

# LA CRONODIVERSIDAD BIOLÓGICA

Antonio Melic<sup>1</sup> e Ignacio Ribera<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Avda. Radio Juventud, 6; 50012 ZARAGOZA (ESPAÑA).

<sup>2</sup> Environmental Sciences Department, The Scottish Agricultural College, Auchincruive, Ayr KA6 5HW, UK.

## Biological chronodiversity - Summary.

We barely know 1.5 million species of living animals, most of them just names and brief descriptions. The actual number of living species is totally unknown, and published estimations range from 3 to 100 millions. These enormous discrepancies are due to different estimation methods, but most extrapolations based on the better known faunas and groups (e.g. lepidoptera) gave intermediate figures in the range of 15 - 30 million species of insects alone. The number of species in more obscure groups, such as nematoda or some marine invertebrates, is even more difficult to estimate, but recent work suggest that their number could vastly exceed previous estimations. When we move to bacteria estimations become totally hopeless, specially after the discovery of diverse communities buried up to several km underground. The task of obtaining and organising all this information is certainly formidable, specially when part of this diversity is constantly being destroyed at increasing rates. Both human and economic resources are strongly biased towards the study of some minor groups in areas with relatively low diversity, adding an additional burden to the task of describing the existing diversity.

But irrespective of the actual number of living species, no matter if 3, 30 or 100 million, when we look at the accumulative number of species that have ever lived, the difficulties we may find in describing the living biota become insignificant. Some extremely rough estimations of the total chronodiversity (defined as the total number of extinct species -paleodiversity- plus the living ones -biodiversity), based on the average life span of the most speciose groups (i.e. insects), give figures on the range of several hundreds to several thousand million of species only for Phanerozoic arthropods. The effect of massive extinction is irrelevant when we consider the whole history of life, as these catastrophic events, although devastating sometimes (with the disappearance of up to around 90 % of the species of most groups in the Permo-Triassic extinction, the largest on record), represent only a minimal fraction of all the cumulative extinctions which occur through 'natural' processes.

The proportion of known species is even lower in with respect to the fossil biotas. The probability of one particular individual to die in the right place to become a fossil, to be subsequently exposed through erosion, to be collected before it is destroyed, and finally to be described properly, must be close to zero. We barely known a few hundreds of thousands of fossil species, most of them of animal with some hard parts that are easily preserved. Even the diversity of the known fossils can be heavily underestimated, as many of them do not allow the degree of morphological detail necessary to discriminate close living species -many well known insect species would be clumped if only 'fossil' remains of them were available. The probability of finding endemic species with restricted distributions must also be extremely low, and these may well constitute the bulk of the historical diversity.

Notwithstanding all difficulties, the taxonomic work has to be done, and it is our responsibility to undertake this formidable task and to describe and preserve the small fraction of the ever-lived diversity that is now dwelling around us.

## 1. Introducción.

Se conocen menos de 2,5 millones de especies (vivientes o extintas), la mayoría de las cuales son actuales. Esta cifra, como expresión de la Biodiversidad (*sensu lato*), resulta ser insignificante con respecto a la riqueza biológica real que ha existido sobre nuestro Planeta.

En los epígrafes siguientes comprobaremos que estamos muy lejos de conocer la biodiversidad viviente y que apenas nada sabemos de la Paleodiversidad (es decir, de los organismos extintos), magnitud que suele ser infravalorada por diversos motivos. La suma de ambas -o Cronodiversidad- constituye una impresionante colección de formas de la Vida, cuantificable en miles de millones de especies, que subyuga y, tal vez, atemoriza a un tiempo.

## 2. Entomología y Biodiversidad.

Los apenas 1,8 millones de seres vivos inventariados en la actualidad (en la mayoría de los casos, simplemente bautizados desde el punto de vista taxonómico) constituyen un pequeño porcentaje de la riqueza biológica del planeta. Esta magnitud es un misterio pero algunos científicos han lanzado previsiones que oscilan entre los 3 y los 100 millones de especies en base a estudios, muestreos y extrapolaciones efectuados sobre la diversidad biológica local especialmente en regiones tropicales (por ejemplo, Erwin, 1982, 1988, 1996; May, 1988, 1990, 1992; Thomas, 1990; Wilson, 1992; Adis,

1992; Groombridge, 1992; Stork, 1996). Algunos de estos autores coinciden en señalar la cifra de 5 millones de especies, es decir, entre 3 y 4 veces la riqueza conocida actualmente. Sin embargo, esta magnitud resulta demasiado escasa si consideramos algunos factores. Por ejemplo, los estudios de Erwin sobre la entomofauna presente en especies arbóreas en selvas tropicales, le llevan a establecer una cifra de unos 30 millones de especies de insectos. Para efectuar su análisis procedió a muestrear el número de coleópteros especializados en una sola especie de árbol. Calculó en unos 240 los escarabajos presentes (bóveda arbórea, tronco, raíces). Teniendo en cuenta que los coleópteros representan en torno al 40 por

ciento de los insectos, estableció en 600 los especializados en una sola especie vegetal. Multiplicando por el número de especies de árboles presentes en las selvas tropicales (50.000), se obtiene la cifra de 30 millones de insectos sólo para esta región. El método puede parecer una tosca extrapolación (que ha sido seriamente discutida por May, 1988, 1990, 1994a, 1994b; Gaston, 1991a, 1991b; Gaston *et al.*, 1996; Hammond, 1994; Basset *et al.*, 1996; Stork, 1996, entre muchos otros), pero permite albergar algunas dudas legítimas sobre la escuálida cifra de 5 millones de especies. Consideremos, sencillamente, cuál es el nivel de nuestro conocimiento entomológico. La tabla 1A resume algunos datos sobre la entomofauna mundial y neotropical (Aguilar *et al.*, 1995). Perú -cuyos datos también figuran en la tabla 1B- es un gran país del trópico sudamericano (1,2 millones de km<sup>2</sup>) colindante con Ecuador, Colombia o Brasil y con una enorme diversidad de ecosistemas incluyendo grandes extensiones de 'selva húmeda' (2/3 de su territorio), emblema de la biodiversidad por descubrir. Si exceptuamos a los lepidópteros, sólo son conocidos unos 11.300 insectos, en su mayor parte coleópteros (4.100), hemípteros (1.100), himenópteros (1.200) y dípteros (3.500), cifras que resultan extraordinariamente pobres. Curiosamente, es una hectárea de terreno en Iquitos (Perú) la que ostenta el récord mundial de diversidad arbórea: 300 especies (Gentry, 1988). Si Erwin tiene razón en sus cálculos sólo en esa parcela de pluviselva deberían aparecer unas 72.000 especies de coleópteros, es decir, 17 veces más que las conocidas actualmente de todo el país y un 20 por ciento más que las citadas del Neotrópico. En contra de lo que pueda parecer, esto no demuestra que Erwin esté equivocado en sus cálculos, sino que el desconocimiento de la riqueza entomológica roza en algunos lugares el absoluto. Considérese que de Dinamarca, un país con apenas un 3 por ciento del territorio de Perú y situado cerca del paralelo 60°, se conocen en la actualidad prácticamente los mismos coleópteros: 3.682 (Hansen, 1996), o que en La Retuerta de Pina, unas pocas hectáreas de terreno estepario de Los Monegros aragoneses, están citadas provisionalmente 501 especies de coleópteros (Blasco-Zumeta, 1996)<sup>1</sup>. De hecho, el inventario provisional de esta zona teóricamente inhóspita y poco diversa, supone, de momento, un 25 por ciento de todos los insectos no lepidópteros conocidos del Perú (ver tabla 1B) y un centenar largo de especies nuevas para la ciencia. La cifra definitiva es previsible que se sitúe alrededor del 35-40 por ciento: unas 4.200 especies.

Lepidoptera es el orden de insectos mejor estudiado del Perú. De hecho, este orden suele ser el primero en disponer de un inventario razonablemente significativo de su diversidad en cualquier lugar del mundo y en todas las épocas. El inventario faunístico suele crecer mucho más rápidamente que los demás durante décadas para luego, una vez alcanzado porcentajes del 70-80%, ralentizar su acreción de novedades. Los motivos son diversos, pero quizás puedan resumirse en métodos de captura y de identificación razonablemente asequibles y un número proporcional de entomólogos interesados muy superior

a la de otros grupos (por ejemplo, a pesar de ser una fracción del phylum, entre 1978 y 1987, es el orden de insectos con mayor número de publicaciones en *Zoological Record* [May, 1988]<sup>2</sup>). Las mariposas están distribuidas por todo el planeta y seguramente mantienen una pauta de diversidad sensiblemente igual al global de toda la fauna, siendo muy abundantes en los trópicos y más escasas en otras latitudes. En cierta forma pueden ser utilizadas como índice de distribución de los artrópodos, con la ventaja de que son mucho mejor conocidas que la media de aquellos (Robbins y Opler, 1996; Alma-Solís, 1996). La tabla 1A fija el número mundial conocido en torno al 15 por ciento de la Clase zoológica. Esta cifra es 'engañosa' pues refleja el mayor esfuerzo prospectivo aplicado al grupo en comparación a los restantes órdenes, manteniendo una tendencia a reducirse en aquellas regiones o países en los que el inventario de su entomofauna ha superado las etapas iniciales de elaboración. Por ejemplo, la cifra de insectos conocida para la fauna australiana ronda los 125.000 (Greenslade y New, 1991), de los que 19.000 son lepidópteros (Heppner, 1991). Sudáfrica (Scholz y Holm, 1985), Cuba (Vales *et al.*, 1992) o las Islas Galápagos (Baracaldo y Armas, 1992) arrojan porcentajes similares. Norteamérica baja ya al 11 por ciento (Danks, 1981, más o menos como todo el Círculo Polar Ártico) y los países de Centro y Norte de Europa (con mucho los mejor estudiados) se sitúan alrededor del 5-6 por ciento (Chinery, 1988). Incluso Los Monegros contabiliza 467 sp. sobre 3.205 (14,5 %, que haciendo una estimación conservadora bajará hasta el 10 %). Aplicando este ratio (10 %) a las mariposas conocidas del Perú, la cifra de insectos del país debería ser de unos 300.000, de los que 6/7 partes no son conocidos. Perú representa sólo el 2 por ciento del territorio comprendido entre el Trópico de Cáncer y Trópico de Capricornio. Así que la entomofauna de los trópicos debería alcanzar los 15 millones de insectos. Por supuesto, esta cifra debe reducirse en el número de especies que estén presentes en más de una parcela del 2 por ciento del trópico (parcelas que no son precisamente pequeñas: +1 millón de km<sup>2</sup> o dos veces la Península Ibérica)<sup>3</sup>. Varios autores han sugerido recientemente que quizás el número de endemismos está siendo sobrevalorado (Nelson *et al.*, 1990; Pimm, 1995; Gaston *et al.*, 1996), lo que implicaría, de ser cierto, que serían muchas las especies presentes en más de una de esas extensas áreas. Sin embargo, las cifras que facilita el trabajo de Gaston *et al.* (1996), a pesar de ser utilizadas para sostener la hipótesis contraria, resultan ilustrativas a nuestros efectos. Su estudio sobre la diversidad de himenópteros en Costa Rica da como resultado una estimación de unas 20.000 especies. Costa Rica, con sus 50.700 km<sup>2</sup> representa tan sólo el 0,085 por ciento del territorio intertropical del Planeta. Si la totalidad de la entomofauna fuese endémica, obtendríamos 23,5 millones de himenópteros y unos 133 millones de insectos sólo para el Trópico. El número de especies no se distribuye homogéneamente en el espacio, ni siquiera en los trópicos, pero las cifras anteriores dan un margen que hace perfectamente compatible una alta riqueza biológica con una moderada tasa de

TABLA 1A

TABLA 1B

ORDENES INSECTOS:	MUNDIAL	REG.NEO- TROPICAL	Perú	Los Monegros
Protura	270	?	?	-
Collembola	3.500	800	13	48
Thysanura	580	?	14	8
Diplura	500	?	9	4
Ephemeroptera	2.100	500	42	3
Odonata	6.000	1.491	257	13
Orthoptera	30.108	?	453	56
Dermaptera	1.840	300	38	4
Isoptera	2.000	408	44	1
Embioptera	250	150	4	2
Plecoptera	2.000	170	?	-
Zoraptera	23	13	1	-
Psocoptera	3.000	780	20	35
Malloph. + Anop.	12.000	?	110	4
Thysanoptera	5.100	697	126	60
Hemipt. + Homop.	112.072	7.000	1.170	413
Neuroptera	4.000	950	63	41
Coleoptera	450.000	66.660	4.151	501
Strepsiptera	400	?	?	2
Mecoptera	470	?	1	-
Trichoptera	6.000	1.500	?	6
Lepidoptera	160.000	50.000	30.000	467
Diptera	125.000	20.630	3.479	766
Siphonaptera	1.740	500	68	12
Hymenoptera	200.000	?	1.237	759
TOTAL	1.128.953	152.549	41.300	3.205

Tabla 1: 1A: Número de especies de insectos conocidas por órdenes: mundial y región Neotropical (de Aguilar *et al.*, 1995). 1B: Comparación, por órdenes de insectos, de la riqueza biológica conocida del Perú (Aguilar *et al.*, 1995) y de La Retuerta de Pina (Monegros, Aragón, España) (Blasco-Zumeta, 1996). El asterisco (\*) indica que el orden se encuentra en estudio y no ha alcanzado el 80 % del material. Si la proporción que guardan los lepidópteros conocidos de la selva tropical peruana con respecto a los presente en la estepa monegrina es extrapolada al resto de los órdenes de insectos, Perú (2% del territorio intertropical mundial) debería contar con unas 300.000 especies de insectos, siempre que demos por definitivas las cifras de 30.000 y 467 mariposas para Perú y La Retuerta de Pina, respectivamente, lo cual es bastante más incierto en el primer caso que en el segundo.

Table 1: 1A: N° of known insect species by orders in the world and in the Neotropical region (from Aguilar *et al.*, 1995). 1B: Comparison of the species richness in Peru (Aguilar *et al.*, 1995) and La Retuerta de Pina (Monegros, Aragón, Spain) (Blasco-Zumeta, 1996). When the ratio between the known lepidoptera from the rain forest in Peru and the lepidoptera in the Monegros steppe is extrapolated to the rest of the orders of insects, Peru ( $\approx 2\%$  of the inter-tropical world territory) should have around 200,000 species of insects (if we accept the figure of 30,000 known lepidoptera as definitive, something rather uncertain).

endemismos<sup>4</sup>. Respecto al Perú, lo único que podemos asegurar sobre sus insectos es que apenas conocemos nada. Quizás no sea erróneo decir que el conocimiento entomológico de grandes regiones del globo (Sudamérica, África, Asia, Australia y una infinidad de islas) es tan limitado como el de los vertebrados en el siglo XV y que tal vez en algunas regiones de Centroeuropa y de Norteamérica hayamos llegado ya al siglo XVII.

Aunque los insectos son el grupo mayor, tampoco podemos olvidar otros tipos de organismos. Arañas, ácaros, bacterias, virus... son grupos proporcionalmente menos conocidos. Por ejemplo, todo parece indicar que los gusanos nematodos son un grupo terriblemente diversificado... y posiblemente el peor inventariado de cuantos existen (May, 1992). Son especies esencialmente parásitas de plantas y animales (aunque se conocen otros modos de vida) de los que hemos contabilizado entre 15 y 20 mil especies. Se calcula que existen varios centenares de miles y se sospecha que pueden ser muy abundantes

en el medio marino. Además, no se trata precisamente de un grupo cuyos individuos sean raros: Chinery (1988) cita el ejemplo de una manzana podrida en la que se contabilizaron 90.000 individuos de varias especies. Otro grupo de seres vivos como los hongos multiplican según algunos autores (Haksworth, 1991) por más de 20 sus cifras actuales (de 70.000 especies a 1,6 millones). Las bacterias son otro caso llamativo. Los microbiólogos conocían 4.000 especies en 1.989. Un estudio citado por Wilson (1992) efectuado sobre exactamente 1 gr. de suelo noruego permitió detectar unas 5.000 especies diferentes de bacterias: más que las conocidas previamente. Además, recientes estudios han roto otros prejuicios: existen comunidades de microorganismos bajo los hielos antárticos (Castellví *et al.*, 1992) o incluso a varios kilómetros de profundidad en la corteza terrestre, donde siempre se ha sospechado que nada (orgánico) ni nadie había (Fredrickson y Onstott, 1996). Y 10 millones de individuos por gr. de roca, no son precisamente una cosa accidental. Apostar 'a la baja' contra la

Biodiversidad es correr un riesgo seguro. Conocemos demasiado poco sobre ella, tanto en su aspecto filogenético como ecológico (Eldredge, 1992) y continuamente obtenemos sorpresas. Platnick (1992) afirma en base a sus datos sobre distribución de arañas que la biodiversidad no sólo se concentra en los trópicos, sino que abarca toda la zona templada del Hemisferio Sur (Sudamérica, Sudáfrica y Australia). De ser cierto (y otros estudios sobre curculiónidos, por ejemplo, parecen ratificarlo<sup>5</sup>), la baja diversidad sería un fenómeno propio de la región Holártica, es decir, del lugar donde se concentra tal vez más del 90 % de los científicos que pretenden estudiarla.

Por si fuera poco, hasta ahora tan sólo nos hemos referido al medio terrestre y éste, además de que sólo representa el 30 por ciento de la superficie planetaria total (si nos olvidamos del componente 'tridimensional' que suele faltar en tierra firme y que permite en un solo punto del plano 'acuático' la existencia de múltiples niveles habitables, microorganismos subterráneos excluidos), tan sólo contiene en torno al 15 por ciento de la diversidad conocida cuando, al mismo tiempo, dos tercios de todos los tipos conocidos son exclusivos de este medio (May, 1992, 1994). Así pues, cabe preguntarse si no es muy sospechoso que allá donde se encuentran el mayor número de clases y fila (34 de un total de 35, ocupando con mucho la mayor parte del espacio total disponible) exista un número considerablemente menor de especies que en el medio terrestre. Es como si la 'vida', que surgió en el mar, hubiera decidido abandonarlo. Pero esto no es cierto, por supuesto. No puede serlo para quien conozca la explosión de vida de un arrecife coralino, ecosistema sólo comparable a la selva tropical (Steene, 1992; Reaka-Kudla, 1996) o incluso las profundidades abisales teóricamente inhóspitas. En base a amplios muestreos sistemáticos se manejan cifras de 'una decena de millones de crustáceos, moluscos, gusanos poliquetos y otras especies de invertebrados bentónicas, o más...', todas ellas por describir y en su mayor parte exclusivas de este medio (Grassle, 1991; Grassle y Maciolek, 1992, Winston, 1992; McGowan y Walcker, 1993; Poore y Wilson, 1996; Reaka-Kudla, 1996, etc.).

May (especialmente en 1994a) se ha encargado de quitar importancia a la supuesta riqueza biológica del medio marino (afirmaciones como la de Steene recibirían el calificativo de 'románticas'), pero cualquiera que sean las explicaciones, lo cierto es que en la actualidad se están produciendo descubrimientos asombrosos incluso al más alto nivel taxonómico. Por ejemplo, tres de los últimos Phyla descritos: Loricifera (Kristensen, 1983), Vestimentifera (ver Raven y Wilson, 1992) y el recientísimo Cycliophora (Funch y Kristensen, 1995), o nuevas Clases de equinodermos y crustáceos (entre ellas Remipedia, en 1981, ver Pardo, 1996, en este volumen, o la todavía más reciente clase Tantulocarida, Boxshall y Lincoln 1983). Y no sólo aparecen especies 'nuevas' a describir; además se están descubriendo fósiles vivientes, el más famoso de los cuales es el pez celacanto (desaparecido durante 60 millones de años), pero también tiburones, muchos moluscos y un enorme número de invertebrados. Es lógico pensar que todavía quedan muchos animales, incluso de gran

tamaño, por descubrir (Leblond, 1990).

Algunos estudios recientes (Balmford *et al.*, 1996a, 1996b) parecen demostrar la existencia de una alta y significativa correlación entre la riqueza específica y la presencia de taxa de alto nivel (órdenes, familias, géneros) en el caso de las angiospermas, aves y mamíferos. Actualmente se conocen sólo unos 200.000 organismos marinos (Raup, 1976; Sepkoski, 1992). Si esa correlación se da también en el medio marino, y así parece ser para los moluscos en el Pacífico (Roy *et al.*, 1996), la biodiversidad oceánica guardaría una proporción de 4 a 1 con respecto a la terrestre excluidos los insectos, es decir, que si 1,6 millones de especies terrestres fuera la cifra definitiva deberían aparecer unos 2 millones de especies marinas. La 'fea cara' del celacanto nos está diciendo que apenas sabemos nada de lo que hay ahí abajo.

Así que existen bastantes factores como para poner en duda la cifra estimada de 5 millones de especies como diversidad planetaria a pesar de las matizaciones y cautelas de algunos autores (May, 1990, 1994a, 1994b; May y Nee, 1995, a propósito del efecto de las sinonimias; Hammond, 1994 o Basset *et al.*, 1995 y otros). No es extraño que algunos autores (Wilson, 1992; Adis, 1992, entre otros) se inclinen, sin renunciar a una conveniente prudencia, por cifras de unos 30 millones de especies vivas. Si esto es cierto, implicaría que conocemos actualmente tan sólo algo más del 5 por ciento del total. Es decir, en términos estadísticos 'una muestra'. Lo que nos lleva a la siguiente consideración: en realidad, poco importa que sean 10, 30 o 100 millones y que la razón esté de parte de Erwin y Wilson, o de May y Hammond. Cualquiera de esas cifras sitúan la riqueza biológica en la estratósfera del conocimiento humano y todas ellas resultan, de momento, igualmente inmanejables.

La Sistemática se enfrenta por ello a un reto fabuloso, casi inhumano. Obtener y organizar la información correspondiente a esas miríadas de seres vivos es una tarea para la que tal vez no estamos todavía preparados social, científica o tecnológicamente. A pesar de ello, los esfuerzos y avances de los últimos años no han sido del todo inútiles: ahora sabemos a qué nos enfrentamos.

Por desgracia existen graves problemas que complican el acceso a la información biológica. Por un lado, una parte creciente de esa diversidad está desapareciendo, antes incluso de ser conocida, por motivos que sí son bien conocidos aunque todo el mundo insista en mantener una aparente ignorancia o una cómoda impotencia; por otro, la Sistemática y en concreto la Taxonomía, carece de una sólida y consensuada definición de Principios, por lo que sus objetivos y metodologías (la 'tecnología' cultural) son frecuentemente objeto de discusión entre los propios sistemáticos, lo que viene a reducir su ya de por sí precaria eficacia. Los taxónomos son, comparativamente con otros colectivos científicos, escasos, su distribución es sesgada respecto al tamaño del grupo de trabajo (el mayor número de taxónomos estudia los grupos cuantitativamente menos numerosos) y equivocada desde el punto de vista geográfico (los taxónomos están concentrados en lugares de baja riqueza biológica: Europa, Norteamérica y faltan allá

Phylum	Número sp.	5%	10%	15%	20%	25%	30%	35%	40%	45%	50%	55%	60%	65%
Nematoda	20000													
Coelelenterata	15000													
Platyhelminth.	26000													
Amelida	18600													
Arthropoda	1210000													
- Insecta	1128000													
-No Insecta	82000													
Mollusca	80000													
Chordata	45000													
Resto Phyla*	27000													
Plantas sup.	248000													
Algas	27000													
Hongos	70000													
Prot., Bacter.	37000													

Tabla 2: Estimación de los organismos vivos conocidos a nivel mundial por Phyla. Ocho de cada diez animales conocidos es un artrópodo y, de ellos, más de siete son insectos. La línea correspondiente a 'Resto Phyla' comprende los representantes de otros 24 phyla (entre ellos, poríferos, equinodermos, tardígrados o briozoos) (Datos de Aguilar *et al.*, 1995 y Wilson, 1992, modificados).

Table 2: Estimation on the known species of animals by Phylum. Eight out of every ten known animals is an arthropod, and more than seven of them are insects. The row with 'Resto Phyla' includes the other 24 Phylum not detailed in the Table (among them, Porifera, Echinoderma, Tardigrada and Briozoa) (from Wilson, 1992; Aguilar *et al.*, 1995, modified).

donde ésta es exuberante, incluyendo, por razones obvias, el fondo marino) y, por si fuera poco, los taxónomos divergen a menudo en cuanto a la aplicación de sus métodos y criterios científicos. En todo caso conviene precisar que los taxónomos son tan 'culpables' de esta situación como lo hubiera sido David vencido por Goliath; son, más bien, las víctimas.

El entomólogo, en fin, tiene un problema añadido. La Biodiversidad planetaria es y ha sido desde el Cámbrico, en esencia, artropodiana. Es cierto que a muchos de los grupos de organismos vivos se les sospecha una riqueza biológica aun por conocer proporcionalmente muy superior a la media prevista para el conjunto. Es el caso de los gusanos nematodos, los hongos, bacterias o virus, por ejemplo. Sin embargo, aunque estos grupos confirmen su abundancia, aproximadamente el 66 por ciento de la cifra total de especies vivas conocida son formas artrópodos. Ocho de cada diez animales bautizados taxonómicamente pertenecen al phylum, de los cuales, siete son insectos. Y estos porcentajes no sólo se mantienen en la previsión; de hecho, se incrementan notablemente (hasta, quizás, alcanzar el 97 por ciento, Erwin 1996). La tabla 2 resume estos datos para las especies del reino animal conocidas.

Pero esto, es sólo el principio.

### 3. La Paleodiversidad.

Un iceberg es una masa flotante que, con frecuencia, sólo muestra una pequeña parte de su auténtico volumen.

La Paleodiversidad podría definirse como la parte de la Cronodiversidad ya extinta y representa el árbol genealógico de la vida sobre la Tierra. Lo que

sabemos de ella proviene de un registro muy singular: el registro fósil.

Numerosos autores (por ejemplo, Gall, 1991; Gould, 1991; Benton, 1993a) definen a los fósiles como un milagro. Sólo así puede expresarse la probabilidad de que un resto orgánico (incluso un caparazón o unos huesos) soporten el peso del tiempo y las vicisitudes del mundo geológico.

El hecho de que en ocasiones los yacimientos sean abundantes puede darnos una idea equivocada de la extraordinaria serie de circunstancias que deben concurrir para que se produzca el milagro. Williams (1964) estima en un trillón (un 1 y 18 ceros) el número de insectos de todas las especies vivas en este momento sobre el planeta. Han debido existir magnitudes de organismos pluricelulares superiores a 100 cuatrillones ( $10^{26}$ ) de individuos sobre la Tierra (insectos y no insectos), así que cuando alcancemos la magnífica cifra de 100 millones de ejemplares fósiles podremos decir que se ha conservado 1 de cada trillón de ejemplares. La probabilidad de muchos 'milagros' en términos estrictamente religiosos seguramente es mayor. Especialmente si tenemos en cuenta que el problema no consiste en que existan o no esos 100 millones de ejemplares, sino en que sean descubiertos y puedan ser estudiados e identificados. Sin la identificación el fósil tiene tanto valor bajo tierra como en la vitrina de un museo.

Se conocen varios centenares de miles de especies fósiles (Benton, 1993a). Sin embargo esta cifra es sesgada pues incluye especialmente organismos con partes duras (conchas, caparazones, esqueletos...) y en general, son éstas lo único que se conoce del propio organismo. Los animales y plantas de 'cuerpo blando' son mucho más escasos y los pocos yacimientos conocidos son, con frecuencia, únicos. Es el caso de Ediacara (Australia), con 610 millones de años de antigüedad y una rica muestra de impresiones

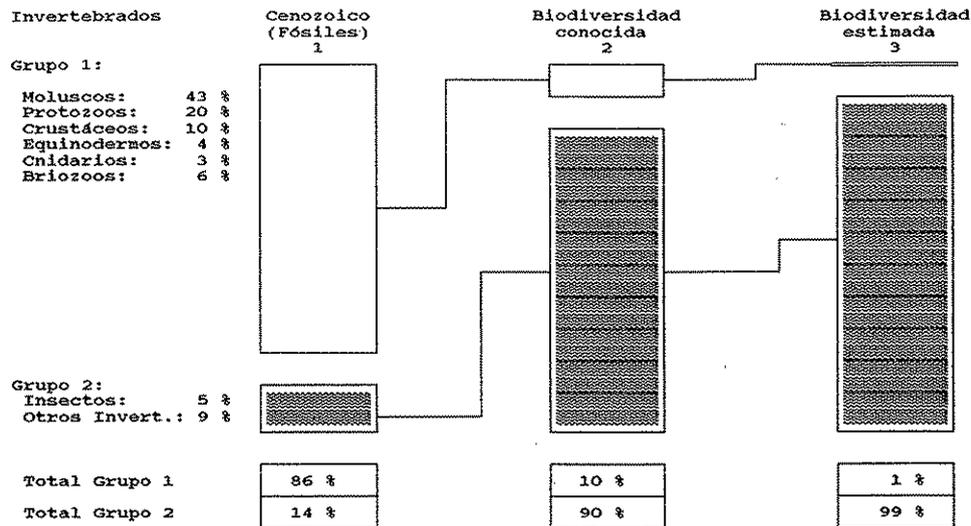


Figura 1: Distribución de 'invertebrados' en función de los datos conocidos y estimaciones. Columna 1: Participación porcentual de cada grupo de invertebrados en base al registro fósil conocido del Cenozoico (de Willmer, 1990). Columna 2: Participación de los mismos grupos de invertebrados en la riqueza biológica descrita en la actualidad. Columna 3: Estimación de la participación de los grupos bajo el supuesto de 30 millones de especies vivientes (Aguilar *et al.*, 1995; Wilson, 1992 y elaboración propia). El 86 % de las especies fósiles conocidas del Cenozoico (65 millones de años/ actualidad) corresponden a grupos de invertebrados que actualmente sólo representan un 10 % de la diversidad conocida y apenas un 1 % de la estimada. Por contra, el registro fósil del Cenozoico -última de las Eras geológicas con una composición faunística que se considera muy parecida a la actual- apenas ofrece datos sobre el grupo más diversificado actualmente.

Figure 1: Distribution of the 'invertebrates' per groups according to the known data and the estimations. Column 1: Percentage of each of the invertebrate groups in the known fossil fauna of the Cenozoic (from Willmer, 1990). Column 2: Percentage of the same groups in the known present biodiversity. Column 3: Estimated percentage of the same groups under the assumption of an actual number of species of 30 Millions (Wilson, 1992; Aguilar *et al.*, 1995, and other sources). Eighty six percent of the known Cenozoic fossil species (the last 65 My) are invertebrates which only represent 10% of the known present diversity, and just 1% of the estimated diversity. The fossil record of the Cenozoic - which is considered to have had a fauna with a general composition similar to the extant - contains a much lower proportion of species in the most diverse extant groups.

de invertebrados en arenisca de grano fino, gracias al cual disponemos de alguna información sobre la paleodiversidad del Precámbrico. Sus fósiles son únicos y demuestran que a pesar de la escasez del registro fósil la vida ya había alcanzado un cierto grado de complejidad en esa época remota. A partir del Cámbrico el número de yacimientos fosilíferos -y la variedad de especies presentes- aumenta considerablemente, aunque los organismos de cuerpo blando siguen siendo un fenómeno extraordinario. Sepkoski *et al.* (1981) señala que más del 20 por ciento de las especies fósiles (incluyendo los de 'cuerpo duro') sólo son conocidas de uno de los tres yacimientos del Paleozoico siguientes: Burgess Shale, Hunsrückschiefer (Devónico, en Alemania) y Mazon Creek (Carbonífero, en Chicago, EE. UU.). Más aún, los yacimientos con restos de animales con cuerpo blando o semiblando (p.e., los insectos) que se siguen descubriendo no hacen sino retrasar en el tiempo la aparición de las clases, órdenes, familias y taxones menores (p.e., Fraser *et al.*, 1996 a propósito de un Lagerstätte del Triásico americano) y aportando a la paleodiversidad más y más especies, géneros y taxones de mayor nivel (p.e., Briggs *et al.*, 1996, donde se da cuenta de fauna marina del Silúrico inglés en rocas volcánicas con numerosas formas artrópodos de las que, de momento, sólo puede decirse que no son asignables a Trilobita, Crustacea o Chelicerata, únicas clases de Arthropoda hasta ahora conocidas de ese período).

Y es que la probabilidad de que un individuo quede preservado como fósil varía considerablemente

de un grupo a otro. Gall (1991) señala que en un biotopo actual apenas un 1 por ciento de sus especies serían susceptibles de fosilización y que, por ello, incluso en los yacimientos excepcionalmente ricos sólo una proporción ínfima de su poblamiento original queda preservada. El registro fósil confirma esta dificultad. Comparando la composición de la diversidad actual de invertebrados con la presente en el Terciario (una fauna que se considera muy parecida a la actual) comprobaremos que el 86 por ciento de los invertebrados fósiles conocidos (Willmer, 1990) pertenecen a grupos zoológicos que sólo representan un 10 por ciento de la riqueza biológica actual. Si las estimaciones respecto a la biodiversidad actual son correctas, esta cifra se reduciría hasta el 1 por ciento (ver, fig. 1).

Por este motivo, los cálculos que en ocasiones son utilizados para estimar la paleodiversidad en base al registro fósil incluso en combinación con otros datos pueden cometer un grave error por defecto. El registro fósil sólo indica el 'mínimo muestral disponible' a partir del cual extrapolar. Si los insectos se hubieran extinguido al mismo tiempo que los dinosaurios a finales del Cretácico (hace unos 65 millones de años), incluso suponiendo que en aquel período habían alcanzado una riqueza biológica similar a la actual, nos resultaría francamente difícil hacernos una idea de esa enorme diversidad a partir del registro fósil. Se conocen unas 30.000 especies fósiles (Martínez-Delclòs, 1996); cifra indudablemente importante, pero irrisoria con respecto a la magnitud real y que, seguramente, nos habría llevado a

infravalorar gravemente cualquier estimación de su número. Así que el número de restos de dinosaurios, ammonites, belemnites, trilobites y otros grupos extintos (cuya magnitud sólo podemos calcular a partir del propio registro fósil) puede ser terriblemente superior al actualmente conocido. Teniendo en cuenta la probabilidad de 'fossilización' de un organismo cualquiera hasta las especies totalmente extintas y las que suman pocas unidades en la biodiversidad actual representan aportaciones enormes a la cronodiversidad planetaria.

El paleontólogo, como investigador de la paleodiversidad, se enfrenta a la parte oculta del iceberg. Y además lo hace de noche y en mitad de una tormenta. Entre sus problemas se cuentan la escasez de fósiles de amplios períodos geológicos, la improbabilidad de preservación de especímenes, tanto por procesos tafonómicos como geológicos, la amplitud del objeto de estudio en términos de número de especies y tiempo o las dificultades de conservación de partes y/o grupos de organismos..., a los que se unen otros igualmente complicados. En primer lugar, los fósiles no son especies extintas; ni siquiera son especies. Con excepción de los conservados en ámbar y casos similares, un fósil es una impresión, maqueta o molde frecuentemente desfigurado de un organismo (o de parte del mismo) que vivió hace mucho tiempo. Buscando un símil, sería como si un entomólogo actual tuviera que efectuar sus identificaciones a partir de réplicas de insectos (un élitro, un molde del fragmento del abdomen aplastado o unas muescas en un tronco fósil...). Además, el paleoentomólogo viene obligado a aplicar el concepto morfológico de especie sin posibilidad alguna, en general, de complementar sus identificaciones con datos ecológicos, biológicos ni, por supuesto, etológicos. En consecuencia, problemas tan habituales en entomología como el de la variabilidad intraespecífica, especies politípicas o, al contrario, monotípicas o gemelas... tienen un grado de dificultad añadido (imaginemos todos los *Dorcadion* de la Península Ibérica fósiles ¿cómo identificarlos? ¿cuántas especies señalaríamos como diferentes?). Pero aún existe un problema mucho mayor: el de las especies endémicas o de distribución reducida. ¿Cómo calcular su número e impacto en la cronodiversidad a través del registro fósil? Especialmente si consideramos que la 'endemicidad' ha sido señalada como una de las causas de diversificación. La probabilidad de que un endemismo resulte preservado es infinitamente menor que la de una especie cosmopolita o de amplia distribución. Si del aproximadamente trillón de especímenes que hoy corretean, nadan, vuelan o escriben artículos entomológicos seleccionásemos unas decenas de millones al azar, las posibilidades de incluir endemismos serían remotas. Puede asegurarse, en términos estadísticos, que la mayor parte no aparecerán nunca.

#### 4. La Cronodiversidad.

Todo parece indicar que en estos momentos existen más especies vivientes sobre el planeta que en

cualquier otro tiempo de su historia pasada (Wilson, 1992; Cracraft, 1992 entre otros), es decir, que estamos viviendo en el período de mayor diversidad biológica. A pesar de ello, podríamos decir que en términos estadísticos la fauna y flora actuales son eminentemente fósiles. No sólo porque a tenor de la llamada Crisis de Biodiversidad parece en estos momentos su destino más probable, sino porque las especies actuales representan tan sólo un pequeño porcentaje de las que han existido en el planeta. Esta afirmación es coherente con la inicial: hoy existen más especies que nunca, pero la suma de las existentes en todos los momentos anteriores es considerable y lógicamente mayor.

Como el neontólogo, el paleontólogo ignora el rango del problema a que se enfrenta en términos de riqueza biológica. Apenas nada sabemos sobre la Paleodiversidad y su orden de magnitud con el inconveniente de que ni tan siquiera podemos hacer, como en el primer caso, muestreos en 'selvas paleotropicales'. Los yacimientos, *Lagerstätten* y sus fósiles conocidos, aun siendo en ocasiones abundantes, no nos ofrecen suficientes garantías como para extrapolar esa información a través de los eones de tiempo. Sin embargo, algunos métodos indirectos pueden facilitarnos pistas que nos permitirán hacernos una vaga idea de la cronodiversidad (como expresión de la diversidad de todos los tiempos: paleodiversidad + diversidad actual). Por ejemplo, a ciertos niveles taxonómicos (órdenes y familias) se ha detectado una tendencia general y regular hacia el aumento de su número, aunque brevemente interrumpida en momentos de extinción masiva (Sepkoski, 1981; Wilson, 1992; Labandeira y Sepkoski, 1993; Martínez-Delclòs, 1996, entre otros. Ver fig. 2 y tabla 3). La diversidad supraespecífica ha sido creciente al menos desde el Cámbrico, lo cual, a pesar de ser en cierta forma lógico (es más difícil que se extinga una familia que una especie) deja translucir una propensión clara. En segundo lugar, sabemos que a lo largo de la historia biológica del planeta han coexistido largos períodos de estabilidad con devastadoras masacres. Se conocen al menos cinco de estas crisis de alcance global y muchas otras de alcance local (incluso se ha propuesto que las extinciones masivas tienen una periodicidad de 26 millones de años, Raup y Sepkoski, 1982, 1984, 1986). Las primeras tuvieron efectos catastróficos sobre la riqueza biológica de todo el planeta (ver las caídas de la fig. 2, muy atenuadas por ser un gráfico al nivel de familia). Se calcula que en cada una de ellas se perdió, al menos, el 12 por ciento de las familias vivientes (con una media del 20-25 por ciento). En la de finales del Pérmico (245 millones de años) esta cifra subió hasta el 54 por ciento de las familias de animales marinos vivientes, lo que representa en torno al 77-96 por ciento de las especies marinas (Raup, 1988). Trilobites, peces placodermos y la mayor parte de los 'moluscos' braquiópodos, crinoideos (lirios de mar), briozoos, corales rugosos y la mitad de los cefalópodos se extinguieron. En el medio terrestre, los daños fueron también enormes. Benton (1993b) indica una tasa de extinción del 98-99 por ciento de los tetrápodos terrestres (anfibios y reptiles mamiferianos), aunque las plantas pérmicas mostraron una considerable resistencia ('sólo' cayó el

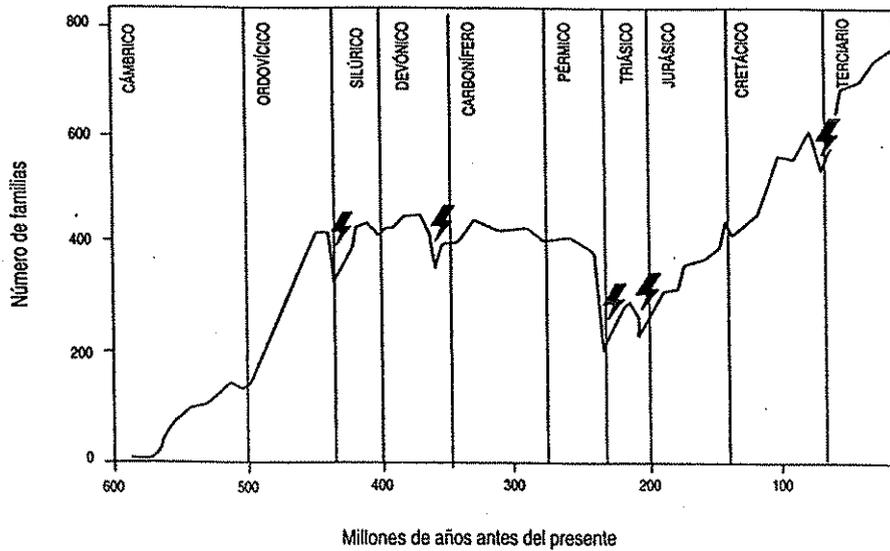


Figura 2: Evolución del número de familias de todos los organismos a lo largo del tiempo geológico (de Wilson, 1992).

Figure 2: Evolution of the number of families of all living organisms during the Phanerozoic (Wilson, 1992).

ARTHROPODA PERIODO GEOLOGICO Millones de años:	PALEOZOICO						MESOZOICO			CENOZOICO	
	CAM 50m	ORD 50m	SIL 50m	DEV 60m	CAR 80m	PER 30m	TRI 30m	JUR 60m	CRE 80m	TER 63m	CUA 2m
Trilobita	127	64	21	17	3	2	-	-	-	-	-
Aglaspídida	3	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Pygogonida	-	-	-	3	1	1	1	1	1	1	1
Chelicerata	2	12	22	34	41	11	11	17	26	142	143
Crustacea	20	44	45	61	84	56	48	73	111	149	149
Euthycarcinoidea	-	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-
'Myriapoda'	-	-	3	4	16	1	1	-	1	20	20
Insecta	-	-	-	1	101	198	129	287	426	572	553
<b>Total Familias</b>	<b>152</b>	<b>121</b>	<b>91</b>	<b>120</b>	<b>248</b>	<b>271</b>	<b>191</b>	<b>378</b>	<b>565</b>	<b>884</b>	<b>866</b>

Tabla 3: Familias de Arthropoda conocidas a lo largo del tiempo geológico (de Benton, M.J., 1993c).

Table 3: Evolution of the number of families of Arthropoda during the Phanerozoic (from Benton, 1993c).

50 por ciento de las especies). En la extinción en masa de finales del Cretácico (65 millones de años) desaparecieron los dinosaurios en tierra y los belemnites y ammonites (moluscos parecidos a *Nautilus*) en el medio marino, entre otros. Foraminíferos y *phyla* extrañas como los animales fabulosos de Burgess Shale (yacimiento excepcional de la Columbia Británica de la primera mitad del Cámbrico) desaparecieron antes de superar el Paleozoico. No es extraño que Wilson (1992) señale sin dudas que a lo largo de los 600 millones de años

de evolución del Fanerozoico (desde el final del Precámbrico hasta hoy), la renovación de las especies ha sido casi total. Así que en la actualidad las especies vivientes son una pequeña fracción de las que han existido (Simpson, 1952; Raup, 1978; Iglesias, 1994). Y Wilson añade: más del 99 por ciento de todas las especies que vivieron en cada período perecieron.

A pesar de todos estos eventos catastróficos, la diversidad global no sólo ha terminado por recuperarse siempre, sino que, en general, se ha disparado inmediatamente a continuación mediante explosiones

de vida que han terminado colocando el listón de la riqueza biológica muy por encima de los niveles previos. La generación de biodiversidad -cuyas causas, en realidad, intentamos todavía desvelar (ver Wilson, 1992 o Lobo y Martín-Piera, 1993)- es un mecanismo muy potente capaz de reparar el daño causado por las extinciones añadiendo una gratificación en forma de radiación explosiva. Cada uno de estos fenómenos vitales implica una renovación prácticamente total de la riqueza biológica planetaria viviente en el momento de la extinción. En apenas unos cuantos millones de años un puñado de supervivientes dan lugar a varios millones de nuevas especies. Si vamos anotando el guarismo de la riqueza biológica acumulada del planeta a lo largo de su historia, tendremos que contabilizar grandes incrementos a consecuencia de estos fabulosos episodios especiativos.

Este conjunto de factores (diversidad creciente y eventos de extinción catastrofista de carácter cíclico) son, además de convincentes, intelectualmente muy atractivos y no es difícil comprender su rápida aceptación. Sin embargo, a los efectos de nuestro análisis, quizás resultan excesivamente simples y enmascaran otros factores de tanta o mayor trascendencia para determinar la cronodiversidad.

La extinción en masa es un fenómeno intensamente estudiado en los últimos años. Sin duda, ha sido enorme la cifra de taxones que han desaparecido a consecuencia de estos eventos puntuales, pero a ellos debe añadirse la 'muerte natural' de las especies, fenómeno habitual en términos históricos, al que se ha venido a llamar 'extinción de fondo' (o background extinction, Kauffman 1987)<sup>6</sup>. Este tipo de extinción fue formalmente definida como ley evolutiva por Van Valen (1973) en términos de que para la mayoría de los organismos la tasa de extinción es constante a lo largo del tiempo. Conocida como la 'hipótesis de la Reina Roja'<sup>7</sup> viene a decir que las especies se extinguen habitualmente, de forma gradual, al margen de grandes catástrofes, a consecuencia del mecanismo evolutivo<sup>8</sup>. La extinción de fondo gradual está íntimamente relacionada con la estructura y dinámica de los sistemas ecológicos en que se encuentran las especies y, en concreto, con factores de tipo biológico (competencia, endemismo...) (Molina, 1994). De hecho, estos factores son tan importantes que pueden, en ciertos casos, dar lugar por sí mismos a extinciones en masa (Plotnick y McKinney, 1993). El problema es determinar si en términos cuantitativos la extinción de fondo es o no significativa. Veamos un ejemplo: los ammonites fueron moluscos cefalópodos que colonizaron todos los mares durante más de 300 millones de años. Surgieron en los mares paleozoicos hace unos 420 millones de años, alcanzaron su máximo nivel de diversificación en el Jurásico y desaparecieron a finales del Mesozoico (hace 65 millones de años) en la extinción del límite C/T (Cretácico/Terciario), momento en que se produjo una de las más famosas extinciones en masa de la historia tal vez porque acabó con los dinosaurios y porque una de las causas que se manejan es la colisión de un meteorito (Alvarez *et al.*, 1980). Sin embargo,

estudios minuciosos plantean otras causas de extinción diferentes de la 'catástrofe' (Ward, 1983, 1988; Ward y Signor, 1983; Sequeiros, 1994) relacionadas con la predación y/o competencia (aparición de animales trituradores de conchas en el Mesozoico superior), regresión de la diversidad específica, modificaciones morfológicas, cambios en el nivel del mar (fenómenos biogeográficos), tipo de desarrollo larvario... que no necesitan invocar causas extraordinarias (Sequeiros, 1994). De hecho, los ammonites estaban ya viviendo un momento de gran decadencia y escasa diversidad cuando impactó el meteorito.

Las especies (en realidad, las cronoespecies<sup>9</sup>) se extinguen por numerosos factores<sup>10</sup> (extinciones globales y locales, impacto de meteoritos, dinámica de los sistemas ecológicos, cambios del ecosistema, variaciones climáticas, predación, enfermedad, competencia... o causas lejanas y causas próximas en la terminología de Cracraft [1992], o extrínsecas e intrínsecas en la de Lobo y Martín-Piera [1993]) pero también por la más común y simple de las razones: la evolución o diversificación en nuevos taxones (por aquellas o cualesquiera otras causas). Es lo que se llama modelo de extinción evolutiva o pseudoextinción y consiste en el proceso de transición filética de una especie a otra (u otras) produciéndose la desaparición del ancestro. Desde el punto de vista de la sistemática cladística, una especie cualquiera sólo tiene tres posibilidades: 1) extinguirse sin descendencia; 2) extinguirse por especiación; o 3) ser una especie actual y, por tanto, no asignable todavía a ninguna de las otras dos categorías<sup>11</sup>. Como señalan Schmidt-Kittler y Willman (1989), las especies fósiles son tan reales como las vivientes: la única diferencia radica en que las últimas todavía no están extintas. Así pues, aunque la sistemática cladística tiene una seria herida abierta con el problema de los fósiles (ver Ribera y Melic, 1996) declarándolos, en cuanto que ancestros, 'especies desconocidas e incognoscibles' y aunque en sus bifurcaciones y nudos jamás hace referencia a una 'especie' antecesora, sino al estado de uno o varios caracteres en esa hipotética especie, es evidente que considera a todas las especies actuales como descendientes de especies ancestrales que han desaparecido en el camino de la cladogénesis: todas ellas son igualmente el resultado de la filogenia (Willman, 1989). Es decir, que la extinción está implícita en la especiación; es, en realidad, la otra cara de la misma moneda. Y efectivamente, la extinción de fondo (con o sin descendencia) ha tenido que ser el motivo habitual, principal, de desaparición de las especies sin perjuicio de que en algunos momentos catástrofes extraordinarias hayan hecho su aportación.

Ahora bien ¿por qué es tan importante la extinción a efectos de la cronodiversidad? Básicamente porque ésta está compuesta por especies extintas por causas naturales. Si pretendiéramos cuantificar el número de habitantes de la ciudad de San Francisco (EE.UU.) desde su fundación, deberíamos sumar sus habitantes fallecidos en el pasado más la población actual. Esta puede censarse (haciendo un inventario de su biodiversidad), pero cometeríamos un grave error si intentásemos calcular su población histórica mediante extrapolaciones de los efectos de eventos catastróficos como el célebre terremoto de principios

Taxa	Tiempo de vida media en millones de años
Invertebrados en general	11
Invertebrados marinos	5 - 10
Animales marinos	4 - 5
Grupos fósiles	0.5 - 5
Mamíferos	1
Mamíferos cenozoicos	1 - 2
Diatomeas	8
Dinoflagelados	13
Foraminíferos planctónicos	7
Bivalvos cenozoicos	10
Equinodermos	6
Graptolites silúricos	2

Tabla 4: Tiempo de vida media en millones de años de algunas taxa. (Fuente: May *et al.*, 1995).

Table 4: Average life span in millions of years of the species in some taxa (from May *et al.*, 1995).

de siglo aunque estén bien documentados sus efectos destructores. La inmensa mayoría de los habitantes de la ciudad fallecieron a consecuencia de enfermedades, envejecimiento, accidentes de tráfico (una forma de 'competencia'), asesinatos ('predación'), etc.<sup>12</sup>.

No sabemos exactamente la vida media de las especies, pero algunos estudios paleontológicos han establecido períodos de entre 0,5 y 13 millones de años como tiempo de existencia de algunos grupos de 'cronoespecies', así como algunas 'reglas del juego' (Van Valen, 1973; Raup, 1978, 1981; May *et al.*, 1995). La tabla 4 muestra algunas estimaciones calculadas en base a la evidencia fósil. La longevidad de los invertebrados es considerablemente mayor que la de mamíferos y otros vertebrados (como 10 a 1). Si tomamos un valor de 5 millones de años como tiempo en el que una cronoespecie se extingue o da lugar a otras nuevas y damos por buena la cifra de 30 millones de especies actuales, sólo hasta los inicios del Cámbrico inferior (550 millones de años) obtendríamos la cifra de 3.300 millones de especies que en uno u otro momento han hollado la Tierra. Es evidente que puesto que la diversidad ha sido creciente (según los datos disponibles) a lo largo de la historia biológica del planeta no podemos calcular la cronodiversidad a partir de la diversidad actual (sean 3 o sean 30 los millones de especies), ya que ello implicaría que la biodiversidad ha permanecido constante durante el Fanerozoico, es decir, que la tasa de aparición de nuevas especies ha sido exactamente igual a la de extinción, lo cual es cuando menos, bastante incierto. Además, como ocurriera con la diversidad actual, los autores tienden a la 'prudencia'. Por ejemplo, May *et al.* (1995) calculan que actualmente existen entre un 1 y un 2 por ciento de la cronodiversidad, pero partiendo de una diversidad actual de unos 3 millones de especies, con lo que obtienen una cronodiversidad de 300 millones de especies como cifra absoluta. Posteriormente hacen algunas matizaciones a propósito de la vida media de

los insectos (con mucho, el grupo más numeroso de los seres vivos, a los que calculan una vida media mayor que la de otros grupos). En resumen, vienen a rebajar la paleodiversidad a en torno el 90 por ciento y la cronodiversidad a unos 30 millones de especies.

Sin embargo existen algunos factores a tener en cuenta que por fuerza deben aumentar la cifra total. Por ejemplo, que la vida en el planeta tiene una antigüedad de unos 3.800 millones de años (primeros procariontes), es decir, una fecha muy anterior al Cámbrico (+3.000 millones de años de los que apenas existe registro fósil) o la inconsistencia, en cierto sentido, del registro fósil y, con ella, la posible infravaloración de los procesos especiativos y de la extinción de fondo.

Desgraciadamente, no sabemos con certeza el número exacto de especies que han compuesto ninguno de los grupos actuales o extintos a lo largo de su historia biológica, pero podemos hacer una aproximación a través de algunas simplificaciones. Volvamos al ejemplo de los ammonites. Puesto que se trata de un grupo fósil, vamos a situarnos en el momento de mayor esplendor del grupo: a finales del Jurásico. De ese período son conocidos 235 géneros, de los que sólo vamos a considerar como vivos 20. Supongamos que todos los géneros de Ammonites son monoespecíficos, al objeto de sustituir este taxón por el de especie. Pues bien, para hacernos una muy prudente idea del número de 'especies' que han debido existir para disfrutar de tan sólo 20 'especies' a finales del Jurásico vamos a calcular los procesos mínimos de especiación que han debido producirse desde mediados del Silúrico. La fig. 3 representa una historia simplificada de los veinte taxones en base a la evolución del grupo y a diversos datos paleontológicos (Ward, 1983; Hewitt *et al.*, 1993; Sequeiros, 1994). Cada punto representa 2 millones de años. La vida media de una especie de ammonite es de unos 2 millones de años (tal vez menos, pues fueron especies de vida limitada Sequeiros [1994]), así que cada uno

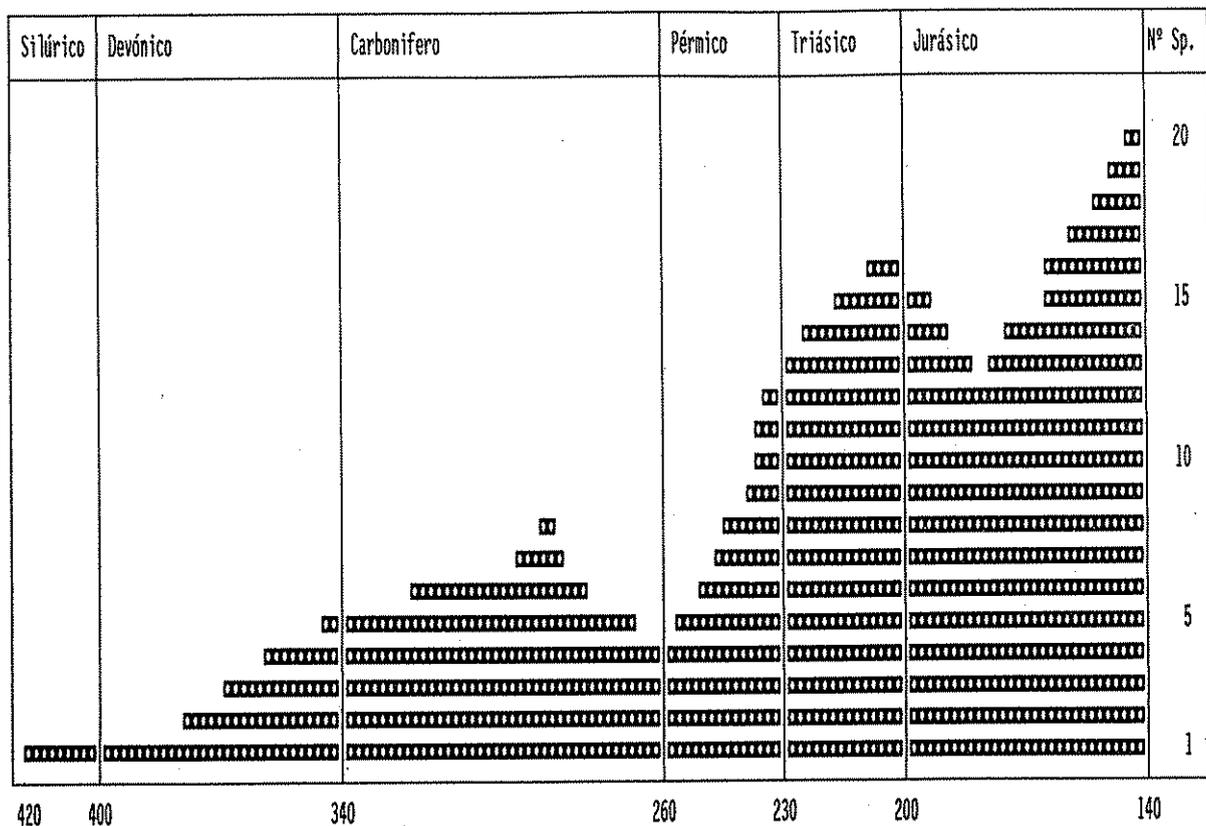


Figura 3: Líneas filéticas o linajes evolutivos hipotéticos acumulados de 20 'especies' de ammonites del Jurásico. Cada punto representa la vida media de una especie de ammonite (2 millones de años). Si una línea tiene continuidad, cada punto representa necesariamente una cladogénesis o proceso de especiación. Si la línea se corta en el interior del gráfico, implica que el linaje se ha extinguido (hay un mínimo de 8 linajes extinguidos en el gráfico). El número estimado de especiaciones mínimo para la distribución temporal de los linajes asciende a 1.100. El número de 'especies' totales que han existido en el período -420/-140 millones de años, para disponer de 20 ammonites en la fecha final, asciende a 1.100, de las que 1.080 se han extinguido por el camino. La riqueza biológica de finales del Jurásico representa menos del 2 por ciento de la paleo-riqueza biológica acumulada.

Figure 3: Hypothetical cumulative phyletic lines of 20 'species' of Jurassic ammonites (see text). Each point represent the average life span of an species of ammonite (2 My). If the line is continuous, each point represents a process of cladogenesis. If the line is interrupted, the phyletic line become extinct (there are 8 extinct lines in the graph). The minimum number of cladogenetic processes to account for the final 20 taxa is 1,100. At least 1,080 species become extinct. The biological richness in Late Jurassic was less than 2% of the cumulated paleo-diversity.

de los cuadrados representa una especie de ammonite para los linajes supervivientes. En total resultan 1.100 extinciones previas, como mínimo, para mantener la evolución de esos 20 géneros hasta el Jurásico. Así que el número de 'especies' ancestrales asciende a 1.080. O en otros términos: los ammonites vivientes a esa fecha representaban menos del 2 por ciento de las especies de ammonites ancestrales de las que habían evolucionado.

Cálculos muy superiores pueden obtenerse para los productores de estromatolitos. Son restos de los primeros organismos fotosintetizadores del planeta (y en consecuencia, responsables de su atmósfera actual rica en oxígeno). Se consideraban organismos fósiles hasta hace poco tiempo, pero han sido descubiertas formas similares representadas en Australia (Schopf, 1978). Un forma de vida tan antigua como ésta con más de 3.000 millones de años de historia y con un único representante en la actualidad, ha requerido a razón de, por ejemplo, 5 millones de años como vida media, un mínimo de 600 especiaciones, de las que

599 están extintas. Los onicóforos (gusanos con patas que durante mucho tiempo han sido considerados el eslabón entre los anélidos y los artrópodos) son conocidos del Cámbrico medio de Burgess Shale, por lo que la escasa representación viviente (unas 70 especies) es el resultado de procesos especiativos que arrancaron hace unos 500 millones de años.

Considerando el porcentaje del 1 por ciento como la biodiversidad actual y 30 millones de especies actuales, resultaría una Cronodiversidad hipotética de 3.000 millones de especies sobre la Tierra, cifra que haría templar al más audaz de los taxónomos. La magnitud es terrible en sí misma, pero no por ello falsa. La filogenia de las especies es cualquier cosa menos simple. El principio de parsimonia aplicado en la cladística es un simple artefacto intelectual o metodológico y las pruebas indican que la evolución raramente sigue esos caminos rectilíneos y elegantes, aunque bien es cierto que debe reconocerse que los sistemáticos cladistas no lo aceptan como hecho

incuestionable, sino más bien como solución preferible en ausencia de evidencia en contra. La evolución por selección natural es una suerte de proceso continuo de prueba-y-error con un elevado componente puramente aleatorio (la variabilidad genética) enmarcado en otro de carácter determinista (la selección por adaptación a un medio cambiante). La variabilidad genética de las especies lleva funcionando a 'buen ritmo' al menos 600 millones de años sobre un planeta que ha cambiado sus condiciones ambientales (en sentido amplio) en infinidad de ocasiones a lo largo de su historia. De hecho, en términos geológicos, tal vez se podría definir nuestra historia geológica como fundamentalmente inestable. La Península Ibérica, por ejemplo, ha navegado sobre la corteza terrestre como una hoja de árbol caída en un torrente. Ha estado parcialmente sumergida en varias ocasiones bajo mares someros y coralinos o bajo océanos, ha poseído desiertos y selvas tropicales, tundras y nieves perpetuas. Extinciones en masa han acabado con su fauna y flora y radiaciones adaptativas en forma de supervivencia primero masiva y luego competitiva de fenotipos de los escasos supervivientes han vuelto a colmar su ambiente de nuevas especies en cantidades crecientes. En el camino han quedado grupos enteros: trilobites, ammonites, dinosaurios... con linajes que se extendieron durante cientos de millones de años. Los ammonites o los trilobites, por ejemplo, vivieron sobre la Tierra (aunque en el medio marino) tanto tiempo como el que llevan viviendo los insectos. Sin embargo, suman cero en la biodiversidad actual. Estos factores deberían apuntalar la magnífica cifra de la cronodiversidad biológica en varios miles de millones de especies.

## 5. El Iceberg.

Una combinación de hipótesis subyacentes en los modelos que han pretendido cuantificar la paleodiversidad tienden a reducir, implícitamente, la magnitud de la riqueza biológica extinguida. Estas hipótesis pueden ser matizadas a la luz de algunos hechos:

1) *La diversidad ha sido creciente, siendo la actual un máximo.* El registro fósil así lo confirma, especialmente a partir de la evolución del número de familias y órdenes vivientes en cada período geológico. Sin embargo, los grupos supraespecíficos plantean un serio inconveniente (Foote, 1996): para contabilizar una familia es suficiente con que aparezca una sola especie fósil perteneciente a la misma; para que se extinga esa misma familia, es necesario que desaparezcan todas las especies. Una sola especie superviviente convierte a la familia en 'actual'. Esta mecánica incide en el cómputo de la biodiversidad, haciéndola creciente. Pensemos, por ejemplo, que el 41 por ciento de los phyla actuales cuentan con menos de 150 especies conocidas. En otras palabras: los grupos supraespecíficos sobreviven más que los subgrupos que los componen y éstos que las especies (sólo los grupos monoespecíficos sobreviven igual que las especies), lo que tiende a reducir el valor de la

extinción y, con ella, el número de especies desaparecidas.

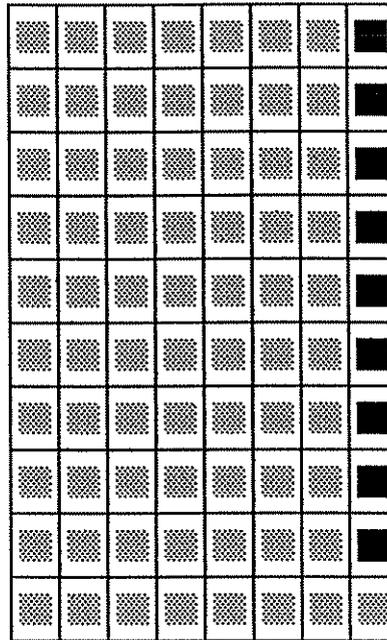
2) *Las extinciones en masa son fenómenos importantes pero esporádicos.* Sin embargo, la extinción en masa tiende a ocultar el efecto de la extinción de fondo que teniendo menor impacto puntual debe ser mucho más importante que la primera, pues ésta ha funcionado sin interrupción durante todo el Fanerozoico. La extinción en masa de finales del Cretácico implicó la desaparición del 99 por ciento de la fauna presente a finales del período. La extinción de fondo del mismo período actuó a un nivel de intensidad mucho más bajo, pero sin descanso durante 80 millones de años. De hecho prácticamente cualquier especie que haya vivido en el Cretácico ha desaparecido con o sin extinción en masa o, en otras palabras, la probabilidad de extinción a largo plazo es la misma con y sin extinción en masa. El auténtico efecto de la extinción en masa es que aumenta el número de especies extinguidas sin descendencia y anticipa el efecto de la extinción de fondo prevista para el período de vida media correspondiente de cada taxón (ver fig. 4).

3) *Antiguamente existieron pocas especies, pero cosmopolitas y actualmente, muchas, pero endémicas.* Es decir, que la Paleodiversidad, al menos hasta tiempos relativamente recientes, estaba compuesta por pocos taxones, presentes en gran número de individuos y de amplia distribución. La Biodiversidad actual, por contra, estaría formada por muchas especies, con una media de individuos mucho menor y con distribuciones reducidas. Ambas teorías, no obstante ser generalmente aceptadas, están sometidas a una cierta crítica. Respecto a la diversidad actual ya hemos hecho algunos comentarios anteriormente. La idea de escasez de endemismos en el pasado está quizás influenciada por los usos de la paleontología que ha venido utilizando durante mucho tiempo a ciertas especies fósiles como elemento de datación estratigráfica. Estas especies debían cumplir un requisito especial: ser de amplia distribución o cosmopolitas, lo que puede influir en considerar la amplia distribución como característica generalizada de las especies fósiles. Sin embargo, los modelos de extinción consideran seriamente el endemismo como factor causal de gran importancia (Sanz y Buscalioni, 1989) y ésta, no lo olvidemos, es un fenómeno común. Otra idea bastante extendida es que la fauna marina actual presenta muchos menos endemismos y rarezas que la terrestre y, dado que la mayor parte del registro fósil corresponde a organismos marinos, resulta fácilmente extrapolable el modelo. Trabajos recientes están comenzando a variar esta idea. Grassle y Maciolek (1992) en sus muestreos del fondo marino establecen que el 90 por ciento de las especies capturadas representan menos del 1 por ciento de los individuos; o que el 28 por ciento de las especies sólo fue capturada en una ocasión (con lo que la rareza no resulta extraña al medio marino). Por su parte, Reaka-Kudla (1996) señala el peligro de extinción de numerosos organismos del arrecife coralino a consecuencia de la preponderancia de especies diminutas con rangos de distribución geográfica muy reducidos (endemismos). Sean o no poco frecuentes los

Líneas filéticas:

CRETACICO

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10



Tiempo Geológico: 80 m.a.: 10 10 10 10 10 10 10 10  
-145 m.a. -65 m.a.

Figura 4: Extinción en masa y extinción de fondo: Cada fila representa una línea filética cualquiera que haya vivido durante los 80 millones del Cretácico con una sola especie viva en cada momento (un cuadrado). Todas las especies dan lugar a un solo descendiente. Las columnas representan subperíodos de 10 millones de años, equivalentes a la vida media de las especies representadas, magnitud que se encuentra dentro de los tiempos de vida media estimados para un gran número de especies (May *et al.*, 1995). Al final del Cretácico representamos una extinción en masa que acaba con el 90 por ciento de las especies vivientes en ese momento (9) [cuadros negros]. La extinción de fondo del Cretácico para los representantes de las 10 líneas filéticas será de 71 ( $10 \times 7 + 1$ ) [cuadros punteados]. Si los grupos representados se hubieran extinguido totalmente al final del período, la extinción en masa sería = 10 especies, es decir, la extinción de fondo prevista para el subperíodo correspondiente, pues ésta es el máximo que puede alcanzar aquella. La extinción de fondo es mucho más 'poderosa' que la primera, aunque sea menos espectacular. La diferencia fundamental entre ambas es que la extinción en masa aumenta el número de especies que desaparecen sin descendencia. En el ejemplo, sólo la última especie de la fila 10 puede tener descendencia en el Terciario.

Figure 4: Background and massive extinctions. Each row represents a phyletic line with a single extant species (a square) at any time across the 80 My of the Cretaceous. All species originate a single species. Columns represent 10 My periods, a rough estimation of the average life span of the species (May *et al.*, 1995). At the end of the Cretaceous, a massive extinction causes the disappearance of 90% of the extant species (=9)(black squares). The background extinction during the Cretaceous in the 10 phyletic lines would have been 71 ( $10 \times 7 + 1$ ) (punctuated squares). If all the groups become extinct at the end of that period, the loss would have been 10 species, i.e., the background extinction expected to occur in the same sub-period of 10 My. The background extinction is much more devastating, but less spectacular. The basic difference is that the massive extinction increases the number of species to become extinct without continuity. In the example, only one species could have originated more species in the Tertiary.

endemismos en el pasado, la cuestión es si la ausencia de este tipo de especies puede detectarse a través del registro fósil. La probabilidad de fosilización de una especie endémica es mucho menor que la de otra cosmopolita (aunque en los dos casos, es pequeña), así que es razonable esperar pocos registros de endemismos. Que dispongamos de pocos datos no es una consecuencia de la presencia o no de este tipo de especies en el pasado, sino de la distribución de probabilidad de acabar fosilizadas que indica que los endemismo y rarezas no aparecerán salvo que se produzca un 'supermilagro' estadístico.

4) *La especiación del pasado minusvalorada.* Del Carbonífero son conocidas 248 familias fósiles de artrópodos, lo que representa un tercio de las conocidas del Cuaternario. Sin embargo, por el efecto del apartado anterior, consideramos que las familias

actuales tienen mayor número de especies que las fósiles, es decir, que la tasa de especiación es mayor en la actualidad que en tiempos pasados. Ahora bien, los 'insectos' (*sensu lato*) aparecieron en el Devónico (1 sola familia de Collembola, ver tabla 3), multiplicando vertiginosamente su número en el Carbonífero (101 familias). Semejante tasa de crecimiento volvió a darse en el Jurásico (220 %); los restantes incrementos entre períodos son también importantes aunque inferiores al 50 %. Las tasas de especiación en la clase Insecta tuvieron que ser desorbitantes si tenemos en cuenta que nos referimos a familias y que el número de especies a partir del cual 'variar' era inferior al actual. Ahora bien, ¿cómo aparece una nueva familia de insectos? Aunque es difícil definir objetivamente un nivel taxonómico arbitrario, es evidente que la aparición de la misma a partir de una especie ancestral requiere un largo

proceso histórico de especiaciones. Una especie puede dar lugar a dos nuevas especies diferentes con una cierta rapidez a partir de cambios graduales potenciados por el entorno o cualquier otra causa. La aparición de una nueva familia requiere una larga cohorte de especies sucesivas que poco a poco van distanciándose filéticamente hasta alcanzar tal grado de disparidad que permite agrupar a los descendientes últimos en grupos taxonómicos de alto nivel independientes. Además, esas especies debieron ser de 'vida corta', es decir, inferior a la media. Durante el Carbonífero (en unos 50 millones de años) aparecen un centenar de familias nuevas a partir de representantes de una sola familia. En términos cladísticos, alcanzar un centenar de especies diferentes en una especiación dicotómica perfecta que minimice el número de divisiones (es decir, sea la más simple o parsimoniosa) requiere 7 divisiones<sup>13</sup>. El proceso implica la existencia de 7 generaciones de especies ancestrales consecutivas. La vida media de un invertebrado fósil ronda los 11 millones de años, aunque en los insectos se tiende a considerar un valor mayor. Sin embargo, en nuestro caso, resulta una vida media de 7 millones de años (50/7). Pero es que, además, se trata de una suposición disparatada, pues implica: (1) que no existen asimetrías en el 'cladograma', es decir, en las divisiones o especiaciones (lo cual resulta absolutamente increíble). Si éstas se presentaran (como parece lo normal) aumentaría el número de divisiones y, en consecuencia, el de los ancestros necesarios, con lo que se reduciría la vida media de todos ellos; (2) que ninguna de las nuevas especies, sin excepción, se extingue sin descendencia, lo que quizás resulta aún más asombroso conociendo la filogenia de cualquier grupo animal. En definitiva, el cladograma es la hipótesis más simple entre todas las posibles, pero difícilmente la real. A pesar de ello, incluso aceptándolo, la vida media de las especies resulta necesariamente breve. En la realidad, la aparición de un gran número de familias en un período determinado debe ser un factor que nos haga sospechar una enorme diversidad en esos momentos de radiación incluyendo un gran número de especies extinguidas sin descendencia. Que el registro fósil no confirme la existencia de todas esas especies 'intermedias' (largas listas de especies puente que van incrementando poco a poco la distancia entre taxones supraespecíficos) no sólo es razonable: es lo que puede esperarse a partir de la probabilidad de fosilización de un individuo cualquiera. No podemos esperar que estas especies de vida 'volátil' (a pesar de lo cual, han podido vivir varios millones de años) aparezcan con facilidad en el registro fósil. Ningún insecto lo hace: el 25 % de los órdenes presentes en el Cuaternario 'desaparecen' durante largos períodos de tiempo (es el caso de Diplura, presente en el Carbonífero y desaparecido durante 200 millones de años hasta el Terciario; o Archaeognatha, Thysanoptera, Megaloptera o Raphichoptera, entre otros [Ross y Jarzembowski, 1993b], o toda la Superclase 'Myriapoda', sin fósiles durante 150 millones de años en el Mesozoico [Ross y Briggs, 1993a; Melic y Grustán, 1996, en este volumen]). Nuestro conocimiento es tan precario que en los 26

años que separan la publicación de *The Fossil Record* I y II (Harland *et al.*, 1967 y Benton, 1993c eds., respectivamente) de los 40 órdenes incluidos en la primera publicación, más del 80 por ciento incrementan su antigüedad en una media de 30 millones de años, sólo 5 permanecen invariables y aparecen fósiles de 8 nuevos órdenes.

El crecimiento constante de las familias de artrópodos desde el Cámbrico, aunque con caídas significativas en los momentos de extinciones masivas, nos está diciendo que su diversificación es muy rápida, es decir, que la vida media de las especies ha debido ser corta. Es indiferente que consideremos que la tasa de aparición de especies ha sido constante o que se han alternado largos períodos de equilibrio con extinciones a gran escala seguidas de radiaciones explosivas. El efecto acumulado en términos de número de especies o riqueza biológica es igualmente espectacular, aunque el registro de familias tienda a 'ocultarlo'.

Tras lo expuesto, parece razonable albergar serias dudas a propósito de la cuantificación de la Vida (presente y pasada) en términos de unas decenas de millones. Posiblemente ésta cifra esté mucho más cerca de la Biodiversidad viviente. La Cronodiversidad sólo puede argumentarse en base a extrapolaciones de la Paleodiversidad, es decir, del registro fósil (y éste, a pesar de su importancia, es muy limitado: el mínimo 'muestral' disponible) y/o de regresión de la Biodiversidad actual, a la cual tendemos a infravalorar. Y es que resultan curiosos los ataques de prudencia que sufren muchos autores manejando estos conceptos. Es como si una suerte de miedo o impotencia se apoderara de ellos y les hiciera rechazar la suma de un conjunto de partes que sí son razonablemente aceptadas por separado. Produce -¿quién lo duda?- una cierta angustia hablar de 10, 30 o 100 millones de especies vivientes; como la produce imaginar -y hace falta mucha imaginación para ello- 1.000, 3.000 o 10.000 millones de especies extintas. En cierta forma, estas magnitudes empequeñecen nuestros esfuerzos y ridiculizan nuestros agobios (ver fig. 5).

La Sistemática tiene un largo camino por delante. Como ciencia, su campo de estudio sólo es comparable al de la Astronomía y tal vez tenga que transcurrir mucho tiempo antes de que pueda alcanzar resultados importantes. Pero el esfuerzo vale la pena. La Sistemática es la única disciplina científica capaz de ordenar la diversidad biológica y la información que contienen los seres vivos (Martín-Piera, 1993), actuales o pasados y, en consecuencia, es la llave que nos permitirá un día comprender el fenómeno más espectacular del universo junto a la aparición de la vida: la Biodiversidad.

La Paleontología, además de una ciencia con objetivos y métodos propios, es un elemento clave para el neontólogo. Ambos vienen obligados a trabajar conjuntamente a pesar de sus métodos especializados, pues no existen razones que justifiquen científicamente una clasificación y sistemática diferenciadas entre organismos extintos y vivientes, incluida muy especialmente la reconstrucción filogenética (Kraus, 1989; Willmann, 1989, entre otros). No puede comprenderse el iceberg (como estructura o como proceso) sin conocer qué, cómo y cuándo se origina,

**CRONODIVERSIDAD :**

□ PALEODIVERSIDAD +  
 ■ BIODIVERSIDAD

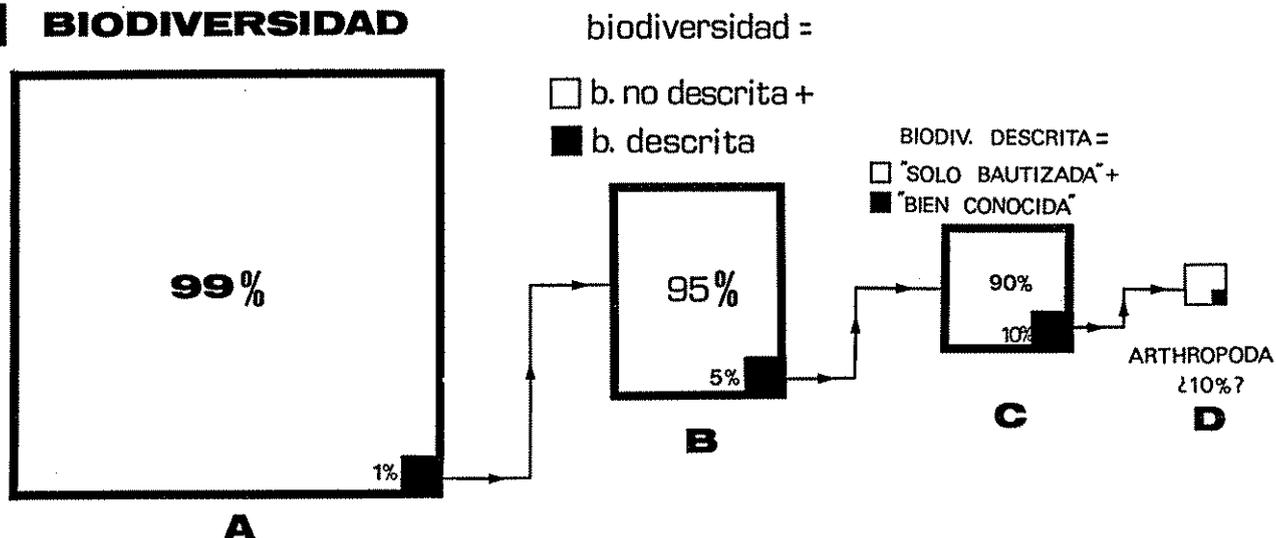


Figura 5: La Cronodiversidad, como expresión de la diversidad biológica de todos los tiempos, puede alcanzar la cifra de 3.000 millones de especies. La Paleodiversidad, expresión de todas las especies extintas, puede suponer el 99 por ciento de la Cronodiversidad (en gris en el gráfico a). Sólo un 1 por ciento (en negro) son especies vivientes o Biodiversidad actual: unos 30 millones de especies. De ésta, sólo un 5 por ciento (en negro en el gráfico b) está descrito: menos de 1,5 millones de especies. De ellas, apenas una décima parte puede considerarse razonablemente bien conocida (en negro en gráfico c); del resto, conocemos poco más que un nombre, una breve descripción y una localidad. Respecto a la Paleodiversidad, tal vez no conozcamos más allá del 0,03 por ciento.

Figure 5: Chronodiversity, taken as the cumulative biological diversity of all history of live, could easily reach the figure of 3,000 millions of species. Paleodiversity, taken as the diversity of all extinct species, could reach 99% of this chronodiversity (in grey in a). Only 1% (black in a) are living species, the present biodiversity: an estimation of about 30 million species. Of this, only 5% (black in b) have been described: less than 1,5 million species. Of them, a minimal part can be considered to be well known species (black in c), of the vast majority we only know to name, a brief description, and a handful of localities. In relation to the paleodiversity, we may well know less than 0.03% of the total number of species that have ever lived on Earth.

cuál es su génesis y cuál su evolución, por mucho que éstas se hundan en lo más profundo del oscuro y proceloso mar del tiempo<sup>14</sup>.

Nadie sabe cuantas generaciones de taxónomos harán falta para alcanzar un aceptable nivel deconocimientos, pero sin este esfuerzo (tal vez heroico) habremos abandonado una de las disciplinas científicas más apasionantes de cuantas existen y habremos dejado huérfanas a las restantes ramas de la

Biología (Bellés, 1988) y Paleontología, puesto que la identificación sistemática es un requisito previo e inexcusable en sus quehaceres diarios. Más aún, si fallamos y renunciamos a este trabajo, estaremos faltando a nuestra mayor responsabilidad como especie humana frente a la Biosfera: la preservación de la fracción de Biodiversidad viviente (Martín-Piera, 1993), espléndido y pálido reflejo, a un tiempo, de la cronodiversidad planetaria.

## Notas:

<sup>1</sup> Las cifras de la entomofauna monegrina no pueden darse por definitivas excepto en lepidóptera, hemíptera y otros órdenes con escasa representación. Un tercio de las familias en estudio actualmente no han alcanzado el nivel del 80 %. Entre ellas, las 53 familias de coleóptera (excepto Melyridae), que tal vez dupliquen la cifra actual de 501 especies, el 25 % de díptera y casi el 40 % de himenóptera.

<sup>2</sup> Aunque no con mayor número de descripciones específicas. Coleoptera triplica la cifra y Diptera e Hymenoptera casi la duplican, como toda la Clase Arachnida (ver Hammond, 1992; Stork 1996).

<sup>3</sup> Por otro lado, este tratamiento tiende a minusvalorar la diversidad filogenética, pues el número de órdenes, familias y otros taxones de alto nivel no presentes fuera de los trópicos no resultan considerados en la extrapolación.

<sup>4</sup> Sobre 15 millones de insectos, los himenópteros representarían 2,4 millones de especies (si mantenemos la proporción actual, ver Tab. 1A). Repartiendo esta cifra en áreas de 50.000 km<sup>2</sup> (equivalente a Costa Rica), obtendríamos unas 2.400 especies de Hymenoptera para el país, cifra muy inferior a las 20.000 estimadas. Si sólo el 1% de la fauna estimada para el Trópico fuera endémica y éstos estuvieran repartidos homogéneamente, a Costa Rica corresponderían 24 especies de himenópteros endémicos (2,4 mill. x 1% / 1.025 áreas de 50.000 km<sup>2</sup> cada una). Aun así, las 240000 especies endémicas resultantes serían una cifra mayor que la conocida actualmente para todo el mundo y quedaría el restante 99% que podría tener una distribución superior a un área.

Gaston *et al.* (1996) obtienen cálculos más modestos pues estiman la biodiversidad costarricense en un rango que oscila entre el 2 y el 6% de la Biodiversidad planetaria a partir de datos sobre vertebrados, flora y lepidópteros diurnos.

<sup>5</sup> Por ejemplo, Zimmerman (1994) estima que los gorgojos australianos alcanzan entre 6 y 8 mil especies, cifra que supera a la fauna norteamericana y europea. Platnick, por su parte, calcula en 9.300 las especies de arañas del continente, tres veces más que las presentes en Norteamérica, que sólo llega a igualar la cifra de Nueva Zelanda (unas 3.600 especies).

<sup>6</sup> Que nada o muy poco tiene que ver con la llamada 'senilidad racial' o con el 'punto de no retorno' de tendencia evolutiva concretas que terminan siendo no funcionales, es decir, con el llamado 'internalismo' como causa de la muerte de las especies. Al contrario, la muerte 'normal' de éstas, según la mayoría de los autores, está generada por cambios del entorno ('ambientalismo') (Sanz y Buscalioni, 1989).

<sup>7</sup> El nombre hace referencia a un episodio de 'Alicia en el país de las maravillas' de L. Carroll, en el que los personajes vienen obligados a moverse permanentemente para 'permanecer en el mismo sitio'. En nuestro caso, implica que las especies se adaptan simplemente para conseguir 'permanecer'; si no lo hacen, son 'barridas' y se extinguen.

<sup>8</sup> En las extinciones en masa la selección natural no tendría ningún valor; la supervivencia sería mera cuestión de 'suerte' (Raup, 1981). En general en la extinción de fondo, aunque el azar también puede jugar sus bazas, la selección natural sí tendría un gran papel: sería el medio para evitarla.

<sup>9</sup> El concepto de 'cronoespecie' y su separación del 'evolutionary species concept' no es unánime entre los sistemáticos neontólogos, ni entre éstos y los paleontólogos (véase, por ejemplo, Kraus 1989).

<sup>10</sup> Ver apéndice I de Sanz y Buscalioni, 1989 con numerosos ejemplos.

<sup>11</sup> Esto puede parecer una simple 'perogrullada', pero en realidad no lo es: para un sistemático cladista una especie ancestral desaparece siempre cuando aparecen las especies descendientes (en caso contrario, la especie seguiría siendo fundamentalmente la misma cronoespecie aunque haya alterado su aspecto o ecología); sin embargo, para un sistemático no cladista, la especiación no

tiene por qué dar lugar a la desaparición del ancestro; éste y sus descendientes pueden convivir temporalmente. En este último caso, una especie se extingue con descendencia o sin descendencia y eso sí resultaría una perogrullada.

<sup>12</sup> Incluso, los fallecimientos de 'parturientas', serían una suerte de extinción cladística, es decir, por especiación.

<sup>13</sup>  $2^x = n$ , siendo  $n$  el número de especies y  $x$  el de niveles de división.  $2^7 = 128$  especies, ver Ribera y Melic, 1996.

<sup>14</sup> Mientras, lejos de esta visión integrista -seguramente la única razonable- la Paleontología ha sido eliminada de los programas de las facultades de Biología (Aguirre, 1989), en tanto que la Biología suele estar ausente en los estudios paleontológicos.

## Bibliografía:

- ADIS, J., 1990.-Thirty millions arthropod species -too many or too few? *J. Tropical Ecol.*: 115-118.
- AGUILAR, P.G., RAVEN, K.G., LAMAS, G. y REDOLFI, I., 1995.-Sinopsis de los hexápodos conocidos del Perú. *Revta. per. ent.*, 37: 1-9.
- AGUIRRE, E., 1989.-La Paleontología de ayer a hoy. En: AGUIRRE, E. (coor.): *Nuevas Tendencias Paleontología*, CSIC, Madrid: 1-23.
- ALVAREZ, L.W., ALVAREZ, W., ASARO, F. y MICHEL, H.V., 1980.-Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208: 1095-1108.
- ALMA-SOLIS, M., 1996.-Snout moths: unraveling the taxonomic diversity of a speciose group in the Neotropic. En: REAKA-KUDLA, M. et al. (eds.): *Biodiversity II*, Washington: 231-242.
- BARACALDO, J.J. y ARMAS, R. de, 1992.-*Islas Galápagos. Volcán, Mar y Vida en Evolución*. Lunwerg ed., Barcelona, 229 pp.
- BALMFORD, A., M.J.B. GREEN & M.G.MURRAY, 1996a.-Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: I. Regional tests. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1267-1274.
- BALMFORD, A., JAYASURIYA, A.H.M. y GREEN, M.J.B., 1996b.-Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: II. Local applications. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 1571-1575.
- BASSET, Y., G.A. SAMUELSON, A. ALLISON & S.E. MILLER, 1996.-How many species of host-specific insects feed on a species of tropical tree? *Biological Journal of the Linnean Society*, 59: 201-216.
- BELLES, X., 1988.-Systematics: Sense and subproduct. *Elytron*, 2: 143-144.
- BENTON, M., 1993a.-Vida y tiempo. En: GOULD, S.J. (ed.): *El libro de la vida*. Traducción española de: *The book of Life*. Crítica, Barcelona: 22-35.
- BENTON, M., 1993b.-Cuatro pies en el suelo. En: GOULD, S.J. (ed.): *El libro de la vida*. Traducción española de: *The book of Life*. Crítica, Barcelona: 79-125.
- BENTON, M., 1993c.-*The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London, 845 pp.
- BLASCO-ZUMETA, J., 1996.-¿Existe vida en la estepa? *Bol. SEA*, 13: 51-54.
- BOXSHALL, G.A. y LINCOLN, R.J., 1983.-Tantulocarida, a new class of Crustacea ectoparasitic on other crustaceans. *J. Crust. Biol.*, 3(1): 1-16.
- BRIGGS, D.E.G., WEEDON, M.J. y WHYTE, M.A., 1993.-Arthropoda (Crustacea, excluding Ostracoda). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 321-342.
- BRIGGS, D.E.G., SIVETER, D.J. y D.J. SIVETER, 1996.-Soft-bodied fossils from a Silurian volcanoclastic deposit. *Nature*, 382: 248-250.
- CASTELLVI, J., FONTARNAU, R. y GUINEA, J., 1992.-Ecosistemas microbianos antárticos. *Investigación y Ciencia*, 185: 54-60.
- CRACRAFT, J., 1992.-Explaining patterns of biological diversity: integrating causation at different spatial and temporal scales. En: N.ELDREGE (ed.): *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*. Columbia Univ. Press. Nueva York: 59-76.
- CHINERY, M., 1988.-*Guía de los Insectos de España y de Europa*. Ed. Omega, Barcelona, 320 pp.
- DANKS, H.V., 1981.-*Arctic arthropods*. Ent. Soc. Canada, Ottawa, 608 pp.
- ELDREDGE, N., 1992.-Where the twain meet: causal intersection between the genealogical and ecological realms. En: N.ELDREGE (ed.): *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*. Columbia Univ. Press. Nueva York: 1-14.
- ERWIN, T.L., 1982.-Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin*, 36(1): 74-75.
- ERWIN, T.L., 1988.-The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. En: E.O. WILSON (ed.) *Biodiversity*, Nat. Acad. Press., Washington: 123-129.
- ERWIN, T.L., 1996.-Biodiversity at its utmost tropical forest beetles. En: REAKA-KUDLA, M. et al. (eds.): *Biodiversity II*, Washington: 27-40.
- FOOTE, M., 1996.-Perspective: evolutionary patterns in the fossil record. *Evolution*, 50(1): 1-11.
- FRASER, N. G., GRIMALDI, D.A., OLSEN, P.E. y AXSMITH, B., 1996.-A Triassic Lagerstätte from eastern North America. *Nature*, 380: 615-619.
- FREDRICKSON, J.K. y T.C. ONSTOTT, 1996.-Vida en las profundidades de la Tierra. *Investigación y Ciencia*, 243: 22-28.
- FUNCH, P. y KRISTENSEN, R.M., 1995.-Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, 378: 711-714.
- GALL, J.-C., 1991.-Los fósiles de cuerpo blando. *Mundo Científico*, 111: 260-267.
- GASTON, K.J., 1991a.-The magnitude of global insect species richness. *Conserv. Biol.*, 5: 283-296.
- GASTON, K.J., 1991b.-Estimates of the near-imponderable: a reply to Erwin. *Conserv. Biol.*, 5: 566-568.
- GASTON, K.J., I.D. GAULD & P. HANSON, 1996.-The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 23: 105-113.
- GENTRY, A., 1988.-Tree species richness of upper amazonian forests. *Proc. Nat. Acad. Sciences*, 85: 156-159. (Citado por WILSON, 1992: 201).
- GOULD, S.J., 1991.-*La vida maravillosa. Busgess Shale y la naturaleza de la historia*. Traducción española de: *Wonderful Life*. Ed. Crítica, Barcelona, 358 pp.
- GRASSLE, F., 1991.-Deep-Sea benthic biodiversity. *BioScience*, 41(7): 464-469 (citado por WILSON, 1992: 147).
- GRASSLE, F. y MACIOLEK, N.J., 1992.-Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am. Nat.*, 139: 313-341.
- GREENSLADE, P. y T.R. NEW, 1991.-Australia: conservation of a continental insect fauna. En: COLINS, N.M. & J.A. THOMAS (ed.): *The Conservation of insects and their habitats*. Academic Press: 33-70.
- GROOMBRIDGE, B. (ed.), 1992.-*Global biodiversity status of the earth's living resources*. Chapman & Hall, Londres.
- HAMMOND, P.M., 1992.-Species inventory. En: GROOMBRIDGE, B. (ed.): *Global Diversity. Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, Londres: 17-39.
- HAMMOND, P.M., 1994.-Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 345: 119-136.
- HANSEN, M., 1996.-Katalog over Danmarks biller. *Entomologiste Meddelelser*, Bd. 64(1-2): 1-231.
- HARLAND, W.B. et al. (eds.), 1967.-*The Fossil Record*. Geological Society of London, London [Los datos relativos a Insecta se encuentran en CROWSON, R.A. et al.: Arthropoda: Chelicerata, Pycnogonida, Palaeisopus, Myriapoda and Insecta: 499-534].
- HAWKSWORTH, D.L., 1991.-The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res.*, 95: 441-456.
- HEPPNER, J.B., 1991.-Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2 (Sup. 1): 1-85.
- HEWITT, R.A., KULLMANN, J., HOUSE, M.R., GLENISTER, B.F. y YI-GANG, W., 1993.-Mollusca: Cephalopoda (pre-Jurassic Ammonoidea). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*: 189-211.
- IGLESIAS, D.J., 1994.-Extinción y proyectos de conservación. *Bol. SEA*, 8: 5-7.
- KAUFFMAN, E.G., 1987.-The dynamics of marine stepwise mass extinction. *Actas III Jorn. Paleont. Bilbao*: 143-180.
- KRAUS, O., 1989.-Phylogenetic systematics: introductory remark. En: *Phylogeny and the classification of Fossil and Recent Organisms. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 28: 11-24.
- KRISTENSEN, R.M., 1983.-Loricifera: A new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 21: 163-180.
- LABANDEIRA, C.C. & J.J. SEPKOSKI, 1993.-Insects diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- LEBLOND, P.H., 1990.-The role of cryptozoology in achieving an exhaustive inventory of the marine fauna. *La mer*, 28: 1-4.
- LOBO, J.M. & F. MARTIN PIERA, 1993.-Las causas de la biodiversidad. *Arbor*, 145 (nº 570): 91-113.
- MARTIN PIERA, F., 1993.-Sistemática, biodiversidad y conservación del medio natural. *Bol. SEA*, 3: 3-6.
- MARTINEZ DEL CLOS, X., 1996.-El registro fósil de los insectos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 20(1-2): 9-30.
- MAY, R.M., 1988.-How many species are there on Earth? *Science*,

- 241: 1441-1449.
- MAY, R.M., 1990.-How many species? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 330: 293-304.
- MAY, R.M., 1992.-Número de especies que habitan la Tierra. *Investigación y Ciencia*, n° 195: 6-12.
- MAY, R.M., 1994a.-Biological diversity: differences between land and sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 343: 105-111.
- MAY, R.M., 1994b.-Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 345: 13-20.
- MAY, R.M., LAWTON, J.H. & STORK, N.E., 1995.-Assessing extinction rates. En: LAWTON, J.H. & R.M. MAY (eds.): *Extinction rates*. Oxford Univ. Press., Oxford: 1-24.
- MAY, R.M. y S. NEE, 1995.-The Species alias problem. *Nature*, 378: 447-448.
- MCGOWAN, J.A. y P.W. WALCKER, 1993.-Pelagic diversity patterns. En: RICKLEFS, R.E. & D. SCHULUTER (ed.): *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. Univ. Chicago Press, Chicago: 203-214.
- MELIC, A. y GRUSTAN, D., 1996.-El registro fósil de un grupo heterogéneo: 'Myriapoda'. *Bol. SEA, 16, Paleontología*.
- MOLINA, E., 1994.-Aspectos epistemológicos y causas de la extinción. En: MOLINA, E. (Ed.): *Extinción y registro fósil*. Cuadernos interdisciplinarios, n° 5, SIUZ, Zaragoza, 11-30.
- NELSON, B.W., FERREIRA, C.A.C., da SILVA, M.F. y KAWASAKI, M.L., 1990.-Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345: 714-716.
- PARDO, A., 1996.-El registro fósil de los Crustacea: apuntes sobre su origen y evolución. *Bol. SEA, 16, Paleontología*.
- PIMM, S.L., RUSSELL, G.J., J.L. GITTLEMAN y BROOKS, T.M., 1995.-The future of biodiversity. *Science*, 269: 347-350.
- PLATNICK, N.I., 1992.-Patterns of biodiversity. En: N. ELDREDGE (ed.): *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*. Columbia Univ. Press. Nueva York: 15-24.
- PLOTNICK, R.E. y MCKINNEY, M.L., 1993.-Ecosystem organization and extinction dynamics. *Palaos*, 8: 202-212.
- POORE, G.C.B. & G.D.F. WILSON, 1996.-Marine species richness. *Nature*, 361: 597-598.
- RAUP, D.M., 1976.-Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology*, 2: 279-288.
- RAUP, D.M., 1978.-Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology*, 2: 279-288.
- RAUP, D.M., 1981.-Extinction: bad genes or bad luck?. *Acta Geológica hispánica*, 16(1-2): 25-33.
- RAUP, D.M., 1988.-Diversity crises in the geological past. En: E.O. WILSON (ed.): *Biodiversity*, National Academy Press, Washington: 51-57.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J., 1982.-Mass extinction in the marine fossil record. *Science*, 215: 1501-1503.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J., 1984.-Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, USA, 81: 801-805.
- RAUP, D.M. y SEPKOSKI, J.J., 1986.-Extinction of families and genera. *Science*, 231: 833-836.
- RAVEN, P.H. y E.O. WILSON, 1992.-A fifty-year plan for biodiversity surveys. *Science*, 258: 1099-1100.
- REKA-KUDLA, M.L., 1996.-The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. En: REKA-KUDLA, M. WILSON, D.E. y WILSON, E.O.(eds.): *Biodiversity II*, Washington: 83-108.
- RIBERA, I. y A. MELIC, 1996.-Introducción a la metodología y la sistemática cladística. *Bol. SEA*, 15: 27-45.
- ROBBINS, R.K. y OPLER, P.A., 1996.-Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. En: REKA-KUDLA, M., WILSON, D.E. y WILSON, E.O. (eds.): *Biodiversity II*, Washington: 69-82.
- ROMANO, M. et al., 1993.-Arthropoda (Trilobita). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 279-296.
- ROSS, A. J. & D. E. G. BRIGGS, 1993a.-Arthropoda (Euthycarcinoidea and Myriapoda). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 357-361.
- ROSS, A. J. & JARZEMBOWSKI, E. A., 1993b.-Arthropoda (Hexapoda; Insecta). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 363-426.
- ROY, K., JABLONSKI, D. y VALENTINE, J.M., 1996.-Higher taxa in biodiversity studies: patterns from eastern Pacific marine molluscs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 351: 1605-1613.
- SANZ, J.L. y BUSCALIONI, A.D., 1989.-Extinción y registro fósil. En: AGUIRRE, E. (coor.): *Nuevas Tendencias Paleontología*, CSIC, Madrid: 297-316.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & R. WILLMANN, 1989.-Preface. En: *Phylogeny and the classification of Fossil and Recent Organisms. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 28: 5-8.
- SCHOLZ, CH y E.HOLM, 1985.-*Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban, 502 pp.
- SCHOPF, J.W., 1978.-La evolución de las células primitivas. En: *Evolución*. Libros de Investigación y Ciencia. Barcelona: 51-67.
- SELDEN, P.A., 1993.-Arthropoda (Aglaspida, Pygogonida and Chelicerata). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 297-320.
- SEPKOSKI, J.J., 1992.-Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity. En: ELDREDGE, N.: *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia Univ. Press, Nueva York: 77-100.
- SEPKOSKI, J.J., BAMBACH, R.K., RAUP, D.M. y VALENTINE, J.W., 1981.-Phanerozoic marine diversity and the Fossil Record. *Nature*, 293: 435-437.
- SEQUEIROS, L., 1994.-Patrones de extinción de los Ammonites. En: MOLINA, E. (ed.): *Extinción y registro fósil*. Cuadernos interdisciplinarios, n° 5, SIUZ, Zaragoza, 97-120.
- STEENE, R., 1992.-*Arrecifes de coral*. Materia Viva. Plaza & Janés/ Museu de la Ciència, Barcelona, 336 pp.
- SIMPSON, G., 1952.-How many species? *Evolution*, 6: 342.
- STORK, N.E., 1996.-Measuring global biodiversity and its decline. En: REKA-KUDLA, M., WILSON, D.E. y WILSON, E.O. (eds.): *Biodiversity II*, Washington: 41-68.
- THOMAS, C.D., 1990.-Fewer species. *Nature*, 347: 237.
- VALES, M.A., L. MONTES y R. ALAYO, 1992.-Estado del conocimiento de la biodiversidad en Cuba. *Acta Zool. Mexicana*, Vol. esp. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*: 239-249.
- VAN VALEN, L., 1973.-A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1: 1-30.
- WARD, P., 1983.-La extinción de los ammonites. *Investigación y Ciencia*, dicbre.: 92-102.
- WARD, P., 1988.-Maastrichtian Ammonite and Inoceramid ranges from Bay of Biscay Cretaceous-Tertiary boundary sections. *Rev. Españ. Paleont.*, extra: 119-126.
- WARD, P.D. y SIGNOR, P.W., 1983.-Evolutionary tempo in Jurassic and Cretaceous ammonites. *Paleobiology*, 9(2): 183-198.
- WHATLEY, R.C., SIVETER, D.J. y BOOMER, I.D., 1993.-Arthropoda (Crustacea: Ostracoda). En: BENTON, M.J. (ed.): *The Fossil Record 2*. London: 343-356.
- WILLIAMS, C.B., 1964.-*Patterns in the Balance of Nature, and Related problems in quantitative ecology*. Academic Press, London, 324 pp.
- WILLMANN, R., 1989.-Palaontology and the systematization of natural taxa. En: *Phylogeny and the classification of Fossil and Recent Organisms. Abh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 28: 267-291.
- WILLMER, P., 1990.-*Invertebrate Relationships. Patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 400 pp.
- WILSON, E.O., 1992.-*The diversity of life*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. [ Traducción española: 1994.-*La diversidad de la vida*. Crítica ed., Barcelona, 411 pp.].
- WINSTON, J.E., 1992.-Systematics and marine conservation. En: ELDREDGE, N. (ed.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crises*. Columbia Univ. Press, Nueva York: 144-168.
- ZIMMERMAN, E.C., 1994.-*Australian weevils (Coleoptera: Curculionidae)* I. CSIRO, Australia, 741 pp.