del *Origen* con el subtítulo 'La

distribución actual no puede ser explicada por diferencias en las condiciones físicas'. Allí afirmó:

Al considerar la distribución de los seres orgánicos sobre toda la faz del globo, el primer gran hecho que nos llama la atención es que ni la semejanza ni la desemejanza de los habitantes de varias regiones puede ser explicada totalmente por cambios climáticos y otras condiciones físicas.

Explicó que si comparamos las grandes extensiones de Australia, Sudáfrica y el oeste de Sudamérica entre las latitudes de 25° y 35°, encontramos partes con condiciones extremadamente semejantes, pero sería imposible señalar tres faunas y floras más diferentes entre ellas. Dedicó varias páginas del *Origen* para demostrar la gran influencia de los períodos glaciales en la distribución mundial de las especies. Y en el capítulo final concluyó que por más que dos regiones presenten condiciones tan semejantes que hagan suponer que tendrán las mismas especies, si han estado completamente aisladas una de la otra por largos períodos, no debe sorprendernos advertir que su flora y fauna sean muy distintas. Como las dos regiones habrán recibido inmigrantes en varios períodos y en diferentes proporciones, el curso de la modificación evolutiva en cada una habrá sido forzosamente diferente.

Una síntesis de las ideas centrales biogeográficas de Darwin podría representarse con el siguiente párrafo del último capítulo del *Origen*:

Rhea darwinii (hoy *Pterocnemia pennata*) o ñandú de Darwin, popularmente choique o ñandú petiso. Grabado de 1841 sobre un dibujo del ornitólogo John Gould, publicado en *Zoología del viaje del Beagle*.



Volviendo a la distribución geográfica: si admitimos que durante el largo curso de las edades ha habido mucha migración desde una parte del mundo a otra, debido a anteriores cambios climáticos y geográficos y a los muchos medios ocasionales y desconocidos de dispersión, entonces comprenderemos, con la teoría de la descendencia con modificaciones, la mayoría de los grandes hechos de la distribución.

Darwin y la biogeografía moderna

La biogeografía moderna, sin rechazar las explicaciones ideadas por Darwin, ha ido más allá de ellas en lo conceptual, metodológico y tecnológico. Entre esos progresos se cuentan:

- el uso biogeográfico de historias genealógicas de seres vivos (denominadas *árboles filogenéticos*), obtenidas a partir de métodos rigurosos basados principalmente en datos moleculares;
- nuevas tecnologías (en especial informáticas), que permiten obtener datos y miradas imposibles en los tiempos de Darwin, como los sistemas de información geográfica;
- la aceptación del proceso de vicariancia (que se explica enseguida) como otro generador de cambios en las distribuciones de los organismos;
- una visión más balanceada de la ecología y la historia como condicionantes de las distribuciones geográficas.

Un problema clásico en biogeografía es explicar por qué una especie animal o vegetal puede habitar áreas que

están separadas entre sí por océanos, cadenas montañosas o grandes distancias. ¿Por qué las plantas del género *Larrea* (jarillas) pueden encontrarse en áreas desérticas de la Argentina, Chile y Bolivia, y también en áreas desérticas de México y el sudoeste de los Estados Unidos, pero no en zonas intermedias?

La visión de Darwin de que las especies se habían dispersado desde un centro de origen se apoyaba principalmente en el concepto geológico de la estabilidad de los continentes. La teoría de la deriva continental o de tectónica de placas, postulada en 1915 por Alfred Wegener (1880-1930) y otros, y aceptada de manera general en las décadas de 1960 y 1970, indicó la existencia de un nuevo proceso espacial que modificó la distribución de los organismos: la *vicariancia*, que vino a complementar el planteo descrito de Darwin, llamado *dispersalismo*.

Vicariancia es el proceso por el cual una población ancestral se divide en dos subpoblaciones por la aparición de barreras que sus miembros no pueden atravesar. Así, la fragmentación del supercontinente Gondwana en América del Sur, África, Antártida, India y Australia permite explicar la distribución en esos continentes actuales, ahora incommunicados, de numerosos grupos de organismos, como los árboles del género *Nothofagus* (lenga, ñire y otros), los peces cíclidos, ciertos grupos de tortugas y las aves ratites (ñandú, avestruz, emú). Esos grupos de animales y vegetales habrían estado ampliamente distribuidos en Gondwana y navegaron a la deriva en los distintos fragmentos que fueron segregándose del supercontinente, en los que cada subgrupo continuó por separado su evolución.

La distribución disyunta del género *Larrea* podría analizarse, en consecuencia, desde dos posiciones alternativas: la del dispersalismo, por la que el género se originó en un área

Explicaciones históricas de las disyunciones por dispersión y por vicariancia en el género de plantas *Larrea*. En la *dispersión*, algunos miembros de la población ancestral migran desde su centro de origen a otra región sorteando las barreras que se podían interponer. En la *vicariancia*, la aparición de una barrera insuperable divide a la población ancestral en dos o más subpoblaciones. Las poblaciones separadas de cada región pueden evolucionar independientemente y formar nuevas especies. Dibujo Víctor H Calvetti



y migró a la otra, y la de la vicariancia, que señala cómo la distribución original del grupo cubría también un territorio intermedio y, por razones geológicas o climáticas del pasado, se dividió en las dos áreas que quedaron incomunicadas (ver mapa).

Ciento cincuenta años después de la publicación del *Origen*, la biogeografía está viviendo un regreso a las explicaciones dispersalistas, ocasionado en parte por la aplicación de la técnica del *reloj molecular*, cuya hipótesis de base es que la tasa del cambio evolutivo es más o menos constante en el tiempo. El momento de divergencia de proteínas, genes o linajes puede datarse, mediante la calibración con los fósiles, midiendo el número de cambios en las secuencias o en las proteínas de diferentes organismos. Los cambios moleculares se acumulan en las poblaciones como el tictac de un reloj, es decir, como una función lineal del tiempo.

Analizando los relojes moleculares de gran número de organismos se concluye que las divergencias en sus árboles evolutivos ocurrieron demasiado recientemente como para ser explicadas por la tectónica de placas y, por ende, por fenómenos de vicariancia. Así, en los últimos años hubo un aumento del número de estudios moleculares que apoyan las dispersiones a través de los océanos para explicar la actual distribución de muchos grupos que antes era explicada por eventos de fragmentación de sus ambientes o vicariancia. Pero hay también científicos que cuestionan la precisión de los tiempos calculados con el reloj molecular, y rechazan que esas estimaciones favorezcan las hipótesis dispersalistas.

A pesar de estas controversias, hoy nadie niega que tanto la dispersión como la vicariancia —y también la extinción—

DARWIN Y LA NATURALEZA DE LA HERENCIA

Una debilidad de las tesis darwinianas era la falta de conocimientos precisos acerca del origen de la variación heredable sobre la cual trabaja la selección natural. Resultó la genética, por la obra de Gregor Mendel (1822-1884), August Weismann (1834-1914) y Hugo Marie de Vries (1848-1935), entre otros, la que con el tiempo fue generando las respuestas que le faltaban a Darwin.

Solo a mediados del siglo XX, con el llamado *neodarwinismo*, se unen los conocimientos genéticos modernos con las ideas darwinianas y generan lo que actualmente se llama *teoría sintética de la evolución*. En este último paso fueron fundamentales las contribuciones de George Ledyard Stebbins (1906-2000), George Gaylord Simpson (1902-1984), Theodosius Dobzhansky (1900-1975) y Ernst Mayr (1904-2005). La carencia de un preciso conocimiento de la naturaleza de la herencia no oscurece de ninguna manera la extraordinaria genialidad de Darwin.

hayan ocurrido en el pasado y sucedan en la actualidad. Son procesos que no se excluyen y que han contribuido en su medida a la distribución geográfica de los organismos.

Para Darwin los acontecimientos históricos desempeñaban un papel esencial en la distribución geográfica de los organismos. El enfoque darwiniano, predominantemente histórico, fue moderándose con el tiempo por la mirada más ecológica de otros naturalistas. Ello llevó a la separación metodológica y conceptual entre una biogeografía histórica y una biogeografía ecológica. Si bien la mayor parte de los biogeógrafos desea la integración de ambas, desde siempre cada una ha trabajado por lo general en forma independiente de la otra. Actualmente se reconoce que la distribución geográfica de los organismos se debe tanto a causas ecológicas como históricas y que su comprensión exige ineludiblemente la integración de ambas biogeografías.

El gran logro de Darwin fue comenzar a descifrar, en un contexto geográfico, el lenguaje con el que los seres vivos nos narran la historia de la vida en la Tierra. Con su obra abrió la puerta a la moderna teoría de la evolución (ver recuadro 'Darwin y la naturaleza de la herencia'), que hoy sustenta a la biología toda. Después de Darwin, la biología de poblaciones, la biología molecular, los métodos de reconstrucción filogenética, la biogeografía moderna y, muy especialmente, la genética confirmaron la realidad de la evolución y a su vez mejoraron o contribuyeron grandemente con aportes originales a nuestra comprensión de los procesos que la generan. **CH**



Liliana Katinas

Doctora en ciencias naturales, UNLP.
Investigadora independiente, Conicet.
Profesora, UNLP.
katinas@fcnym.unlp.edu.ar



Jorge V Crisci

Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Investigador superior, Conicet.
Profesor, UNLP.
Académico, academias nacionales de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, y de Agronomía y Veterinaria.
crisci@fcnym.unlp.edu.ar

LECTURAS SUGERIDAS

- CRISCI JV & KATINAS L, 2009, 'Darwin, historical biogeography and the need of overcoming binary opposites', *Journal of Biogeography*, 36:1027-1031.
- CRISCI JV, KATINAS L & POSADAS P, 2003, *Historical biogeography: An introduction*, Harvard University Press, Cambridge.
- CRISCI JV, SALA O, KATINAS L & POSADAS P, 2006, 'Bridging historical and ecological approaches in biogeography', *Australian Systematic Botany*, 19:1-10.
- DESMOND A & MOORE J, 1991, *Darwin*, Penguin, Londres.
- RUSE M, 2008, *Charles Darwin*, Katz, Buenos Aires.