

# *Corología biológica y biogeografía histórica. En torno a las causas de la distribución geográfica de los seres vivos*

FRANCISCO ORTEGA ALBA

## 1. INTRODUCCIÓN

El título del presente artículo es un tanto extenso y sin embargo es, en cierto modo, un resumen del que hubiera sido realmente adecuado. En ese otro título habría que haber aludido de alguna manera a la biogeografía explicativa y dinámica, a la ecología, a las fronteras de la investigación biológica y geográfica, a los problemas de dispersión de las fuentes o, lo que es lo mismo, a la carencia de perspectivas globales que no orillen las aportaciones de diferentes disciplinas corológicas, biológicas o históricas en la explicación del hecho complejísimo de la heterogeneidad no aleatoria de la biosfera... En cualquier caso, creemos haber elegido un enunciado correcto, puesto que en su primera parte se alude a la intención de explicar los hechos corológicos con ayuda de los procesos que tienen lugar en el espacio y que se suceden en el tiempo. La segunda parte, a su vez, al explicitar que se buscan las causas, incluye no sólo aspectos del devenir, sino también otros de tipo mesológico y, por supuesto, una reflexión sobre mecanismos biogeográficos y las teorías pasadas y presentes, especialmente estas últimas a diferentes escalas.

La biogeografía histórica o paleobiografía, así como la propia biogeografía, se han caracterizado en el pasado por la proliferación de las soluciones «ad hoc». Hasta épocas muy recientes —las dos últimas décadas— no se ha aceptado plenamente la explicación de conjunto basada en la deriva de los continentes (Wegener, 1929), tras la rehabilitación de la misma con el hallazgo de un «motor eficiente»: las corrientes de convección de la astenosfera y su aplicación a la hoy llamada tectónica de placas.

Las citadas explicaciones «ad hoc» se ejemplifican ante todo con el recurso de suponer la existencia, en el pasado, de los famosos puentes continentales para poder dar cuenta de ciertas expansiones de taxones (o mejor líneas filogenéticas), preferentemente animales, que hoy se encuentran separadas por barreras importantes. Por ejemplo, a ambos lados del Atlántico.

Llegó un momento en que el abuso de tales soluciones llenó los supuestos mares ancestrales de inverosímiles y numerosísimas «salchichas» de tierra firme. Su funcionamiento, que a veces se suponía en un solo sentido y otras en sentido doble, era tan artificioso y contradictorio, que el supuesto (y por cierto muy nebuloso) paradigma se hizo insostenible.

Esto ya ocurría en la segunda década del presente siglo, cuando Wegener concibió su teoría. Pero, como hemos dicho, al no aceptar los tectonicistas la nueva teoría, los biogeógrafos, que vislumbraron pronto las posibilidades de explotación intelectual de esa propuesta, quedaron de nuevo empantanados en las viejas soluciones «ad hoc» de los puentes continentales.

Aparte de este problema fundamental, los biogeógrafos de finales del XIX y primera mitad del XX se ocuparon también de otros aspectos menos generales. Simberloff (1972) señala los siguientes:

- a) Las consecuencias evolutivas del aislamiento, especialmente en islas y archipiélagos oceánicos alejados (desde Darwin, 1859).
- b) Los orígenes geográficos de taxones concretos (desde Wallace, 1876).
- c) Las diferenciaciones evolutivas en subgrupos del mismo taxón (o mejor fillum) situados en áreas disjuntas (desde Willis, 1922).
- d) Diferente número de especies en regiones con diferentes áreas (desde Arrhenius, 1921).
- e) El concepto de bioma y la relación entre sucesiones ecológicas y distribuciones geográficas, con los conceptos dinámicos de serie, climax, subserie, etc. (desde Clements y Shelford, 1939).
- f) Determinación de distribuciones geográficas de los seres vivos en función de parámetros climáticos, en especial las temperaturas. Al mismo tiempo, la Paleobiogeografía comienza a intentar inferencias paleoclimáticas en función del registro fósil (desde Hutchins, 1947).

A estos aspectos señalados por Simberloff podemos añadir la labor de definición y descripción de mecanismos concretos realizados más recientemente por Simpson (1965) y, sobre todo, la creación del modelo de equilibrio de MacArthur & Wilson (1967), que tuvo más for-

tuna que la propuesta casi simultánea (anterior para ser justos) e independiente de Preston (1962).

Actualmente, la Biogeografía, como otras ramas de la Geografía, está aplicando técnicas cuantitativas y comprobando modelos construidos previamente, al menos en niveles elementales o de insularidad (el ya citado por MacArthur y Wilson muy particularmente, con modificaciones y adaptaciones debidas sobre todo a Simberloff, como veremos).

Al mismo tiempo, se está tratando de superar la enorme dificultad que supone la escala continental o de grandes áreas, especialmente por la penuria y disparidad de los datos, así como las contradicciones de una teoría general a nivel planetario, tratando de combinar los elementos abióticos y bióticos con la dimensión temporal, lo que comporta una enorme multiplicidad y complejidad de datos y mecanismos causales, como veremos a continuación.

## 2. MULTIPLICIDAD Y COMPLEJIDAD DE LOS MECANISMOS CAUSALES EN BIOGEOGRAFÍA

El diagrama de conjuntos de Veen que hemos adaptado a la Biogeografía explicativa (y a la Ecología), permite comprobar gráficamente la enorme multiplicidad y complejidad causal para intentar una explicación racional y globalizada de los fenómenos biogeográficos (fig. 1).

Como puede verse, existen al menos tres fuentes de causalidad interactuando (cada una está representada por un círculo).

### A) *Elementos abióticos*

Incluye tanto los aspectos más o menos estáticos de localización, extensión, nivel de aislamiento, relieve, etc., como los elementos dinámicos derivados del clima, los flujos marinos, corrientes fluviales, etcétera.

### B) *Elementos bióticos*

Los propios seres vivos son portadores de caracteres que facilitan o dificultan su distribución:

- Riqueza específica (núm. de especies).
- Poblaciones.
- Dotación genética.
- Capacidad de adaptación (plasticidad).
- Capacidad de propagación.

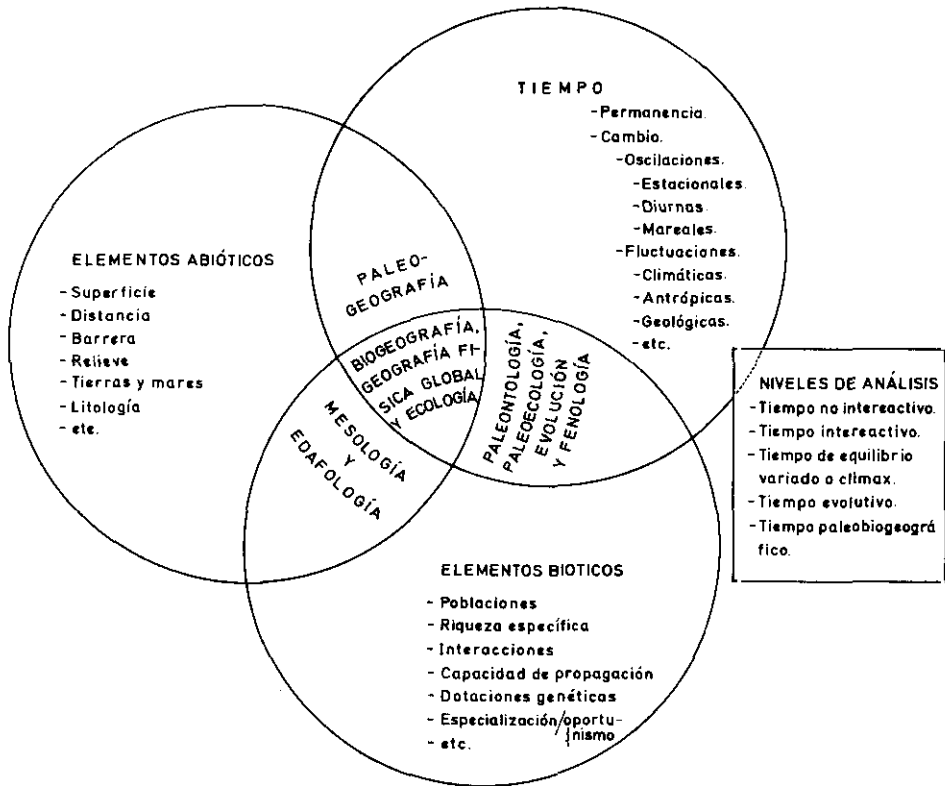


FIG. 1.—*Multiplicidad y complejidad de los mecanismos causales en biogeografía* (F. Ortega.)

Es decir, la propia biomasa y sus cualidades de transmisión (hereditaria o etológica) de una información biológica son elementos fundamentales en biogeografía dinámica.

### C) *Dimensión temporal*

Dos situaciones opuestas: Permanencia frente a Cambio.

La permanencia puede referirse al estacionamiento de las condiciones abióticas, lo que generalmente conlleva una progresión o maduración de la organización del subconjunto biótico. O puede referirse a una estabilización o estancamiento de este último, que es excepcional y sólo concebible como balance, puesto que la inmovilidad es lo contrario de la vida.

El cambio puede ser, a su vez, brusco o no cíclico, frecuentemente una fluctuación o una mutación, lo que conlleva una crisis:

- Cambio geológico.
- Cambio climático.
- Cambio genético.
- Cambio antrópico.

Y cambios cíclicos, que pueden ser:

- Diurnos.
- Mareales.
- Estacionales.
- etc...

De la combinación binaria de los tres subconjuntos nacen aspectos diagonales que pueden ser analizados por ciencias abiertas competentes en las interacciones de los dos subconjuntos en cuestión. Así, entre los subsistemas biótico y abiótico nacen una serie de disciplinas en su aspecto descriptivo, no explicativo, como la edafología, la biogeografía (corología biológica) y ecología descriptivas.

Por su parte, la intersección de la dimensión temporal con los factores abióticos es el meollo de la paleogeografía.

Y la conjunción entre la dimensión temporal y los elementos bióticos es estudiada por la teoría de la evolución, la paleobiogeografía, la paleoecología y la fenología.

En cualquier caso, los hechos no son tan esquemáticos, puesto que nunca faltan elementos derivados de cualquiera de los tres subsistemas para una interpretación correcta de los problemas que plantean esas ciencias aludidas. Lo que ocurre es que el énfasis se sitúa en la convergencia de los dos subconjuntos citados en cada caso.

Por estas razones, el único lugar del diagrama que permite la ubicación de disciplinas integradoras es el triángulo central en que se produce la conjunción de los tres subsistemas. Por eso he colocado en él tanto la *Geografía Física global* y la *Biogeografía explicativa o dinámica* como la *Ecología*, independientemente de que la *Ecología* ponga el énfasis en el estudio de los flujos de materia y energía y en el control cibernético del ecosistema, mientras a la *Biogeografía* y a la *Geografía Física Global* les interesan más específicamente los hechos corológicos. Pero para que esa *Corología biológica* sea explicativa, necesita la dimensión temporal, tanto en el sentido de la duración —que permite expansión vital— como en el sentido del cambio, que puede cortar o entorpecer esa expansión o progresión vital —cambios climáticos y acción antrópica— o cambiarla de sentido, como sucede con las alteraciones genéticas y con la deriva continental, según veremos.

### 3. LOS NIVELES ESPACIALES DE ANÁLISIS Y SU RELACIÓN CON LOS DIVERSOS ESTADIOS TEMPORALES DE EQUILIBRIO DINÁMICO

Los niveles de análisis espacial pueden ser muy numerosos puesto que, salvo en el caso de grandes distancias o de barreras totalmente eficaces, es difícil establecer los conceptos de frontera biogeográfica. Esta se comporta frecuentemente como un filtro selectivo más que como un límite infranqueable (Simpson, 1969). Además, no hay criterios claros en la determinación de las magnitudes de las áreas ni en el grado de diversidad de biotopos para áreas iguales. La cuantificación, como veremos, sólo es posible hoy para ámbitos espaciales de áreas mínimas y bien delimitadas: islas.

Vamos a establecer, pues, tres niveles de análisis espacial muy diferentes: el elemental o insular; el de grandes áreas intercomunicadas (continentes, océanos o sectores oceánicos) y nivel planetario.

#### A. Nivel elemental o de insularidad

Elegimos un concepto de insularidad amplio, que abarca tanto las islas oceánicas como las situadas en tierra firme, esto es, parcelas espaciales incomunicadas, total o parcialmente, con otras áreas de características mesológicas equivalentes: lagos, montañas, árboles aislados, etc. En cuanto a las islas propiamente dichas, cabe distinguir entre grandes y pequeñas, cercanas y lejanas, uniformes o diversificadas en los aspectos mesológicos. Las combinaciones posibles entre estas características son, evidentemente, muy variadas.

#### 1. *El modelo de equilibrio dinámico de McArthur y Wilson* (McArthur, R. H., & Wilson, E. O., 1967)

Es un modelo relativamente sencillo y muy conocido, que incluye los siguientes elementos: insularidad, extensión, distancia, lluvia de propágulas, inmigración y extinción. Estos elementos combinados convenientemente determinan los valores de la tasa de renovación en las ordenadas y el número de especies en las abscisas. Hay que distinguir, no obstante, entre el modelo simple, que omite los elementos extensión y distancia y los modelos específicamente diseñados para comprobar el efecto distancia o el efecto área.

##### a) *El modelo simple*

En la Fig. 2 puede comprobarse que la intersección de las curvas que representan las tasas de inmigración y de extinción, determinan el número de especies (abscisas) y la tasa de renovación (ordenadas).

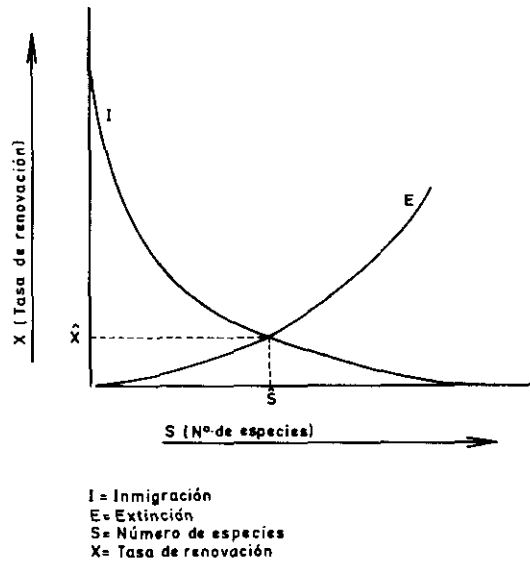


FIG. 2.—El modelo de equilibrio de Macarthur y Wilson. (Simberloff, 1972.)

La inmigración depende de la capacidad de dispersión de las especies, de la distancia de la isla al área fuente de las propágulas y de la riqueza biológica del área fuente, entre otras variables menos importantes.

La extinción, por su parte, depende del tamaño del área (de la isla), de la saturación de especies y poblaciones, de la competitividad y otras interacciones biológicas, de las fluctuaciones en las condiciones mesológicas globales, como por ejemplo las climáticas, de la diversidad mesológica como oferta de nichos ecológicos potenciales, etcétera.

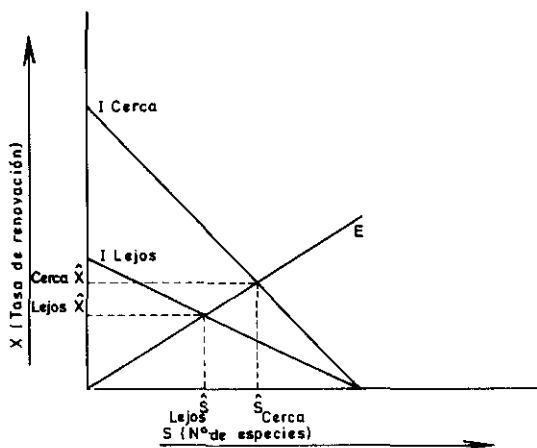
b) *El efecto distancia* (fig. 3)

Para las islas con áreas iguales y características mesológicas idénticas, la más cercana tendrá mayor inmigración, mayor número de especies y mayor tasa de renovación. La extinción sería idéntica en principio.

c) *Efecto área* (fig. 4)

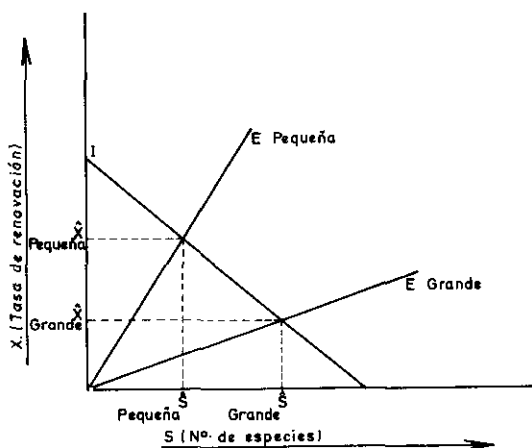
Dos islas situadas a igual distancia de un continente u otra importante área fuente, tendrán igual inmigración (por unidad de superficie), pero si una de ellas es mayor, tendrá también más especies que la otra, por su menor extinción (ofrece más espacio y más nichos ecológicos para la supervivencia), pero en cambio su tasa de renovación

es menor porque hay más especies asentadas que impiden o dificultan la colonización de las especies nuevas. Es por tanto un mundo biológico más estable, con escasas fluctuaciones.



I = Inmigración  
E = Extinción  
S = Número de especies  
X = Tasa de renovación

FIG. 3.—*Efectos distancia.* (Simberloff, 1972.)



I = Inmigración  
E = Extinción  
S = Número de especies  
X = Tasa de renovación

FIG. 4.—*Efecto área.* (Simberloff, 1972.)



d) *Principio de rendimientos decrecientes y niveles de análisis temporal*

Tanto el efecto área como el efecto distancia, con la matización de diversidad mesológica, desembocan en un principio general común en muchas ciencias. En Biogeografía se enuncia así: «La proporción de incremento en el número de especies es proporcional a lo lejos que se encuentre una isla de una condición de equilibrio» (Simberloff, 1972). Por tanto, en islas poco colonizadas, el incremento es intenso porque las especies apenas entran en interacción. En cambio, en islas muy densamente colonizadas, la concurrencia deja poco margen a la entrada de nuevas especies o, en caso de que esa entrada se produzca, es compensada por extinciones de «especies lábiles». Esto da lugar a la diferenciación de varios niveles de análisis temporal:

— *Nivel no interactivo*

Tiempo ecológico corto y colonización pionera de especies oportunistas.

— *Nivel interactivo*

Tiempo ecológico largo. Competencia, disminución de especies, especialización.

— *Nivel variado o clímax*

De persistencia indefinida. Adaptaciones fenotípicas (acomodaciones plásticas).

— *Nivel evolutivo*

«Tiempo de equilibrio evolutivo». Adaptaciones genotípicas o especiación.

A estos niveles señalados por Wilson (1961), cabe añadir:

*Nivel paleobiogeográfico.* Incluye reconstrucciones paleontológicas de ecosistemas extintos y tiene en cuenta la deriva continental y otros cambios paleogeográficos notables (fluctuaciones de radiaciones, fluctuaciones climáticas, etc).

e) *Comprobaciones empíricas* (Wilson/Simberloff, 1969; Simberloff/Wilson, 1969)

El experimento de desfaunación de Simberloff y Wilson con objeto de comprobar empíricamente el modelo de equilibrio dinámico de MacArthur y Wilson se realizó en islas minúsculas de manglares sin suelo supramareal, en los Cayos de Florida. El mangle fue, pues, el medio y, como tal, permaneció intacto durante el experimento, que

se limitó a la fauna, concretamente a las poblaciones de artrópodos, predominantemente insectos.

Se realizó un censo previo del número de especies, que incluía tanto las islas de control como las que debían ser desfaunadas. La desfaunación se hizo con insecticidas, en una de las islas con seis meses de antelación para contrarrestar los efectos de estacionalidad.

Luego se realizaron censos periódicos a lo largo de tres años. Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

- En todas las islas, excepto en la más lejana, el número de especies se elevó por encima del de predesfaunación, como corresponde a una fase de equilibrio no interactivo.
- Más tarde descendió y se equiparó con el primitivo: equilibrio interactivo.
- En las islas más distantes, los equilibrios fueron más bajos y se consiguieron después.
- Las islas de control siguieron igual.
- Las especies nuevas eran diferentes de las primitivas, pero ecológicamente (funcionalmente) equivalentes.

Las experiencias comentadas demostraron la validez del modelo de equilibrio y permitieron observaciones controladas y elegidas convenientemente. Hasta ese momento sólo se disponía de informaciones sobre casos excepcionales, como la colonización rápida en medio óptimo vacío que ofrecía el Krakatoa, que también se ajustaba al modelo.

También se han realizado experiencias del modelo de equilibrio en estanques, vasijas o en simples placas de cristal para microorganismos acuáticos, así como para algún segmento sumamente móvil de la fauna como las aves (Blondel, 1979; Blondel/Frochot, 1976).

## 2. *Características biogeográficas de la insularidad*

Entre las características más notorias podemos destacar las siguientes:

- Fragilidad de los equilibrios, tanto por las fluctuaciones medioambientales, como por las acciones humanas o la falta de estrategias adaptativas ante una especie nueva fuertemente competitiva. La acción humana puede situarse como una extrapolación límite de este mecanismo de competencia altamente disimétrica.
- Pobreza relativa de especies. Esto es sobre todo válido en islas oceánicas, puesto que en zonas aisladas continentales en las que la barrera aislante no implica un cambio de medio, puede haber fun-

cionado un mecanismo de refugio poligénico y escalonado, con lo que tal pobreza específica no existe o incluso se sustituye por riqueza. Es el caso de las montañas de gran desarrollo altitudinal en países cálidos o templado-cálidos. En España, Sierra Nevada constituye un ejemplo admirable, especialmente en el segmento florístico.

- Predominio de ubiquistas y escasa especialización. Naturalmente, predominio no quiere decir exclusividad, puesto que incluso se da a la vez el fenómeno de la divergencia evolutiva por irradiación adaptativa hacia nichos vacíos, como demostró tempranamente Darwin en las Galápagos, tomando como base sus famosos pinzones (Lack, 1953).
- Abundancia de endemismos, como resultado de los dos mecanismos antes mencionados, es decir, neoendemismos por irradiación adaptativa y paleoendemismos por efecto de refugio. En este último caso pueden prosperar, si las concurrencias no son muy agresivas, gigantismos o enanismos no estratégicos, es decir, aberrantes, tomando este término en un sentido relativo (una situación de escaso margen ante una fluctuación importante en las concurrencias).
- Canal genético estrecho con genomas empobrecidos.
- Alta densidad de las poblaciones, que compensa la pobreza específica.
- Escasas interacciones, con cadenas tróficas cortas y escasos depredadores y canal etológico rudimentario y desdibujado.

### B. Nivel de grandes áreas intercomunicadas

Las características propias de este nivel espacial son generalmente las inversas de las explicadas para el nivel insular, por lo que podemos ahorrarnos muchas explicaciones. Por otra parte, razones de tamaño y diversidad hacen muy difícil la comprobación de la validez del modelo de equilibrio, aunque en la actualidad se trabaja en este empeño.

Digamos pues, brevemente, las características más notorias de la biogeografía dinámica de este nivel medio o continental (también oceánico o suboceánico):

- Gran extensión y, en general, multiplicidad de biotopos; riqueza mesológica.
- Interacciones muy sofisticadas, con cadenas tróficas largas y canal etológico denso y sumamente articulado.
- Fuerte dialéctica entre irradiación adaptativa y concurrencia excluyente, de la cual resulta una selección muy efectiva, con homogeneización de las características globales de las especies y rasgos individuales muy variados (dentro de esa homogenei-

dad) por la existencia de genomas muy amplios. En estas condiciones, los casos de gigantismo o enanismo no son aberrantes, sino estrategias de éxito ante los predadores o como aprovechamiento de nichos ecológicos límite. Casos como los del elefante, la jirafa o el dik-dik encajan perfectamente en esos mecanismos.

En resumen, puede afirmarse que en este nivel medio existen más oportunidades y más riesgos, con lo que las biotas son mucho más dinámicas, tanto en lo especial, como en lo temporal, con ajustes evolutivos muy eficaces (los que sobreviven), puesto que la concurrencia es mucho más apretada que en los medios insulares. Todo ello desemboca en una mayor eficacia de la autorregulación, con un menor riesgo de labilidad para el conjunto en caso de fluctuaciones mesológicas o de nuevas concurrencias. Hay, pues, mucho mayor riesgo para individuos o especies, que para el conjunto de la biocenosis.

### C. Nivel planetario

Para este nivel existen dos enfoques fundamentales: el ecobiocológico de dominante climática (o bioclimático), y el paleobiogeográfico, propio de la biogeografía histórica.

Del primero no vamos a hablar, puesto que es el más desarrollado y existen obras generales que lo tratan satisfactoriamente. Recorde mos, sin embargo, que trata de analizar la repartición de las comunidades vivas sobre el globo en función de parámetros mesológicos en cuya cúspide jerárquica se halla el clima. Surgen así ámbitos zonales ocupados por grandes formaciones o biomas, con unos mecanismos cibernéticos de autorregulación mediante flujos de materia y energía: ecosistemas. Sean biomas o ecosistemas, de ecuador a polo se escalonan los conocidos ámbitos de selva, sabana arbolada, estepa espinosa, desierto, matorral mediterráneo, etc. Lo mismo ocurre en los mares con los mecanismos de *upwelling* en las corrientes frías.

Al segundo enfoque, el paleobiogeográfico-filogenético, le atañe conocer la distribución actual de los diferentes fillum basándose en una evolución espacio-temporal (histórica) que se puede detectar en el registro fósil, especialmente de fósiles animales que son los más abundantes.

Se partió de una incógnita importante (Kurten, 1969):

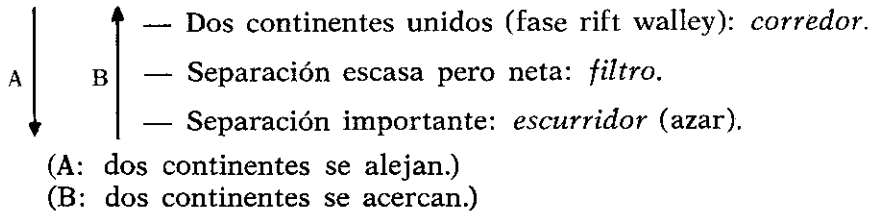
- En un tiempo T, los reptiles desarrollaron 20 órdenes diferentes.
- En un tiempo T/3, los mamíferos desarrollaron 30 órdenes.

Suponiendo una velocidad de especiación sensiblemente igual, aun admitiendo la superioridad cerebral y fisiológica de los mamíferos, la

disimetría era un enigma. La solución de los llamados puentes continentales no servía en absoluto; no era, pues, tal solución.

Hoy se piensa que la solución está en la combinación compleja de los mecanismos de la deriva continental, con la multiplicación de las piezas emergidas, con el proceso de irradiación adaptativa, que se incrementa con el aislamiento. En efecto, los reptiles vivieron en uno o dos grandes continentes, por lo que se les puede aplicar lo dicho para grandes áreas intercomunicadas. Los mamíferos, por su parte, se desarrollan paralelamente al despiece de esas grandes masas. Hubo épocas, concretamente el Oligoceno, en que existieron numerosas piezas, más incluso que ahora, con el consiguiente auge de la irradiación adaptativa. Más tarde, la unión de Africa con Eurasia (cadenas alpino-himalayas) y de las dos Américas, provocó numerosas extinciones entre los peor adaptados (competencia y exclusión).

Los mecanismos descritos por Simpson (1965) de corredor, filtro y escurridor se escalonan en este proceso macrotectónico de la siguiente forma:

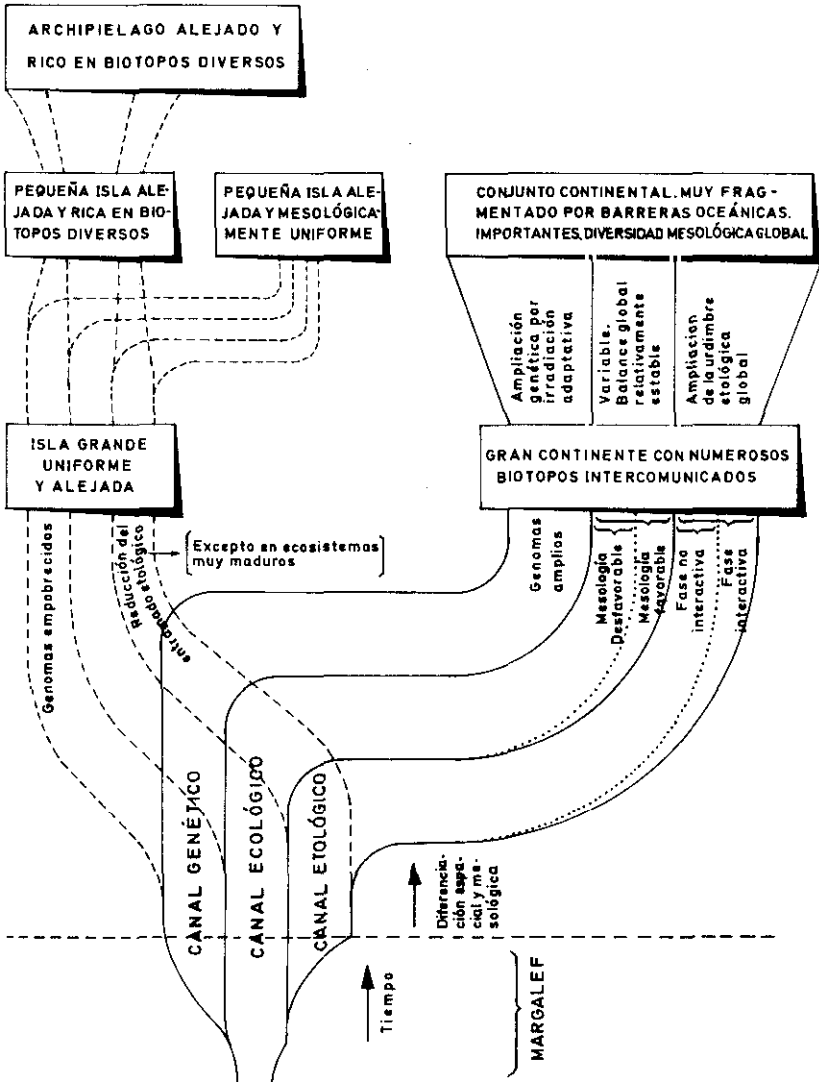


Existe además otro enfoque, el paleoecológico, que pretende combinar los dos anteriores (el bioclimático y el paleobiogeográfico-filogenético), aplicando la biogeografía histórica no a taxones o grupos de taxones, sino a ecosistemas extintos completos. Pero este enfoque exigirá aún mucho tiempo para convertirse en algo perfectamente consolidado, tanto por las enormes lagunas del registro fósil y las extrapolaciones abusivas que se requieren, como por las dificultades interpretativas de los hechos. Se suele citar como ejemplo la India, que en su viaje hasta soldarse con Asia fue al mismo tiempo un «arca de Noé» (contenía seres vivos), y un «barco funerario vikingo» (contenía fósiles) (McKenna, 1972).

#### 4. CONCLUSIÓN

Hemos querido concluir este breve trabajo con un intento de interpretación global de los hechos biogeográficos más fundamentales utilizando para ello el gráfico de la Fig. 5, en el que arrancando del modelo bioinformativo de Margalef (1978) hemos introducido la variable espacial y la diversidad mesológica.

**ADAPTACIÓN DEL MODELO BIOINFORMÁTICO DE MARGALEF SUSTITUYENDO LA DIMENSIÓN TEMPORAL (QUE CONGELAMOS PARA SIMPLIFICAR) POR LA DIMENSIÓN ESPACIAL, COMPLEMENTADA CON EL PARÁMETRO DE LA DIVERSIDAD MESOLÓGICA. (F. Ortega)**



El esquema, que no es en absoluto exhaustivo, muestra, entre otras cosas lo siguiente:

- Divergencia clara entre lo pequeño y lo grande (efecto área), con una reducción de los canales paralela a la reducción de los espacios.
- Diferenciación entre lo intercomunicado y/o uniforme y lo desagregado y/o multiforme. Efectivamente, los canales se hacen más estrechos en las islas o los continentes, de una parte, y más anchos en el conjunto de tierras emergidas y en los archipiélagos, de otra.

Hay que señalar también que existe una heterogeneidad en el comportamiento de los citados canales, en especial cuando el grado de madurez del ecosistema es muy distinto (se contempla en el esquema) y la desagregación espacial importante.

Resumimos, en fin, las características esenciales de cada magnitud espacial:

- *Pequeños espacios*: Preponderancia de competencia en ciclos cortos, con endemismos, pocas especies y estatismo, salvo eventos.
- *Grandes espacios intercomunicados*: Dinamismo y autorregulación por fuerte competencia.
- *Ambito planetario*: Combinación compleja de los otros niveles, con una derivación de enfoque mesológico y actualista de dominante climática y un recurso a la historia con aplicación de la tectónica de placas.

Octubre 1982

#### BIBLIOGRAFIA

- Blondel, J. (1979): *Biogeografía et Ecologie*, París, Masson.
- Blondel, J., et Frochot, B. (1976): «Caractères généraux de l'avifaune corse; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution». *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse* 619-620, pp. 63-74. Citado por Blondel (1979).
- Kurten, B. (1978): «La evolución y la deriva continental», en *Ecología, evolución y biología de poblaciones*, Scientific American, Omega.
- Lack, D. (1978): «Los pinzones de Darwin», en *Ecología, evolución y biología de poblaciones*, Scientific American, Omega.
- Mac Arthur y Wilson (1967): *The theory of Island Biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- McKenna, M. C. (1972): «Sweepstakes, Filters, Corridors, Noah's Arks and Beached Viking Funeral Ships in Palaeogeography», en *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*. Academic, London, N. York, pp. 295-308.
- Margalef, R. (1974): *Ecología*, Barcelona, Omega.
- Margalef, R. (1978): *Perspectivas de la teoría ecológica*, Barcelona, Blume Ecología.

- Preston, F. W. (1962): «The canonical distribution of commonness and rarity», en *Ecology* 43, pp. 185-215, 410-432.
- Simberloff, D. (1972): «Models in Biogeography», en *Models in Paleobiology*, Freeman Cooper and Company, San Francisco, pp. 160-191.
- Simberloff, D. S., y Wilson, E. O. (1969): «Experimental zoogeography of island. A two-year record of colonisation», en *Ecology*, 51, pp. 934-937.
- Simpson, G. G. (1965): *The geography of Evolution*. Chilton Book Company, Philadelphia, Edición francesa de Masson et Cie., París, 1969.
- Wegener, A. (1929): *Die Entstehung der Kontinente und Océane*. Sammlung Vieweg, Braunschweig. (*El origen de los continentes y de los océanos*. Traducción española de Vicente Inglada).
- Wilson, E. O. (1961): «The nature of the taxon cycle in the Melanesian and fauna», *Amer. Natur.*, 95, pp. 169-193.
- Wilson, E. O., y Simberloff, D. S. (1969): «Experimental zoogeography of island. Desfaunation and monitoring techniques», *Ecology*, 50, pp. 267-278.

### RESUMEN

La explicación de las causas de la distribución de los seres vivos ha tenido y tiene enfoques de muy diversa naturaleza y alcance. Entre ellos, y obviando las artificiosas «soluciones» de los «puentes continentales», podemos destacar el enfoque paleobiogeográfico del conjunto planetario que explica los hechos como resultado del juego complejo entre irradiación adaptativa y competencia excluyente en las condiciones cambiantes provocadas por la tectónica de placas; el enfoque ecobiocenológico de dominante climática, que establece la distribución zonal de los grandes biomas actuales, y el enfoque dinámico del modelo de equilibrio, experimentado con éxito en el nivel elemental o de insularidad.

### RÉSUMÉ

L'explication des causes de la distribution des êtres vivants a été et est encore envisagée de beaucoup de points de vue très différents. Parmi eux, et oubliant les artificieuses «solutions» des «ponts continentaux», on peut remarquer le point de vue paleobiogéographique de l'ensemble planétaire qui explique les faits comme le resultat d'un jeu complexe entre l'irradiation adaptative et la competence excluante des conditions changeantes provoquées par la tectonique, des plaques; le point de vue ecobiocenologique de preponderance climatique, qui établit la distribution par zones de grands biomas actuels; et le point de vue dynamique du modèle d'équilibre, expérimenté avec succès au niveau élémental ou d'insularité.

### ABSTRACT

Explaining the causes for the distribution of living beings has had, and still presents, very different points of view, according to their nature and scope. Ignoring the artificial «continental bridges solutions», we point up the following three as the most important ones: 1) the Paleo-biographical approach to the planetary set which explains the facts as the results of the interaction between the adaptive irradiation and the excluding competition, upon the changing conditions due to shield tectonics; 2) the eco-biocenotic approach with a climatic dominant, according to which the zonal distribution of the great current biomes is established; 3) The dynamical approach to the balance model, successfully tried out on the primary or insularity level.