

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección IV: Biogeografía, evolución en el espacio

BIOGEOGRAFÍA DE ÁREAS Y BIOGEOGRAFÍA DE ARTRÓPODOS HOLÁRTICOS Y MEDITERRÁNEOS

Fermín Martín-Piera e Isabel Sanmartín

Dpto. de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Entomología)
Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.)
c/ José Gutiérrez Abascal, 2; 28006 - MADRID
fermin@mncn.csic.es

Resumen

Tras un breve repaso histórico de conceptos y métodos en biogeografía histórica, se esboza la contribución del conocimiento filogenético y biogeográfico de los Artrópodos, a la historia biogeográfica de los paleocontinentes holárticos y, en particular, a la biogeografía histórica de la región mediterránea. A través de algunos ejemplos, se analizan escenarios biogeográficos relevantes para explicar la evolución espacial de algunos grupos Artrópodos del área mediterránea.

La mayor parte de las filogenias disponibles indican que, en general, se puede hablar de una región Holártica en la que dominan las relaciones continentales: región Neártica *versus* Paleártica. No obstante, las relaciones paleocontinentales (Asiamérica *versus* Euramérica) y las distribuciones disyuntas, son relativamente más frecuentes entre los grupos de alto rango taxonómico. La acumulación incesante de datos, sugiere que no sólo la región Neártica occidental (como infieren muchos biogeógrafos) sino también el paleocontinente Asiamérica, parecen haber jugado un gran papel histórico como área ancestral (centro de origen y 'punto de partida' de dispersiones) de numerosos grupos de Artrópodos holárticos, especialmente, en niveles taxonómicos de alto rango (familias).

Los análisis filogenéticos de Artrópodos mediterráneos, principalmente Insectos, indican que la cuenca mediterránea es un área con una historia biogeográfica compleja en la que se repiten eventos de dispersión (linajes transmediterráneos) y vicarianza a lo largo de su historia. En ella, se reconocen numerosas áreas de endemismo (Península Ibérica, Magreb occidental y oriental, Córcega, Cerdeña, Alpes, Italia, Balcanes y Anatolia), pero los resultados indican claramente que un mismo área puede ser el escenario de múltiples historias biogeográficas. Así, mientras la Península Ibérica, resulta ser el área ancestral para algunos grupos, muestra una condición biogeográfica derivada en otros. Otras áreas insulares, como Sicilia, también manifiestan la misma incongruencia biogeográfica.

Los autores reconocen que la biogeografía histórica aun no ha alcanzado suficiente madurez científica, pero consideran que es tan sólo una cuestión de tiempo y rechazan firmemente que los resultados de estas investigaciones, sean narraciones irrefutables arraigadas en un mero diletantismo científico.

Palabras clave: Filogenia, Biogeografía Histórica, Dispersión, Vicarianza, Región Holártica, Artrópodos.

Taxon and Area Biogeography of the Holarctic and Mediterranean Arthropods

Abstract

After a brief historical overview on concepts and methods of historical biogeography, the contribution of phylogenetic and biogeographic studies on Arthropods to the knowledge of historical biogeography of the holarctic paleocontinents and, in particular, of the Mediterranean region is reviewed. Different biogeographic scenarios which have been proposed to explain the actual distribution and spatial evolution of Mediterranean taxa are discussed, using examples for some groups of arthropods endemic to this area.

Most available phylogenies support the Holarctic as a real biogeographic region, where continental faunistic relationships can be recognized (Nearctic *versus* Palaearctic) as the most dominant within groups. Nevertheless, paleocontinental biogeographic relationships (Asiamerica *versus* Euramerica) and disjunct distributional patterns, are relatively more frequent among higher taxonomic rank. It seems clear also from these studies that not only the western Nearctic but also the Eastern Palaearctic (i.e. the entire Asiamerican paleocontinent), have played a bigger role as ancestral area (center of origins or 'starting points' for dispersions) for many groups of Arthropods, as far as family-clades are concerned.

Phylogenetic studies of mediterranean Arthropods, mostly Insects, indicate that historical biogeography of the Circum-Mediterranean basin has been complicated by successive events of dispersal and vicariance. Biogeographic analyses recognized many different areas of endemism (Iberian Peninsula, Western and Eastern Magreb, Corsica, Sardinia, Sicily, Alps, Italy, Balkans, and Anatolia), but also indicate that the same area, can be the scenario of multiple biogeographic histories. Thus, while Iberian Peninsula appears to be the ancestral areas for some groups of Arthropods, whereas showing a biogeographic 'derived' condition for others. Other insular areas, such as Sicily, also shows this incongruence, in their cladogram biogeographic "position" for alternative biogeographic inferences.

We recognize that historical biogeography has not still reached a sufficient degree of scientific maturity, but consider that it will be do in the near future. We firmly reject that the results of modern biogeographic approaches, are merely untestable narrative hypothesis, based on a scientific diletantism.

Key words: Phylogeny, Historical Biogeography, Dispersal, Vicariance, Holarctic Region, Arthropods.

ÍNDICE

1. Introducción
2. Conceptos y Métodos en Biogeografía Histórica
 - 2.1. Biogeografía dispersalista
 - 2.2. Biogeografía filogenética
 - 2.3. Panbiogeografía
 - 2.4. Biogeografía vicariante cladista
 - 2.4.1. Métodos orientados a la búsqueda del Patrón Biogeográfico.
 - 2.4.2. Métodos basados en el análisis de Procesos Biogeográficos
 - 2.4.2.1. Métodos cuantitativos basados en optimización de caracteres
 - 2.4.2.2. Análisis de Dispersión-Vicarianza: 'DIVA'
 - 2.5. Reconciliando metodologías: Hacia una nueva Síntesis
3. Los Paleocontinentes Holárticos, Europa y la Cuenca Mediterránea
4. Biogeografía de Áreas y Biogeografía de Artrópodos
 - 4.1. Biogeografía Histórica de la Región Holártica
 - 4.2. Inferencia Filogenética y Biogeografía de Artrópodos en el área Mediterránea. Las Reconstrucciones biogeográficas a debate: Análisis de Ejemplos.
5. Hacia un nuevo paradigma de la evolución espacial

1. INTRODUCCIÓN

Durante muchas décadas la literatura biogeográfica ha sido esencialmente descriptiva y narrativa. La mayor parte de la información se encontraba dispersa en los trabajos taxonómicos que reseñaban la distribución geográfica como un atributo no estructural de los organismos y su adscripción a una determinada categoría corológica, así como en los inventarios faunísticos locales, regionales o de mayor ámbito geográfico. Desde Darwin y Wallace hasta nuestros días, este cúmulo de información ha sido compendiado y analizado por eminentes zoólogos y botánicos que describieron las grandes regiones biogeográficas del planeta, infiriendo las áreas ancestrales que habrían actuado como hipotéticos centros de origen y dispersión, así como las posibles vías a través de las cuales, los seres vivos han perfilado las sombras chinescas de su actual distribución geográfica (ver Sección 2). Con ser importante y de indudable interés, hoy ya nadie considera que la descripción de la distribución geográfica de la(s) especie(s), es un estudio biogeográfico *per se*, pero todavía no hace mucho tiempo y, aún hoy, numerosos trabajos (artículos e incluso tesis doctorales), incluían la simple comparación porcentual de categorías corológicas, en un supuesto capítulo de Biogeografía vacío de contenido analítico. Como ha señalado Vargas (1993), ello equivale a confundir el todo (Biogeografía) con las partes (Corología, Faunística); ver también Rapoport (1975) y la discusión de Melic (1994, 1995) y Martín-Piera (1993, 1995).

La Biogeografía es una disciplina científica con un cuerpo de doctrina, métodos y conceptos que le son propios. No obstante, todavía se percibe como una disciplina 'ameboide' que introduce sus 'pseudópodos' teóricos y metodológicos, en numerosas disciplinas afines con las que hace frontera y con las que se relaciona íntimamente, particularmente con la Areografía, Sistemática, Filogenia, Biología Evolutiva, Ecología y Paleontología. Este carácter 'ameboide' de la Biogeografía, hace de ella una disciplina de fronteras difusas, mal definidas, a la búsqueda de su propio paradigma. Esta búsqueda es particularmente perentoria en biogeografía histórica.

Las líneas que siguen a continuación se enmarcan decididamente dentro de la, para algunos, 'blanda' epistemología científica que sustenta la biogeografía histórica y, en particular, en la estrecha interrelación biunívoca entre biogeografía de áreas y biogeografía de organismos; en este caso Artrópodos. Tras un breve repaso histórico sobre conceptos y métodos en biogeografía histórica, se esboza la contribución del conocimiento filogenético y biogeográfico de los Artrópodos, a la historia biogeográfica de los paleocontinentes holárticos y muy particularmente, a la de una de las áreas

paleárticas geológica y paleogeográficamente mejor estudiada, la más familiar para los entomólogos ibéricos: la región mediterránea. A través de algunos ejemplos, se analizan los escenarios biogeográficos actualmente propuestos para explicar la evolución espacial de algunos grupos de Artrópodos en el área mediterránea, de acuerdo con los actuales conocimientos paleogeográficos.

2. CONCEPTOS Y MÉTODOS EN BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

El botánico italiano Leon Croizat (1964), indicó con una feliz metáfora que la diversidad de la vida es un fenómeno histórico en tres dimensiones: forma (incluyendo estructura, atributos moleculares, funcionales, etológicos, ecológicos, etc.), espacio y tiempo. En su acepción más general e integradora, Morrone & Crisci (1995) han definido la Biogeografía como una disciplina de la biología comparada que estudia la historia de los organismos en el espacio. Precisando un poco más, podemos definir la Biogeografía como una disciplina científica consagrada al estudio de los patrones de distribución espacial de los organismos y las causas o procesos históricos y ecológicos que los determinan. En esta definición se subrayan las dos aproximaciones esenciales al estudio de distribución de organismos: la que indaga las causas próximas que operan en el presente (escala ecológica) y la que estudia las causas pretéritas de gran magnitud espacio-temporal (escala histórica).

Fue de Candolle (1820) el primero en distinguir entre biogeografía ecológica e histórica, al referirse a las causas físicas que operan en el tiempo presente y las causas que actuaron en un tiempo pasado, pero que hoy ya no se perciben. Así pues, la escala espacio-temporal de análisis, es la que distingue las dos disciplinas 'hermanas' que surgen del tronco común de la Biogeografía. Conviene señalar inmediatamente que se trata de un gradiente continuo de espacio y tiempo en el devenir histórico de la Vida, de tal manera que la biogeografía ecológica del presente, será la biogeografía histórica del futuro, con otras palabras, la acumulación de procesos actuales es el origen de los futuros patrones biogeográficos. Desde esta perspectiva, parece claro que la 'frontera' entre la biogeografía histórica y ecológica es circunstancial y, a menudo, interesada (Morrone y Crisci, 1995); ambas podrían unificarse en un sólo programa científico (Morrone, 1993)

La biogeografía histórica ha experimentado un extraordinario avance conceptual y metodológico en las dos últimas décadas (véase Morrone y Crisci, 1995), no obstante, una cierta confusión metodológica ha impedido su aplicación de forma generalizada (Morrone y Carpenter, 1994). Su objetivo

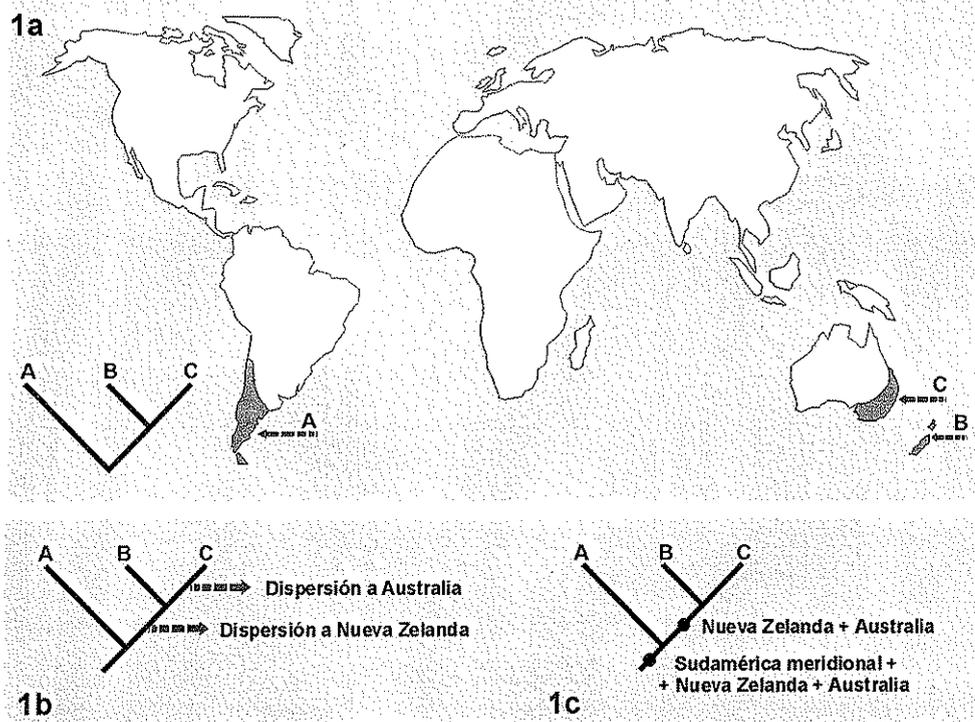


Fig. 1.- Explicaciones históricas en biogeografía. a: distribución geográfica y cladograma de tres especies (A, B y C); b: explicación dispersalista; c: explicación vicariante. Adaptado de Morrone y Crisci (1995).

es reconstruir las secuencias de origen, dispersión y extinción de los organismos y explicar cómo determinados procesos geológicos tales como la deriva continental o las glaciaciones pleistocénicas, han determinado históricamente las distribuciones actuales (Myers y Gyller, 1988).

Los cinco métodos básicos en biogeografía histórica son: Dispersalismo, Biogeografía Filogenética, Panbiogeografía, Biogeografía Vicariante Cladista y Análisis parsimonioso de Endemicidad. Los dos últimos son métodos de biogeografía vicariante, cuyos postulados se confrontan con las ideas dispersalistas de los primeros biogeógrafos (Darwin, 1859; Wallace, 1876; Cain, 1944; Jeannel, 1940; Darlington, 1957; Raven y Axelrod, 1974 y Simpson, 1965, entre otros). La biogeografía filogenética y la panbiogeografía, se sitúan a medio camino entre ambas escuelas utilizando métodos y conceptos de una y otra. A continuación nos ocuparemos de los cuatro primeros, omitiendo el cuarto. El lector interesado, puede consultar Morrone y Crisci (1995) y la bibliografía allí citada.

Los párrafos anteriores ya indican implícitamente, que en la reconstrucción de la historia biogeográfica de un grupo de organismos, es necesario tener en cuenta dos procesos biogeográficos esenciales: *dispersión* y *vicarianza*. Ambos constituyen las dos explicaciones alternativas de las distribuciones disyuntas. Cuando dos taxones filogenéticamente relacionados muestran una distribución disyunta (especialmente discontinua), cabe pensar que el ancestro común originalmente colonizaba una de las áreas y posteriormente se dispersó a la otra (Fig. 1b), o bien, que el ancestro ocupaba un área mayor que se fragmentó y los descendientes han sobrevivido en cada uno de los fragmentos (Fig. 1c). Estas dos explicaciones históricas se denominan respectivamente *dispersión* y *vicarianza* (Nelson y Platnick, 1980, 1981). Es importante señalar que en la explicación vicariante, la aparición de una barrera biogeográfica es la causa de la disyunción y subsecuente especiación, por tanto, la barrera no puede ser más antigua que la disyunción geográfica. En la explicación dispersalista, en cambio, la barrera puede ser más antigua que la disyunción.

Las extinciones juegan asimismo un importantísimo papel en las reconstrucciones biogeográficas. No obstante, son más difíciles de documentar en organismos con un registro fósil más bien escaso, como sucede en muchos grupos de Artrópodos.

A continuación, se exponen muy brevemente los presupuestos básicos de todas estas aproximaciones metodológicas. Remitimos nuevamente al lector interesado en profundizar en el tema, a la síntesis de Morrone y Crisci (1995) y la extensa bibliografía citada por estos autores.

2.1. Biogeografía dispersalista

Los principios básicos de la biogeografía dispersalista, se resumen en los siguientes postulados: i) Los taxones superiores se originan en *centros de origen* en los que tienen lugar sucesivos eventos de especiación; ii) es posible establecer criterios particulares para determinar tales centros de origen; iii) es más probable que los fósiles más antiguos se localicen cerca del centro de origen y iv) los taxones derivados 'empujan' a los primitivos hacia la periferia del rango geográfico del grupo, lejos del centro de origen, colonizado por las especies más apomórficas. Resulta un poco contradictorio compaginar el punto iii) y iv). Si las especies más primitivas están en la periferia del área, cabría esperar que las especies fósiles, supuestamente primitivas, aparecieran en los bordes y no en el centro de origen. En todo caso, la crítica fundamental del paradigma dispersalista es de carácter epistemológico: Las explicaciones dispersalistas son narraciones basadas en hipótesis irrefutables que no proporcionan una teoría capaz de explicar patrones generales de distribución, sino las historias individuales de cada taxon (Croizat, 1958; Craw y Weston, 1984; Humphries y Parenti, 1986; Nelson y Platnick, 1981; Morrone y Crisci, 1995).

2.2. Biogeografía filogenética

La biogeografía filogenética consiste en el estudio de la historia de grupos monofiléticos en el espacio y en el tiempo,

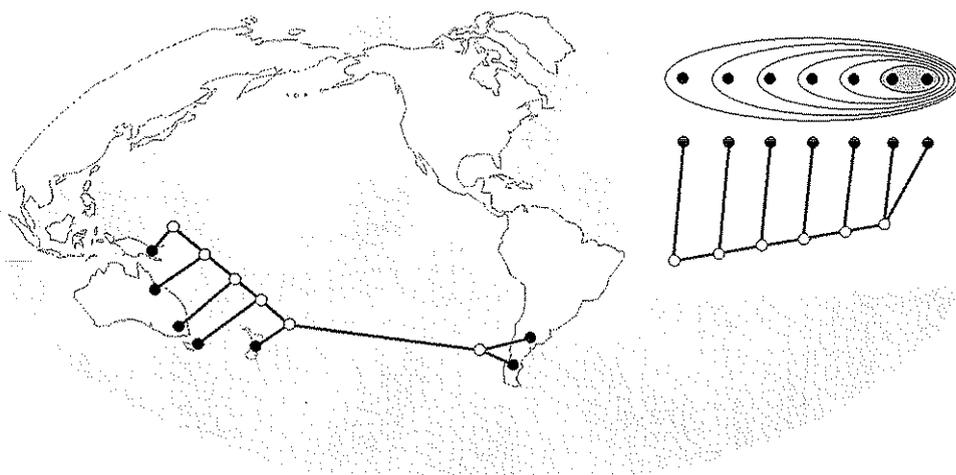


Fig. 2.- Esquema de un grupo animal que responde a la Regla de Progresión. Presencia de un grupo parcial subordinado de un grupo monofilético distribuido en Australia y Nueva Zelanda, utilizado como argumento para suponer la existencia anterior de vías de comunicación entre estas zonas. Adaptado de Hennig (1968).

tomando en consideración cladogénesis, anagénesis, especiación alopátrica como evidencia de vicarianza, especiación simpátrica como evidencia de dispersión y eventos paleogeográficos. Sus principales líderes fueron Hennig (1968) y Brundin (1981).

La biogeografía filogenética se fundamenta en dos principios y aplica dos reglas básicas: la *regla de progresión* y la *regla de desviación*. Los dos principios son: i) las especies filogenéticamente relacionadas tienden a reemplazarse en el espacio; los taxones de alto rango también pueden ser vicariantes pero, normalmente, muestran un cierto grado de simpátria; ii) si dos grupos monofiléticos muestran el mismo patrón espacial, probablemente comparten historia biogeográfica.

La regla de progresión de Hennig (1968) indica que los miembros más primitivos de un taxon se encuentran más próximos al centro del origen que los más derivados. Mediante especiación alopátrica y dispersión, Hennig concebía que los taxones más derivados se situaban como 'aislados periféricos' en el rango geográfico del linaje y, de esta forma, la secuencia evolutiva de transformación de caracteres, es un fenómeno paralelo a la progresión en el espacio (Fig. 2).

La regla de desviación es un complemento de la de progresión: en cualquier evento de especiación, se produce una división desigual de la población original, donde la especie que se origina cerca del margen geográfico es apomórfica en relación a su especie hermana más conservadora (Brundin, 1981).

Como quedó dicho al comienzo de este capítulo, la biogeografía filogenética es una metodología a caballo entre el dispersalismo y la biogeografía vicariante. Como los dispersalistas, acepta la existencia de centros de origen y dispersión, pero a diferencia de ellos, utiliza explícitamente hipótesis filogenéticas en lugar de la enumeración descriptiva de escenarios biogeográficos (Morrone y Crisci, 1995).

2.3. Panbiogeografía

En contraste a los dos métodos anteriores, Leon Croizat (1958) postuló que la Tierra y la Vida evolucionan juntas, significando con ello que las barreras biogeográficas evolucionan junto con las biotas. De esta idea surge el concepto de Panbiogeografía. Los tres principios básicos de la panbiogeografía son: i) Las trazas o *pistas individuales* ('individual tracks') representan las coordenadas espaciales de una especie o grupo de especies relacionadas. Operativamente consiste en un gráfico de líneas sobre el mapa de distribución de especies, conectadas según su proximidad geográfica (Craw, 1988). En

teoría de grafos, una traza es equivalente al árbol mínimo ('minimal spanning tree') que conecta todas las localidades a través de la distancia más corta posible (Page, 1987) (Fig. 3). ii) La traza o *pista generalizada* ('generalized track') surge de la coincidencia de numerosas trazas individuales que dibujan taxones o grupos no relacionados (Craw, 1979, 1988; Page, 1987) y que proporcionan un criterio espacial de homología biogeográfica (Grehan, 1988). iii) Se define el nodo como el área de intersección entre dos o más trazas generalizadas.

La panbiogeografía ha estado sujeta a numerosas críticas derivadas del uso acrítico de la información sistemática (Page y Lydeard, 1994; Patterson, 1981) y de la sobrevaloración de la concentración numérica, genética o morfológica de un taxón en un área determinada. Se ha considerado esta 'main massing', como otra versión de los centros de origen (Humphries y Seberg, 1989; Platnick y Nelson, 1988). Desde una perspectiva estrictamente cladista (ver a continuación), se rechaza la proximidad geográfica como criterio para dibujar trazas o pistas generalizadas de significado biogeográfico histórico.

La formulación original de la Panbiogeografía por Leon Croizat (1958), impulsó nuevas ideas que estimularon el surgimiento de la biogeografía vicariante. Su técnica de construcción de pistas o trazas generalizadas, ha mostrado interesantes congruencias entre los 'nodos' reconocidos y los patrones biogeográficos de algunos grupos insulares. Sin embargo, las recientes modificaciones de su teoría, especialmente la que se refiere a la aplicación del concepto de *cuenca oceánica* ('ocean baselines'; Craw y Page, 1988), ha sido severamente criticada. En efecto, no hay evidencias que apoyen la idea de que las cuencas oceánicas han sido la 'ruta' de las grandes dispersiones de los organismos, como 'pasajeros' de fragmentos continentales en movimiento (Cox, 1998). Por otro lado, la identificación de un limitado número de estas cuencas oceánicas, no revela nuevos procesos ni nuevos escenarios biogeográficos capaces de sustanciar regularidades (patrones), de otra forma inexplicables. Cox (1998) no encuentra, en fin, ninguna ventaja frente a la utilización de las tradicionales regiones biogeográficas de Wallace; mas bien al contrario.

2.4. Biogeografía vicariante cladista

La biogeografía cladista asume como principio básico que la correspondencia entre las relaciones taxonómicas y las relaciones de áreas geográficas en las que viven los organismos, son biogeográficamente informativas. Sus principales defensores y practicantes (Nelson, 1969, 1974, 1983; Nelson y Platnick, 1980, 1981; Platnick y Nelson, 1988; Rosen, 1976,

1978; Humphries, 1992; Humphries y Parenti, 1986; entre muchos otros) proponen la comparación de los cladogramas de áreas derivados de diferentes organismos (animales y plantas) presentes en una región, para dilucidar el *patrón biogeográfico general*. Como veremos a continuación, es la corriente más clásica de biogeografía cladista, pero no la única. La principal aportación de la escuela vicariante cladista a la biogeografía histórica, ha sido la introducción de métodos cuantitativos para la reconstrucción de escenarios biogeográficos. La biogeografía cladista puede ser empleada no sólo en la reconstrucción de la historia biogeográfica de organismos (*biogeografía de grupos*), sino también, en la proposición de hipótesis generales sobre la historia evolutiva de las áreas geográficas (*biogeografía de áreas*).

Un análisis biogeográfico cladista comprende dos pasos consecutivos: la construcción de cladogramas de áreas de los diferentes taxones y, a partir de ellos, la obtención del *cladograma general de áreas*. El método más simple para construir un cladograma general de áreas, consiste en sustituir los nombres de los taxones por las áreas que ocupan. Si cada taxón es endémico de una sola área y cada área aloja un sólo taxon, el procedimiento es completamente trivial. Ahora bien: i) no hay ninguna teoría biogeográfica general que prediga la existencia de áreas de endemismo, por lo que éstas no deberían ser aceptadas *a priori* sin una investigación que nos permita evaluar la precisión y alcance de nuestro conocimiento faunístico (Hovenkamp, 1997); algunos autores han propuesto diferentes métodos para identificar áreas de endemidad (e.g.: Morrone, 1994) y ii) generalmente, los cladogramas de áreas se complican por la existencia de taxones presentes en más de un área de distribución, áreas vacías ('missing areas'), es decir, áreas ausentes en el cladograma y distribuciones redundantes, esto es, áreas con más de un taxon. La resolución de estos cladogramas en biogeografía cladista, se consigue aplicando tres supuestos, conocidos como *Asunción 0* (Zandee y Ross, 1987), *Asunción 1* y *2* (Nelson y Platnick, 1981).

Asunción 0: Los taxones de amplia distribución se consideran sinapomorfias de las áreas que colonizan, por consiguiente, las áreas son 'monofiléticas' (áreas hermanas) (Fig. 4).

Asunción 1: Bajo este supuesto, las áreas pueden considerarse como monofiléticas o parafiléticas, de acuerdo con los taxones de amplia distribución que las colonizan (Fig. 4).

Asunción 2: La aparición de taxones de amplia distribución en más de un área es tratada de forma separada, de tal manera que las relaciones entre las áreas puede considerarse mono, para, o polifiléticas (Fig. 4).

Bajo la asunción 1 y 2, las áreas vacías carecen de información biogeográfica. Sin embargo, aplicando la asunción 0, se consideran primitivamente ausentes. En cuanto

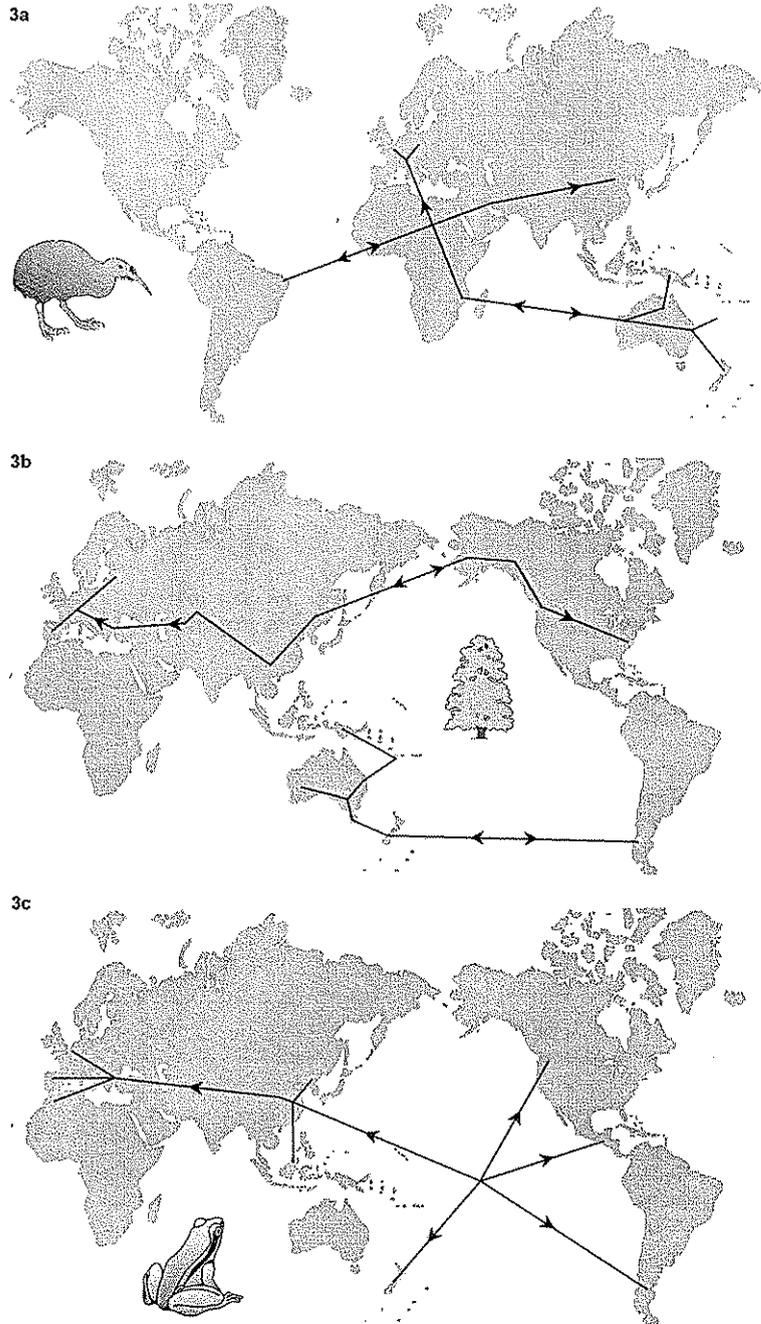


Fig. 3.- Panbiogeografía: ejemplo de trazas o pistas generalizadas. a: Aves Ratites; b: Fagaceas del género *Notophagus* (hemisferio austral) y *Fagus* (hemisferio boreal); c: Ranas del género *Leiopelma* y taxones relacionados. Adaptado de Morrone y Crisci (1995).

a las distribuciones redundantes, las asunciones 0 y 1 consideran que si dos taxones están presentes en el mismo área, ambas presencias son válidas, en tanto que bajo la asunción 2, las redundancias se tratan separadamente, es decir, en diferentes cladogramas de áreas. Se pueden combinar las tres asunciones para tratar diferentes problemas, aunque los autores generalmente prefieren la flexibilidad de la asunción 2 (Humphries y Parenti, 1986; Morrone y Carpenter, 1994; Nelson y Platnick, 1981, Page, 1990).

La evolución de la escuela biogeográfica cladista ha seguido dos corrientes importantes, una que ha desarrollado métodos cuantitativos orientados a descubrir el *patrón biogeográfico* y otra, que ha desarrollado métodos basados en el análisis de *procesos biogeográficos*. Los primeros orientan

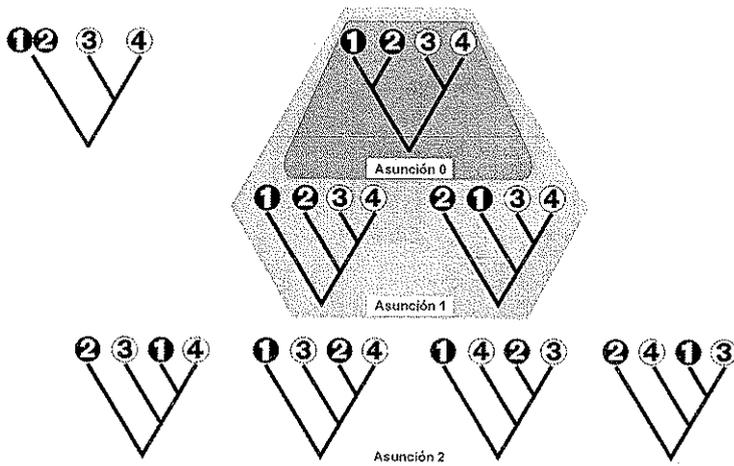


Fig. 4.- Diagrama explicativo de las tres 'Asunciones' aplicadas a la resolución de cladogramas con taxones de amplia distribución. Adaptado de Morrone y Crisci (1995).

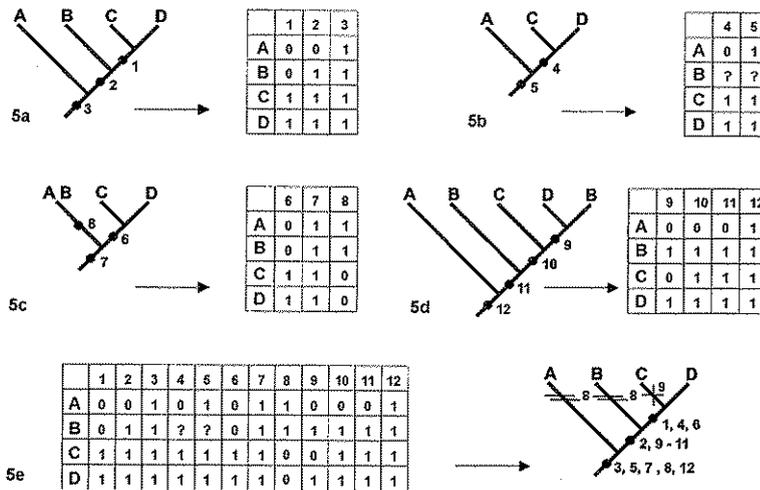


Fig. 5.- Análisis de Parsimonia de Brooks en cuatro supuestos: (a) cladograma de áreas con datos completos; (b) cladograma de áreas con un área vacía; (c) cladograma de áreas con un taxon de amplia distribución, presente en dos áreas; (d) cladograma de áreas con una distribución redundante y (e) matriz de datos y cladograma general de áreas resultante, obtenido mediante aplicación de la parsimonia de Wagner. Adaptado de Morrone y Crisci (1995).

sus esfuerzos a descubrir los sucesivos eventos de vicarianza, independientemente de las causas que los produjeron, en tanto que los segundos, en lugar de limitarse a los fenómenos de vicarianza y especiación alopátrica, consideran explícitamente la especiación simpátrica y otros procesos biogeográficos tales como la dispersión y la extinción.

2.4.1. Métodos orientados a la búsqueda del Patrón Biogeográfico

Los primeros métodos desarrollados para la obtención de cladograma general de áreas fueron la *Parsimonia de Brooks*, el *Análisis de Componentes*, los *Árboles de Reconciliación* y un cuarto método de aplicación menos generalizada: *TAS* (*Three-Area Statements*). Aquí hablaremos solamente de los tres primeros.

La Parsimonia de Brooks fue propuesta por Wiley (1988 a y b) de acuerdo con las ideas desarrolladas originalmente por Brooks (1990) para la ecología histórica. El cladograma de áreas se obtiene aplicando un análisis de parsimonia de Wagner (la secuencia de transformación de caracteres es siempre aditiva y admite la reversibilidad de la transformación; Wagner, 1963; Kluge y Farris, 1969; Farris,

1970) a una matriz binaria de *áreas x taxones*, en la que los elementos 'clasificables' son las áreas y los elementos 'clasificadores' son los taxones que en ellas habitan. Se establece así la analogía con las matrices de análisis filogenético de *taxones x caracteres*, en las que los elementos clasificables son los taxones y los elementos clasificadores son los estados de carácter. La matriz binaria de *áreas x taxones*, contiene los taxones terminales y los ancestros hipotéticos codificados como 'presentes', en un área ancestral equivalente a la suma de todas las áreas de sus taxones descendientes. La parsimonia de Brooks se basa en la asunción 0 y trata las áreas vacías como carentes de información en lugar de primitivamente ausentes (Fig. 5).

Algunas de las críticas que se han vertido sobre este método, son principalmente de carácter teórico. Todavía no ha sido convincentemente justificada la aplicación de la parsimonia en biogeografía (Kluge, 1993); ni en filogenia, cabría añadir. Además, las áreas no evolucionan como los taxones ya que la historia de las áreas raramente es divergente. Antes al contrario, tenemos buenas razones para pensar en escenarios no jerárquicos sino reticulados (Hovenkamp, 1997; Ronquist, 1996, 1997a y b); véanse por ejemplo, los escenarios biogeográficos propuestos Nordlander et al. (1996) y Sanmartín (1998; consúltense un resumen en Sanmartín y Martín-Piera, 1999). Por último, es bastante dudoso que los taxones puedan ser utilizados en análisis biogeográficos como los caracteres en los análisis filogenéticos, ya que la homología no tiene el mismo significado en unos y otros. En un análisis biogeográfico, la similitud puede ser no-homóloga debido a la transmisión horizontal (dispersión), no a herencia compartida (Sober, 1988), es decir, en biogeografía, los taxones compartidos no

son necesariamente prueba del origen común de las áreas.

El Análisis de Componentes extrae cladogramas de áreas completamente resueltos a partir de los cladogramas de taxones, aplicando las tres posibles asunciones 0, 1 y 2. El cladograma general de áreas resulta de la 'intersección' de todos los cladogramas de áreas analizados (Fig. 6). Si no es posible encontrar un cladograma general de áreas, se recurre a la construcción de un cladograma de consenso (Nelson, 1984; Platnick, 1988; Nelson y Platnick, 1981; Platnick y Nelson, 1984; Page, 1988, 1989, 1990). Algunos autores han criticado el uso de técnicas de consenso para la obtención del cladograma general de áreas (Wiley, 1988b; Zandee y Ross, 1987), ya que la combinación de análisis de componentes y técnicas filogenéticas de consenso, es engañosa porque confunde la *construcción* con la *comparación* de cladogramas de áreas (Page, 1989).

La formulación conceptual de los Árboles de Reconciliación surge independientemente en sistemática molecular, parasitología y biogeografía como un procedimiento para describir asociaciones históricas entre genes y organismos (Goodman et al., 1979), parásitos y hospedadores (Mitter y Brooks, 1983), áreas y organismos (Page, 1990, 1994). Este autor ha propuesto un procedimiento que combina diferentes

cladogramas de áreas en un sólo cladograma general, maximizando la cantidad de codivergencia (historia compartida) entre diferentes cladogramas de áreas, al tiempo que minimiza 'pérdidas' (extinciones) y 'duplicaciones' (especiación simpátrica sin vicarianza) (Fig. 7) (Page, 1994).

La idea de que la historia biogeográfica puede ser representada en un único patrón ramificado de relaciones entre áreas de endemismo, el cladograma general de áreas, es claramente reduccionista. Los métodos orientados a la búsqueda del *patrón biogeográfico*, asumen como único modelo el escenario vicariante clásico en el que un ancestro de amplia distribución especia alopátricamente, como consecuencia de sucesivas vicarianzas que subdividen su rango de distribución. Este escenario implica que el ancestro del grupo, presenta siempre una distribución mayor que la de sus descendientes y que toda la dispersión se produjo antes de la primera vicarianza. Para escapar de esta paradoja, es necesario asumir que se han producido sucesivas dispersiones durante la evolución histórica del grupo (Brundin, 1981; Bremer, 1992; Ronquist, 1997a). Así pues, la dispersión y la extinción, sólo se utilizan para explicar la incongruencia o falta de ajuste de los datos al escenario biogeográfico vicariante pero, como cada incongruencia puede ser

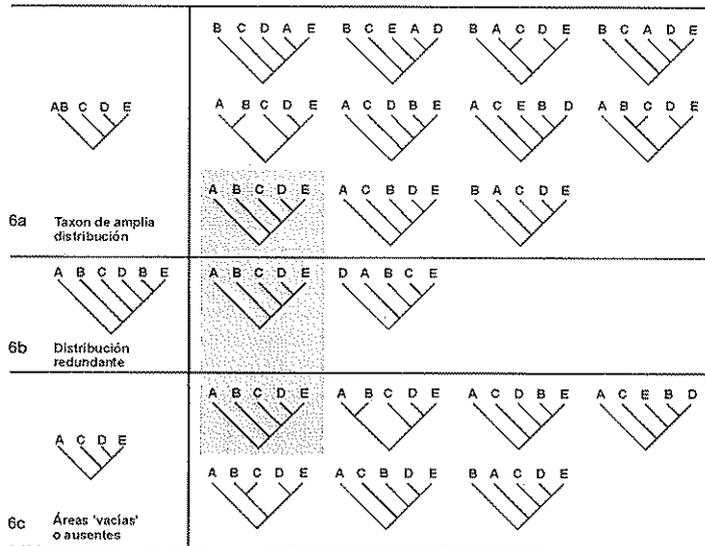


Fig. 6.- Aplicación del Análisis de Componentes bajo la Asunción 2 (la relación entre áreas puede 'flotar' como mono, para o polifilética; ver explicación en el texto). (a) cladograma de áreas con un taxon de amplia distribución; (b) cladograma de áreas con una distribución redundante; c) cladograma con un área 'vacía' (ausente). El cladograma general de áreas (sombreado), se obtiene de la 'intersección' de los tres grupos de cladogramas. Adaptado de Morrone y Crisci (1995).

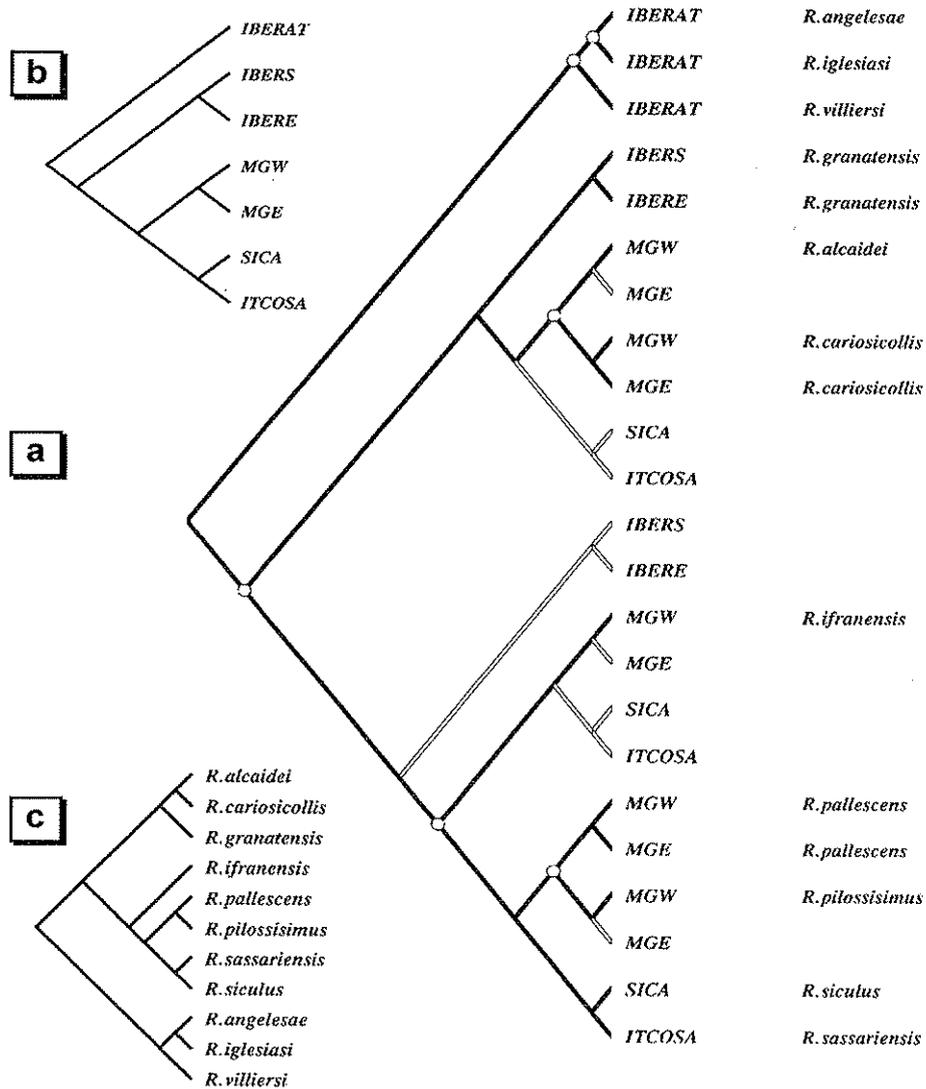


Fig. 7.- Árbol de reconciliación (a) entre el cladograma general de áreas generado por búsqueda heurística (b) y el cladograma de relaciones filogenéticas en las especies de *Rhizotrogus* del grupo *marginipes* (c). Estadísticos del árbol: 6 duplicaciones (nodos representados por círculos blancos); 23 terminales (OTUs); 12 terminales añadidos; 6 terminales perdidos (ramas en blanco). Ausencia tratada como biogeográficamente no informativa (Asunción 1 y 2).
 IBERAT: Iberia atlántica
 IBERE: Iberia oriental
 IBERS: Iberia meridional
 ITCOSA: Italia-Córcega-Cerdeña
 MGE: Magreb oriental
 MGW: Magreb occidental
 SICA: Sicilia-Calabria
 Datos de Coca-Abia (1995) y Coca-Abia y Martín-Piera (1998). Árboles generados con COMPONENT 2.0 (Page, 1993).

explicada de varias formas distintas, el resultado no es una reconstrucción específica sino que las reconstrucciones se obtienen interpretando los resultados *a posteriori* (Wiley, 1988 a), o bien, con una manipulación *a priori* de los datos (Page, 1994). Por tanto, estos métodos tienden a dar resultados contradictorios (véase por ejemplo, de Jong, 1998) que, a menudo, implican mecanismos muy improbables, tales como la evolución de una especie 'hacia sus ancestros', o la 'dispersión irreversible' fuera del área ancestral (Ronquist, 1995a; Ronquist, 1996).

Por otro lado, la biogeografía cladista asume que las relaciones entre áreas son siempre jerárquicas, como resultado de la sucesiva aparición de barreras dispersivas que dividen una región continua en fragmentos separados. El problema se encuentra en el origen de los métodos cuantitativos empleados en biogeografía cladista que, como hemos visto, fueron desarrollados originalmente para estudios de coevolución. Existe, sin embargo, una importante diferencia entre biogeografía y coevolución. Mientras que los taxones presentan una única historia genealógica, las áreas pueden presentar múltiples historias. Las barreras aparecen y desaparecen a través de la historia geológica y pueden tener efectos evolutivos diferentes según los organismos. No todas las especies responden de igual manera a un evento vicariante y eventos vicariantes de diferentes edades, pueden aislar las mismas áreas (Cracraft, 1989). Como resultado, la biota de un área puede estar formada por varios componentes con historias biogeográficas distintas (Ronquist, 1997a). Con otras palabras, las áreas no están sujetas a una cladogénesis jerárquica (Ronquist, 1997b; Hovenkamp, 1997). La configuración de las áreas cambia en el tiempo a medida que los paleocontinentes se mueven, se fragmentan y se vuelven a unir. Procesos geológicos como la unión de dos áreas previamente separadas, o el retroceso de los mares continentales, han permitido la dispersión de organismos terrestres y como resultado, han dado lugar a *relaciones reticuladas entre áreas* (Ronquist, 1996). El cladograma general de áreas, no permite reflejar estos procesos ni tampoco otros sin equivalente en la filogenia tales como la vicarianza múltiple (el área ancestral se divide en múltiples fragmentos), o incluso, la desaparición de un área que no implica necesariamente la extinción de los taxones que la habitan (Cracraft, 1989).

Aunque la mayor parte de los escenarios biogeográficos publicados son jerárquicos (Lanteri, 1990; Yata, 1990; Griswold, 1991; Moller-Andersen, 1991; Page y Lydeard, 1994), algunos estudios prueban que los escenarios reticulados se ajustan mejor a los datos paleogeográficos disponibles (Brundin, 1981; Oosterbroek y Arntzen, 1992; Palmer y Cambefort, 1997). Sin embargo, estos estudios tienen un enfoque narrativo y no utilizan métodos cuantitativos en el desarrollo de las hipótesis biogeográficas.

A diferencia de los escenarios jerárquicos que sólo requieren subdivisiones sucesivas de la primitiva área ancestral por vicarianza, la reconstrucción de escenarios reticulados requiere considerar además los fenómenos de dispersión y de extinción.

2.4.2. Métodos basados en el análisis de Procesos Biogeográficos

La importancia de los *procesos* en la reconstrucción de un escenario biogeográfico, ya había sido puesta de manifiesto en los comienzos de la biogeografía vicariante por Brundin (1981). Su método de biogeografía filogenética, consideraba la dispersión, asumía que el patrón de distribución y los procesos responsables debían ser estudiados en conjunto, y sostenía que las hipótesis biogeográficas debían ser contrastadas con hipótesis geológicas que permitieran datar los eventos

vicariantes. Sin embargo, como hemos visto, su método descansaba en las reglas de progresión y desviación, hoy de escasa aceptación.

Los métodos cuantitativos basados en *procesos* biogeográficos, son más realistas. En lugar de limitarse exclusivamente a la vicarianza mediante especiación alopatrica, consideran de forma explícita todos los demás procesos biogeográficos (dispersión, extinción) y la especiación simpátrica. Ahora bien, la probabilidad de que tales procesos hayan acontecido, se mide en términos de *coste*, de tal forma, que la reconstrucción biogeográfica óptima, es aquella que minimiza el coste total implicado en la historia biogeográfica del grupo (Ronquist y Nylin, 1990; Page, 1995; Ronquist, 1995a). Sin embargo, estos métodos, desarrollados en un principio para problemas de coevolución, generan problemas de difícil solución en biogeografía: no admiten taxones de amplia distribución y, como en el método de máxima vicarianza (Page, 1995), pueden dar resultados espúreos o imposibles (saltos hacia atrás en el tiempo). Por otro lado, la minimización de 'costes' no deja de ser una parsimonia biogeográfica y no está claro que la evolución espacial más parsimoniosa, tenga que ser necesariamente la más probable.

2.4.2.1. Métodos cuantitativos basados en optimización de caracteres

Para solucionar el problema de las limitaciones impuestas por un escenario jerárquico en biogeografía cladista, surgieron distintos métodos basados en la optimización de caracteres en filogenia (Bremer, 1992; Maddison et al., 1992; Ronquist, 1994). Estos métodos permiten reconstruir las distribuciones ancestrales, sin restringir las relaciones entre áreas a un patrón jerárquico.

Sin embargo, presentan el problema del tratamiento de los ancestros de amplia distribución (Ronquist, 1995b): la parsimonia de Fitch (si dos taxones terminales hermanos tienen distribuciones coincidentes, la distribución del ancestro común corresponde a la intersección de ambas distribuciones; si no son coincidentes, la distribución del ancestro corresponde a la unión de ambas distribuciones; Fitch, 1971), no admite el polimorfismo (ocupar más de un área) en los ancestros, sino sólo en los taxones terminales que son los únicos que pueden dispersarse.

2.4.2.2. Análisis de Dispersión-Vicarianza: 'DIVA'

Ronquist (1996, 1997a) ha diseñado un nuevo análisis de reconstrucción biogeográfica conocido como 'dispersal-vicariance analysis' (*DIVA*), que permite solucionar muchas de las limitaciones metodológicas de la biogeografía histórica hasta ahora indicadas:

1. Al igual que la optimización de Fitch, *DIVA* no restringe las relaciones entre áreas a un patrón jerárquico, ni hace ninguna asunción *a priori* sobre la forma o la existencia de un único escenario biogeográfico. Por tanto, permite que las relaciones entre áreas sean reticuladas y múltiples. Así, puede utilizarse en grupos afectados de distinta forma por sucesivos eventos geológicos. El resultado del análisis no es un cladograma de áreas sino una reconstrucción de la evolución histórica de las áreas ancestrales del grupo estudiado. A diferencia de los métodos que recurren a la analogía filogenética de la optimización de caracteres, este método acepta la posibilidad de dispersión en los ancestros.
2. En la reconstrucción de distribuciones ancestrales, *DIVA* considera explícitamente los eventos de dispersión, extinción y especiación simpátrica. Al igual que los otros

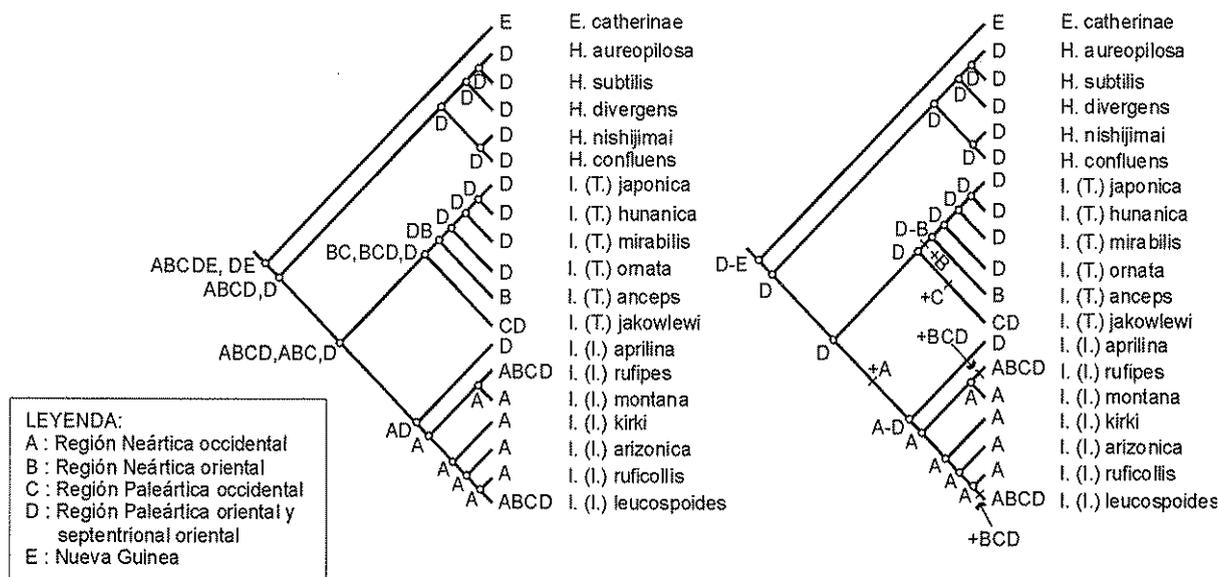


Fig. 8.- Biogeografía histórica de Ibalidae (Hymenoptera, Cynipoidea). 8a: Resumen de las cinco reconstrucciones biogeográficas óptimas, mediante la aplicación del análisis de dispersión-vicarianza. (DIVA). En cada nodo se especifica la distribución anterior a la vicarianza. Las distribuciones alternativas igualmente posibles, se separan por comas. Cada reconstrucción requiere nueve dispersiones, pero estas dispersiones y sus eventos de vicarianza asociados, difieren entre cada reconstrucción y no se indican en el cladograma. 8b: Reconstrucción biogeográfica histórica sugerida por Nordlander et al. (1996) que corresponde a una de las cinco indicadas en 8a. Los eventos de dispersión se indican sobre las ramas. Nótese que en un análisis de dispersión-vicarianza, el coste de cada dispersión es 1 por cada área añadida a cada área ancestral. Por ejemplo, el coste de la dispersión de *I. rufipes* desde la región Neártica occidental a los otros tres grandes bloques continentales holárticos (BCD), es de tres dispersiones. La vicarianza entre áreas se indica con guiones en las distribuciones ancestrales. La reconstrucción de este escenario biogeográfico implica un centro de origen para *Heteribalia e Ibalia* en las regiones paleárticas orientales y septentrionales de la región Oriental. A: región Neártica occidental; B: Neártica oriental; C: Paleártica oriental; D: Paleártica occidental y Oriental septentrional; E: Nueva Guinea. Adaptado de Nordlander et al., 1996.

métodos de reconstrucción biogeográfica, el "modelo nulo" está basado en la especiación alopatrica por vicarianza geográfica (aunque considera que la dispersión juega un papel importante en la especiación) ya que, teóricamente, la especiación alopatrica es la más frecuente en la mayoría de organismos (Ronquist, 1997a). Además, tanto la dispersión como la extinción son eventos no predecibles y pueden borrar las trazas biogeográficas de vicarianzas o de dispersiones predecibles, entre áreas que han vuelto a unirse. Esto puede introducir elementos espúreos en las reconstrucciones óptimas, a menos que estos dos tipos de eventos sean 'penados', asignándoles un 'coste' (Ronquist, 1997b). Por tanto, al calcular la distribución óptima (la más parsimoniosa) se minimizan las extinciones y las dispersiones al azar (Fig. 8).

3. DIVA permite reconstruir escenarios biogeográficos en grupos de historia reciente, es decir, grupos más modernos que las áreas que habitan. DIVA también permite obtener un patrón general biogeográfico, cuando se comparan reconstrucciones biogeográficas de distintos grupos que habitan el mismo área.

2.5. Reconciliando metodologías: Hacia una nueva Síntesis

Un panorama teórico y metodológico tan discrepante, puede generar escepticismo y un cierto desasosiego. Todos los métodos, particularmente los cuantitativos, rivalizan en rigor, refutabilidad y capacidad de predicción, pero la discrepancia de resultados hace que todavía no haya respuesta para la pregunta esencial: ¿cuál es la mejor de todas las aproximaciones metodológicas?; 'mejor' ha de entenderse aquí, como la más fiable. Se han realizado comparaciones con el fin de evaluar la bondad de los distintos métodos (Morrone y Carpenter, 1994) y, a menudo, se aplican varios de ellos a los mismos datos, en un intento de encontrar las conclusiones más

consistentes (de Jong, 1998; Enghoff, 1995). El resultado siempre es el mismo: ni hay una metodología claramente superior (cada una se adecua mejor a distintos problemas), ni hay completa consistencia entre ellas. Se han propuesto asimismo, aproximaciones integradoras que intentan beneficiarse de lo 'mejor' de cada método. Así, Morrone y Crisci (1995), excluyendo el dispersalismo y la biogeografía filogenética, propusieron un método vicariante fundamentado en tres etapas de análisis: i) reconocimiento de las homologías espaciales; ii) identificación de áreas de endemismo y iii) formulación de hipótesis acerca de las relaciones entre áreas. Estos autores sostienen que el lenguaje básico de la biogeografía histórica, seguirá siendo la búsqueda de patrones repetidos y la refutación de las hipótesis sustentadas en los cladogramas generales de áreas. Nuestra percepción personal es algo más compleja.

Es indudable que la búsqueda de patrones biogeográficos tales como los propuestos por los cladogramas generales de áreas, es un requisito indispensable de la investigación biogeográfica histórica. Pero cada día es más claro que las visiones reduccionistas, aunque ejerzan una cierta seducción por su claridad y elegancia, no son más que modelos que aprehenden una parte de los procesos responsables implicados en la evolución espacial de los seres vivos. No podemos aspirar a un cuerpo de doctrina sólido y una metodología 'dura' y rigurosa, si no somos capaces de incorporar *todos los procesos* que generan y explican los *patrones espaciales*, especialmente si, como sucede, tenemos evidencias empíricas de la acción conjunta (simultánea y/o secuencial) de tales procesos: especiación simpátrica, especiación alopatrica, dispersión, vicarianza y extinción. Tal vez sea preciso, incluso, reinventar o redefinir viejos conceptos. Así por ejemplo, algunas investigaciones recientes coinciden en reconocer determinadas áreas como 'puntos de partida' (Enghoff, 1995) y centros de origen (Nordlander et al., 1996); ver también Bremer (1992) y más adelante el aparta-

do 4.1. Sin embargo, todavía muchos biogeógrafos siguen refiriéndose a este concepto darwiniano de forma despectiva a pesar de que, es indudable, que la evolución tiene lugar en unas coordenadas de *tiempo y espacio* y, por ello, es muy improbable que un nuevo taxon aparezca al mismo tiempo a lo largo de todo el área del ancestro, por evolución simultánea y paralela. Antes al contrario, aparecerá en un área cuyas condiciones le sean particularmente favorables, a partir de la cual, extenderá su rango de distribución geográfica a favor de las condiciones ambientales que le son favorables y/o de la propia dinámica de la corteza terrestre (Cox, 1998). Conviene ser cuidadoso, no obstante, al tomar como supuestas áreas ancestrales, 'puntos de partida' o centros de origen y dispersión, aquéllas áreas *actuales* que colonizan los taxones más primitivos inferidos en la filogenia. Las condiciones ambientales cambian tan rápidamente, que las especies tienen que 'moverse' más pronto o más tarde (Hengeveld, 1997). En este sentido, resultan paradigmáticos los ejemplos de dos coleópteros escarabeidos, *Aphodius holdereri* y *A. bonvouloiri*, que hace tan sólo 43-40.000 años, vivían en la latitud de las islas Británicas y en la actualidad, se encuentran relegados, uno, a los altiplanos de la cordillera del Himalaya (*A. holdereri*) y, otro, a las montañas ibéricas (*A. bonvouloiri*) (Coope, 1974, 1979).

Sin esta nueva síntesis que supone la reelaboración de métodos y conceptos, la biogeografía histórica no alcanzará definitivamente el grado de madurez del que todavía carece.

3. LOS PALEOCONTINENTES HOLÁRTICOS, EUROPA Y LA CUENCA MEDITERRÁNEA

En este apartado haremos un breve resumen de los principales eventos paleogeográficos que han modelado las masas continentales del Hemisferio Boreal, hasta alcanzar la configuración actual. A modo de 'zoom' geográfico, concentraremos nuestra atención sucesivamente en los continentes y paleocontinentes Holárticos, Europa y la cuenca mediterránea. A menor escala espacial, se conocen con bastante detalle los rasgos paleogeográficos y paleoclimatológicos de la bioprovincia iberoccitana (Península Ibérica y sur de Francia). No obstante, nuestra escala de análisis (ver siguiente Sección) salvo algunas referencias obligadas no necesita descender a tanto detalle, por lo que remitimos al lector interesado a la síntesis de López Martínez (1989) y la extensa bibliografía allí citada.

La región Holártica ha sido tradicionalmente dividida en dos regiones: la región Paleártica (Eurasia) y la Región Neártica (Norteamérica). En nuestra exposición distinguiremos, además, dos subregiones en cada una de ellas: la región Paleártica occidental (en adelante PW), Paleártica oriental (PE), Neártica occidental (NW) y Neártica oriental (NE).

Desde la separación de Laurasia y Gondwana durante el Jurásico (hace 180-160 millones años -ma-), las regiones holárticas han mantenido diferentes interconexiones. Según las reconstrucciones de Smith et al. (1994), el estrecho de Turgai ha separado PW y PE en tres momentos: desde hace 170/160 hasta 130/120 ma, es decir, desde el Jurásico medio al Jurásico terminal (30-50 ma) (Fig. 9); desde hace 105/95 hasta 70/60 ma (Cretácico inferior al Cretácico terminal: 25-45 ma; Fig. 10) y desde hace 60/53 hasta 37/30 ma (Paleoceno-Oligoceno: 16-30 ma). NW y NE, estuvieron separadas por un mar epicontinental central desde hace 120/150 ma (Cretácico inferior) hasta 70/60 ma (Cretácico terminal) (Fig. 10), es decir, durante un intervalo de tiempo entre 35-60 ma.

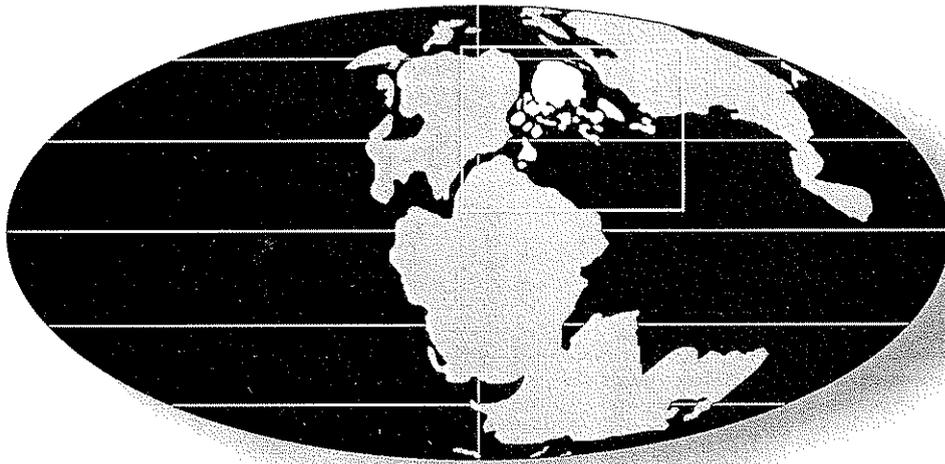
Asimismo, NE y PW estuvieron conectadas por un puente intercontinental transatlántico más o menos continuo desde hace 148/138 hasta 138/130 ma (Jurásico terminal; ~18 ma; Fig. 9) y desde hace 70/60 ma hasta 20/12 ma (Cretácico terminal - Mioceno: 40-58 ma). Los mapas de Smith et al. (1994) indican un estrecho océano Atlántico con un rosario de primitivas islas Británicas. NW y PE estuvieron conectadas intermitentemente durante gran parte del Terciario, hasta hace tan solo 3-5 ma y, probablemente, durante gran parte del Cretácico (Cox, 1974). Así pues, durante extensos períodos de tiempo, NW+PE formaron el paleocontinente Asiamérica y PW+NE, el paleocontinente Euramérica.

La evolución geológica del primitivo Tethys mediterráneo, ha estado dominada por la interacción de la placas africana y asiática, así como un cierto número de microplacas asociadas. A comienzos del Terciario, Europa era un archipiélago separado de Asia, separación que tenía ya una dilatada historia durante todo el Mesozoico. Continuaba persistiendo, no obstante, la unión continental euramericana, aunque cada vez era menor (Fig. 10). Durante el Eoceno persistieron las condiciones de insularidad en todo el archipiélago europeo y conexiones paleogeográficas con Norteamérica. Estos factores geográficos y el predominio de un clima tropical o subtropical, explicarían la elevada diversidad taxonómica y la alta taxa de endemidad en los grupos con fósiles más numerosos y mejor estudiados: mamíferos (Barbadillo et al., 1997).

La transición Eoceno-Oligoceno (TEE: 'Terminal Eocene Event') constituye uno de los cambios globales más rápidos y drásticos conocidos en el planeta. El estrecho de Turgai, que hasta ese momento separa Europa de Asia, desaparece con el levantamiento de los Urales (Fig. 11). Como hemos visto, Europa era hasta entonces un archipiélago donde pudieron producirse muchos casos de evolución en condiciones de insularidad, con biotas poco equilibradas. Por ello, la conexión con Asia produjo probablemente los mismos resultados que los conocidos en multitud de casos insulares cuaternarios: extinción de la biota insular por inmigración de faunas continentales (López Martínez, 1989). Este cambio se conoce en la literatura paleontológica europea como 'Ruptura faunística de Stehlin' o 'Grande Coupure' (Barbadillo et al., 1997).

Durante el Oligoceno inferior se producen en Europa numerosos cambios climáticos y fisiográficos. Un brusco enfriamiento global hace desaparecer el clima tropical o subtropical y Europa, se configura ya como una masa continental unida a Asia y sin conexión con Norteamérica (Fig. 12). Iberia, hasta entonces una isla con esporádicas conexiones con el continente, se une definitivamente a Europa merced al plegamiento de los Pirineos (Fig. 11).

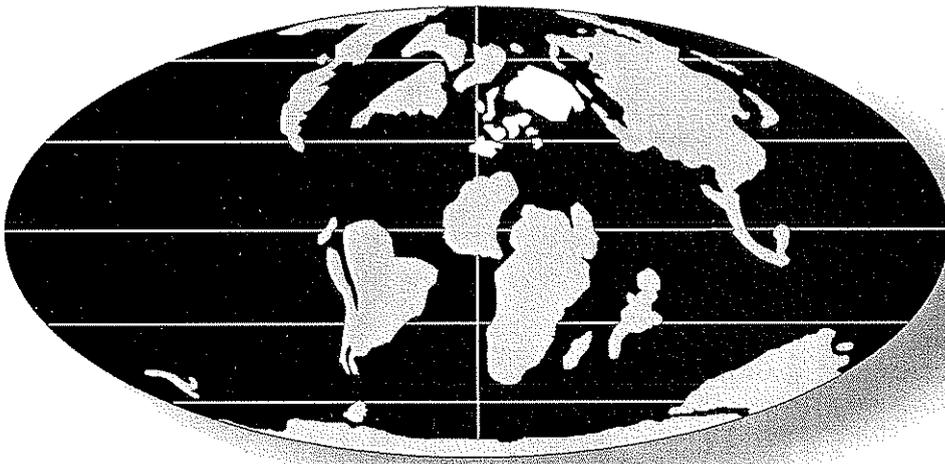
A lo largo del Mioceno inferior se mantienen las conexiones entre Europa y Asia y se establece la posibilidad de intercambios faunísticos entre Europa y África, vía Asia Menor, en un modelo que ha sido aplicado a mamíferos pero que puede hacerse extensivo a toda la fauna terrestre (Fig. 13). De esta forma, durante el Mioceno pudo ser factible un intercambio y distribución de faunas a través de todo el área mediterránea central y oriental, a través de una masa continental (área italo-balcanico-turca) que separaba el Paleomediterráneo de los restos del Paratethys (Barbadillo et al., 1997). La cordillera pirenaica que se había venido erosionando durante todo el Oligoceno, quedó reducida a montes y colinas de baja cota en el Mioceno medio, por lo que entonces no constituían una barrera zoogeográfica infranqueable. El plegamiento que da origen a los actuales Pirineos, especialmente el sector central, se inicia en el Mioceno superior.



JURÁSICO
Calloviense
160 Ma



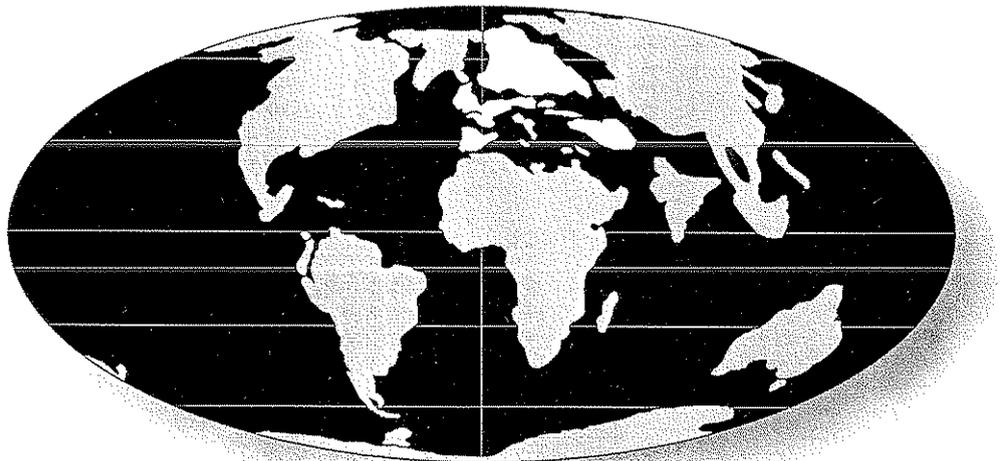
Fig. 9.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas durante el Jurásico terminal en proyección Molweide (modificada de Smith et al., 1994). En blanco se representan las zonas europeas emergidas y en gris claro los continentes no europeos. Cortesía de Borja Sanchiz.



CRETÁCICO
Maastrichtiense
70 Ma



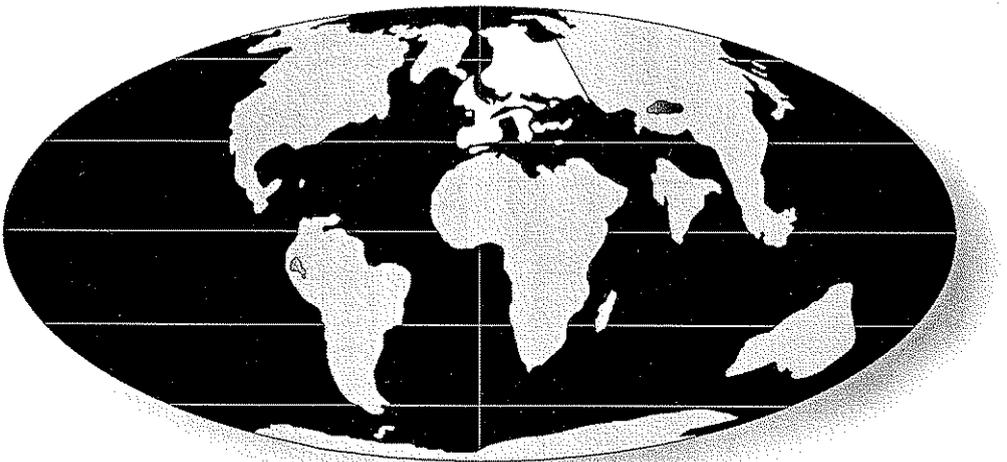
Fig. 10.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas durante el Cretácico terminal en proyección Molweide (modificada de Smith et al., 1994). Simbolismo de coloraciones como en la Fig. 9. Cortesía de Borja Sanchiz.



**EOCENO
Priaboniense
38,6 - 35,4 Ma**



Fig. 11.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas durante el Eoceno superior en proyección Molweide (modificada de Smith et al., 1994). Simbolismo de coloraciones como en la Fig. 9. Cortesía de Borja Sanchiz.



**OLIGOCENO
Rupeliense
35,4 - 29,3 Ma**



Fig. 12.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas a mediados del Oligoceno en proyección Molweide (modificada de Smith et al., 1994). Simbolismo de coloraciones como en la Fig. 9. Cortesía de Borja Sanchiz.

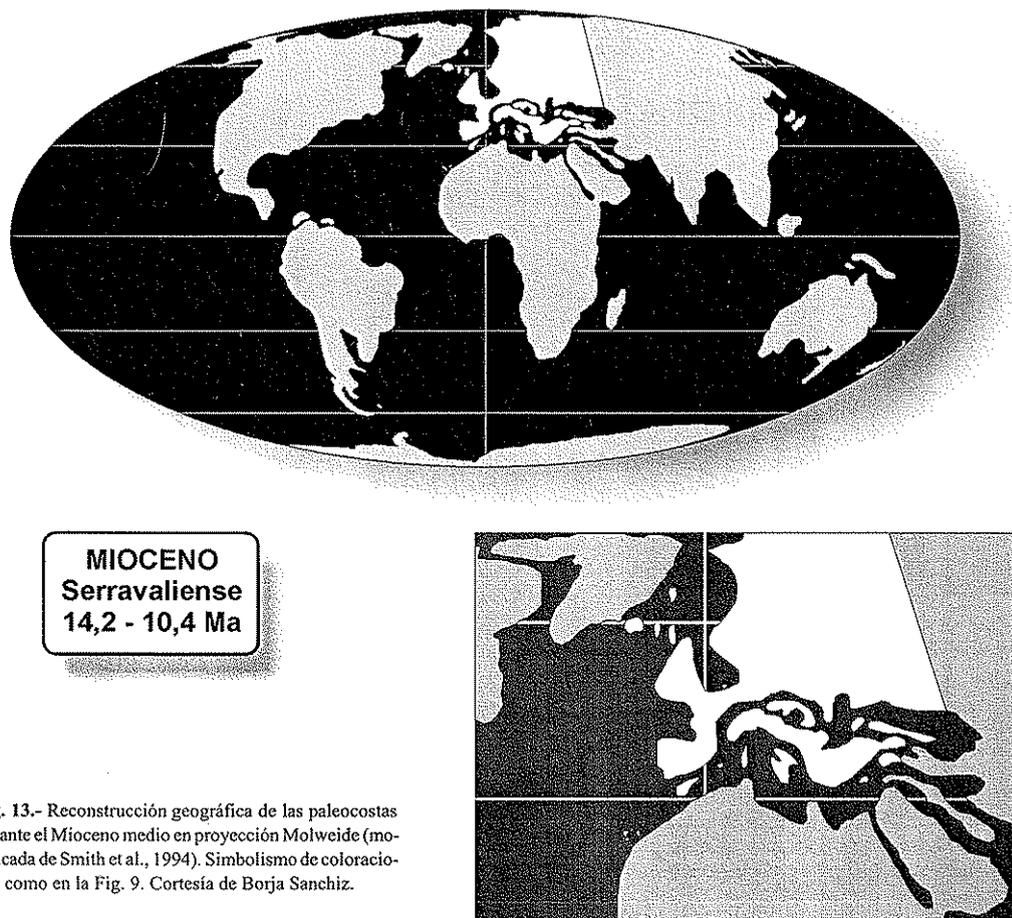


Fig. 13.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas durante el Mioceno medio en proyección Molweide (modificada de Smith et al., 1994). Simbolismo de coloraciones como en la Fig. 9. Cortesía de Borja Sanchiz.

Durante gran parte del Neógeno, Europa occidental pudo quizás actuar como refugio para miembros primitivos de algunas faunas terrestres; e.g. reptiles (Barbadillo et al., 1997). Por otro lado, la evolución geológica del macizo bético-rifeño, claramente separado de Iberia y África durante casi todo el Cenozoico, parece haber desempeñado un importante papel en la historia evolutiva y configuración actual de estas y otras faunas terrestres. A finales del Mioceno, únicamente los estrechos bético-rifeños que conformaban un complejo archipiélago, separaban el macizo de las áreas continentales (Fig. 14). El levantamiento tectónico de la microplaca de Alborán, provoca el cierre de los estrechos bético y rifeño a inicios del Mesiniense (Benson et al., 1992). A lo largo de este período, se producen repetidos desecamientos del Mediterráneo (crisis de salinidad) que es una cuenca cerrada durante el Mesiniense, eliminándose la mayor parte de las barreras marinas previamente existentes (Hsü et al., 1977; Hsü, 1983). Durante esta época, se produce una aridificación extrema en Europa occidental y a través del istmo de Gibraltar, pudieron producirse nuevos intercambios faunísticos entre Europa y África. Así por ejemplo, los procesos de vicarianza generados por la apertura definitiva del Estrecho de Gibraltar, hace unos 5.3 ma, coinciden con los relojes moleculares aplicados a los taxones vicariantes de las herpetofaunas de ambos lados (Busack, 1986) y en ellos se apoyan las explicaciones sobre el origen de la diferenciación taxonómica de las formas ibéricas y norteafricanas estrechamente emparentadas (Caputo, 1993).

Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, con alternancia de períodos fríos y templado-cálidos y etapas secas y húmedas, han provocado continuos remodelamientos de los patrones corológicos de las faunas terrestres. Las distribuciones

de las diferentes especies debieron cambiar rápida y drásticamente. Tan es así, que para el análisis corológico a escala microgeográfica, algunos autores solo consideran relevante el último periodo glacial (18000-20000 años) y el Holoceno (Barbadillo et al., 1997). Además del casquete helado nórdico y las áreas glaciares intercontinentales que alcanzan la latitud de París, gran parte de la Europa pleistocénica está cubierta de tundra ártica y estepas de loes. El mar invernal se cubría de hielo hasta más al sur de las costas británicas, interrumpiendo la corriente del Golfo que, sin embargo, si llegaba a las costas portuguesas, permitiendo así el establecimiento en la región lusitánica, del mayor refugio de bosque caducifolio de todo el continente. La heterogeneidad ambiental de la Península Ibérica, hace de ésta uno de los mayores mosaicos ambientales de todo el continente europeo.

4. BIOGEOGRAFÍA DE ÁREAS Y BIOGEOGRÁFICA DE ARTRÓPODOS

En esta apartado abordamos dos preguntas básicas, íntimamente relacionadas: i) cómo ha contribuido la filogenia de Artrópodos al conocimiento de la evolución espacial de áreas y ii) cuáles son los escenarios y los procesos biogeográficos históricos subyacentes, que mejor explican la evolución espacial de los organismos, de acuerdo con las inferencias filogenéticas que dan cuenta de su origen y diferenciación evolutiva.

Como se indicó en el apartado anterior, circunscribiremos nuestra exposición a la región Holártica y a la subregión Mediterránea. La segunda pregunta se contestará a través del análisis de algunos ejemplos.

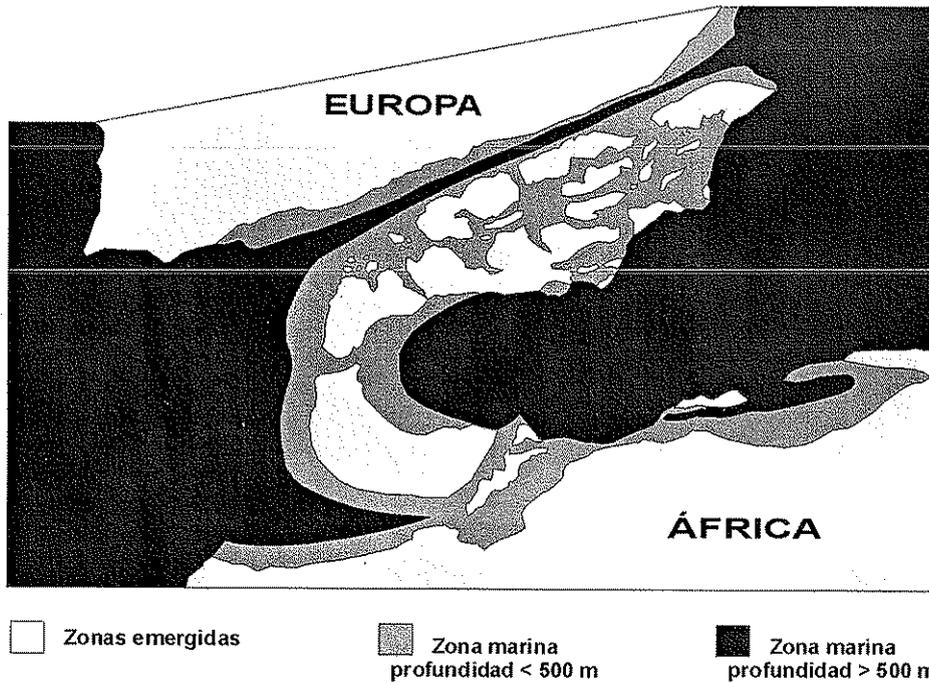


Fig. 14.- Reconstrucción geográfica de las paleocostas y estrechos Bético y Rifeño (6.7 ma), simplificada de Benson et al. (1994). En gris claro se representan las zonas emergidas y en gris oscuro y negro las zonas marinas con profundidades menores y mayores de 500 m respectivamente. Cortesía de Borja Sanchiz.

4.1. Biogeografía Histórica de la Región Holártica

Entre los Insectos, se conocen desde hace tiempo numerosos ejemplos de relaciones vicariantes entre faunas paleárticas y neárticas que sugerían claramente, antiguas relaciones paleocontinentales euramericanas y asiamericanas: Colémbolos, Plecópteros, Hemípteros, Homópteros, Tricópteros, Coleópteros, Dípteros e Himenópteros (Noonan, 1988). No obstante, desde Lindroth (1957) hasta nuestros días, muchos autores han insistido que el poblamiento del continente norteamericano por grupos paleoasiáticos, también se ha realizado en más de un momento histórico a través de dispersiones vía Bering. El análisis de la información disponible mediante la aplicación de diferentes métodos biogeográficos, ha permitido arrojar algo de luz sobre la biogeografía histórica de los continentes y paleocontinentes holárticos, y los posibles escenarios históricos que explican la evolución espacial de Artrópodos en el Hemisferio Boreal.

Entre los más serios intentos para reconstruir la biogeografía histórica de la región Holártica, se encuentra, sin duda, el ensayo de Enghoff (1995). Este autor ha reunido una gran cantidad de información filogenética a dos niveles taxonómicos: cladogramas de familias ('family-clades'; en adelante *Cf*) y cladogramas de géneros ('genus-clades': *Cg*). Tras una cuidadosa selección (cladogramas carentes de politomías resultantes de un análisis cladístico o, al menos, sistemático, con datos corológicos de las cuatro, o al menos, tres subregiones holárticas), Enghoff ha analizado 35 *Cfs* y 38 *Cgs*. En ambos casos, la mayor parte de la información procede de filogenias de diferentes grupos de Artrópodos: 23 cladogramas de familias y 36 de géneros; es decir el 66% y el 95% de la información, respectivamente. Entre los *Cfs* analizados por Enghoff (1995), figuran 5 de Arácnidos, 2 de Crustáceos, 5 de Diplópodos y 11 de Insectos. Entre los *Cgs*, figuran 1 de Araneidos, 1 de Plecópteros, 5 de Heterópteros, 1 de Tricópteros, 4 de Lepidópteros, 5 de Dípteros, 3 de Himenópteros y 16 de Coleópteros.

Hay 15 posibles cladogramas dicotómicos o cladogramas de áreas resueltos (es decir, cladogramas en que cada área aparece una sola vez; en adelante *CAR*) para explicar las relaciones biogeográficas entre las cuatro subregiones holárticas (Fig. 15). Entre los *Cgs*, el análisis de componen-

tes realizado por Enghoff (1995) encuentra una extraordinaria dominancia del *CAR* 13, bajo la Asunción 0 (véase apartado 2.4.). Es decir, la disyunción simétrica que separa las regiones Neártica y Paleártica. Aunque El *CAR* 13 es también muy frecuente, entre los *Cfs* domina, sin embargo, el *CAR* 9, es decir, aquel en el que se establecen relaciones parafiléticas entre las subregiones paleárticas PE y PW (Fig. 15). Bajo la Asunción 1, se encuentra una patrón muy similar: dominio del *CAR* 13 entre los *Cgs* y del *CAR* 9 entre los *Cfs*. Sin embargo, bajo la Asunción 2 (véase apartado 2.4.) el patrón es completamente diferente y bastante menos claro: el *CAR* 13 no es particularmente frecuente ni entre los *Cgs* ni entre los *Cfs*; el *CAR* 9 es el patrón más frecuente en los *Cgs*, mientras que entre los *Cfs*, domina el *CAR* 15, es decir, aquel que separa los paleocontinentes Asiamérica y Euramérica. Asimismo, Enghoff (1995) encuentra que entre las posibles relaciones de 'área hermana', las relaciones continentales (NE+NW; PE+PW) son más frecuentes en los *Cgs*, es decir, entre grupos más recientes, de menor nivel taxonómico, mientras que las relaciones paleocontinentales (NE+PW; NW+PE) y disyuntas (NE+PE; NW+PW), por tanto, relativamente más antiguas, son más frecuentes en los *Cfs*, es decir, entre grupos de mayor nivel taxonómico. Estos resultados son consistentes con la asunción de que los patrones biogeográficos de taxones de bajo rango, reflejan predominantemente las actuales configuraciones continentales, mientras que los patrones biogeográficos de los taxones de alto rango, son capaces de reflejar mejor la primitiva configuración de los paleocontinentes y las disyunciones y, en algún caso, las extinciones.

Aplicando el método de Bremer (1992) y la optimización de Fitch (véase apartado 2.4.2.1.), Enghoff (1995) encuentra una clara tendencia del área NW, a mostrarse con mayor frecuencia como el área ancestral en los *Cfs*. Esta región se revela, además, como el 'punto de partida' más frecuente de las dispersiones. Este autor piensa que ambos hechos, condición ancestral y 'punto de partida', están probablemente relacionados. En fin, como cabría esperar, la mayor parte de las dispersiones detectadas por Enghoff en géneros, son intracontinentales. Las intercontinentales son más frecuentes entre familias.

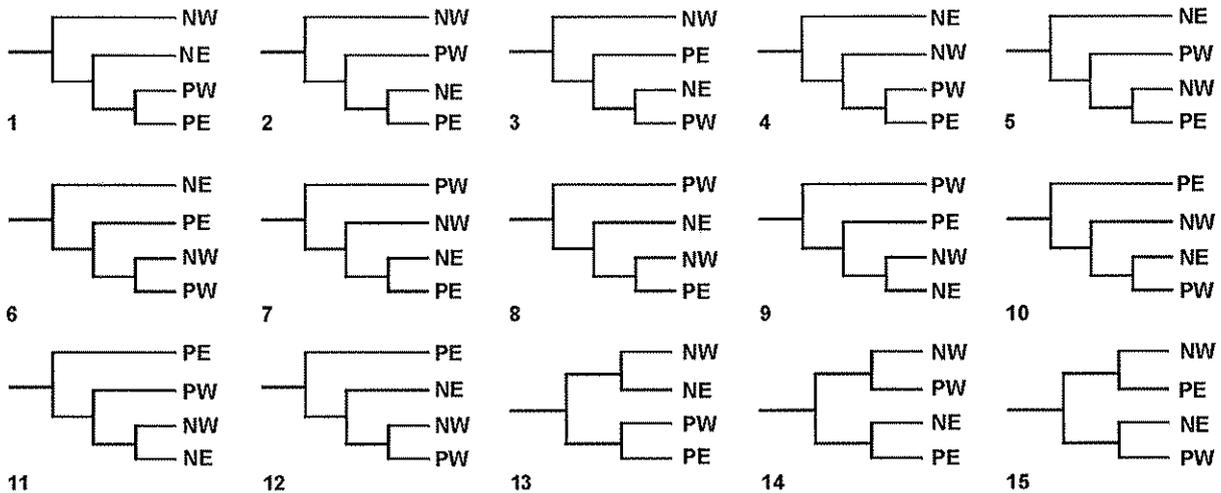


Fig. 15.- Los 15 posibles cladogramas dicotómicos para las cuatro subregiones holárticas. NE: región Neártica oriental; NW: región Neártica occidental; PE: región Paleártica oriental y PW: región Paleártica occidental. Adaptado de Enghoff (1995).

A pesar del esfuerzo de Enghoff (1995), es difícil generalizar. En efecto, la reconstrucción biogeográfica de Nordlander et al. (1996), mediante la aplicación de *DIVA* (ver apartado 2.4.2.2.), considera que el escenario histórico más plausible es aquel que sitúa el centro de origen de los Ibaliiidae (Hymenoptera, Cynipoidea) en la región PE y en las áreas más septentrionales de la Región Oriental (Fig. 8). Entre los coleópteros, otras reconstrucciones biogeográficas algo más narrativas, indican que PE es el área ancestral de numerosos grupos y linajes de insectos. Así, los datos paleontológicos y las inferencias filogenéticas sugieren que el primitivo centro de origen y dispersión de los Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) en el Cretácico inferior, se situaba en los actuales territorios del desierto de Gobi, Tian-Shan, sur de Mongolia y el Tibet, un área próxima al margen nordoriental del Tethys (Zunino, 1984). Ésta área sería también el centro secundario de máxima diversidad taxonómica de la tribu Oniticellini (Palestrini et al., 1985). Asimismo, Cambefort (1995) infiere que la tribu Onitini (Coleoptera, Scarabaeidae) se habría diferenciado en las estepas tropicales y subtropicales de Asia. Otros grupos de coleópteros tales como los Anemadinae (Coleoptera, Cholevidae) y los Sphodrini (Coleoptera, Carabidae), indican asimismo la condición de área primitiva del paleocontinente eurasiático (Angaria), al este del estrecho de Turgai; en particular, los actuales territorios del Asia central y oriental (Casale, 1988; Giachino y Vailati, 1993).

Si tomamos en conjunto todos estos datos, no deja de ser llamativo el hecho de que las regiones ancestrales sugeridas por todos estos trabajos, NW y PE, pertenecen al paleocontinente mesozoico Asiamérica.

4.2. Inferencia Filogenética y Biogeográfica de Artrópodos en el área Mediterránea. Las Reconstrucciones biogeográficas a debate: Análisis de Ejemplos.

La biogeografía histórica de áreas y organismos del área mediterránea es, tal vez, una de las mejor conocidas, pero también una de las más complejas. Dos hechos íntimamente relacionados, contribuyen a esa complejidad:

I) El actual área mediterránea es el remanente del primitivo océano Tethys, el extenso brazo de mar mesozoico que se abrió entre los dos enormes continentes en que se fragmentó la primitiva Pangea, uno boreal: Laurasia y otro austral:

Gondwana. La fricción de estas dos enormes placas continentales y un cierto número de micropalacas asociadas, ha dominado la historia geológica del Mediterráneo (Dercourt et al., 1986; Ricou et al., 1986; Dewey et al., 1989), propiciando procesos orogénicos y tectónicos de gran envergadura que han determinado un escenario paleogeográfico muy cambiante, a lo largo de más de ciento cincuenta millones de años (Figs. 9 a 13). Las evidencias disponibles indican además, que el primitivo Tethys que durante el Jurásico inferior separaba Eurasia y África, desapareció por completo como consecuencia de la subducción de la corteza oceánica, durante la convergencia afro-aurasiática del Jurásico medio. El actual Mediterráneo está cimentado en una corteza continental más reciente en la cuenca occidental: Oligoceno superior/Mioceno inferior y, más antigua en la cuenca oriental: Jurásico medio o posterior (de Jong, 1998).

Conviene señalar aquí, que en las dos últimas décadas ha surgido una teoría alternativa a la clásica Tectónica de Placas: la expansión terrestre (*expanding earth theory*; Carey, 1988; Owen, 1983; Pickford, 1996). Los defensores de esta nueva teoría, invocan las diferentes posiciones y movimientos relativos de los dos grandes continentes implicados en la evolución geológica del Mediterráneo: África y Eurasia. Estos autores rechazan la evolución del Mediterráneo fundamentada en los postulados clásicos de la Tectónica de Placas. Sin embargo, todavía no disponemos de reconstrucciones alternativas, consistentes con esta teoría (de Jong, 1998).

Otro gran factor de complejidad ambiental, que ha afectado profundamente la historia biogeográfica del área mediterránea, han sido las grandes fluctuaciones climáticas acaecidas durante todo el Cenozoico (López Martínez, 1989), Pleistoceno y Holoceno.

II) Estos escenarios paleogeográficos y paleoclimáticos cambiantes, han propiciado que la región mediterránea haya sido un área en la que han convergido linajes de muy diverso origen y procedencia (e. g.: Zunino, 1979, 1985a; Martín-Piera, 1983; Martín-Piera y Zunino, 1983, 1985, 1986; Palestrini, 1985; Cambefort, 1995, 1996, 1997; Montreuil, 1998) que, sin embargo, han compartido historia evolutiva a lo largo de extensos periodos de tiempo. En una perspectiva temporal a gran escala histórica, esta estratificación faunística justifica la consideración del área mediterránea como una auténtica *Zona de Transición Faunística*, según la formulación conceptual de Zunino (1985b) y Palestrini y Zunino (1986).

La cuenca mediterránea cuenta, además, con numerosas áreas de endemismo aunque, como cabría esperar, los porcen-



Fig. 16.- Cladograma general de áreas derivado de la filogenia de nueve grupos taxonómicos: Lepidoptera, Zygaenidae; Diptera, Tipulidae; Scorpionida; *Rana* (Anura) y *Triturus* (Urodela). TMA: Linajes Transmediterráneos-Asia Menor; TM: Linajes Transmediterráneos. Adaptado de Oosterbroek y Arntzen (1992).

tajes y las áreas de endemidad, varían incluso entre grupos estrechamente relacionados (Lumaret y Lobo, 1996). Un elevado número de taxones endémicos se encuentran restringidos al Magreb, Península Ibérica, Islas Baleares, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Italia, Balcanes, islas del Egeo, Turquía, Chipre, Transcaucasia y el extremo oriental del mediterráneo (Levante) (Oosterbroek y Arntzen, 1992). Sin embargo, algunos estudios taxonómicos detallados, han puesto en evidencia una cierta exageración en la descripción de endemismos insulares (e.g.: Martín-Piera y Coca Abia, 1992). Como veremos a continuación, algunas de estas áreas de endemismo, se han considerado centros de origen y dispersión de determinados grupos de insectos (y vertebrados).

Otro factor que añade complejidad biogeográfica al área mediterránea, son las denominadas disyunciones de Kiermack. Pueden ser de ámbito exclusivamente mediterráneo (disyunciones anfiditerráneas) o de mayor ámbito geográfico; e.g.: mediterráneo-occidental *versus* Asia central. Este patrón biogeográfico se conoce en muchos grupos de insectos; por ejemplo, en diferentes grupos de coleópteros, macro y microlepidópteros, dípteros y escorpiones (Martín-Piera y Zunino, 1983, 1985, 1986; Passerin d'Entreves, 1982; Casale, 1988; Oosterbroek y Arntzen, 1992). Recientemente Ribera y Blasco-Zumeta (1998) relacionan un total de 62 especies de insectos pertenecientes a 36 familias y 9 ordenes, más una especie de ácaro y un arácnido (*Melic* com. pers.), que colonizan las estepas de Los Monegros, y que muestran distribuciones disyuntas: Acari Acarimorfa, Arachnida Araneae, Diptera, Heteroptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Psocoptera, Thysanoptera y Coleoptera.

En organismos terrestres, estos patrones espaciales discontinuos se han interpretado, clásicamente, como evidencia indirecta de la disyunción de una área geográficamente primitiva (Udvardy, 1979). Se han propuesto dos hipótesis no necesariamente excluyentes, para explicar estas distribuciones: i) la continuidad de poblaciones relictas; este sería el caso de los relictos boreoalpinos pleistocénicos o post-pleistocénicos, y ii) colonizaciones o recolonizaciones secundarias durante el Holoceno, por especies que no se conocen en las áreas intermedias debido a la ausencia de hábitats adecuados, o, simplemente, a la falta de datos corológicos. Una discusión más detallada de ambas hipótesis, se puede consultar en Ribera y Blasco-Zumeta (1998).

Por otro lado, cambios ecológicos recientes y modificaciones ambientales de origen antrópico, también pueden causar disyunciones de taxones específicos o infraespecíficos. Así pues, el significado de la disyunción depende del rango taxonómico considerado y, por consiguiente, de la escala

espacio-temporal de análisis (Casale, 1988). En efecto, es más probable que el aislamiento reproductivo que resulta de la disyunción del área geográfica de taxones supraespecíficos, tenga causas paleogeográficas derivadas de, por ejemplo, la propia dinámica de la corteza terrestre o de las contracciones espaciales causadas por las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Udvardy, 1979). Así, en el caso concreto de los escarabeidos coprófagos Lumaret y Lobo (1996), interpretan las distribuciones anfiditerráneas de los centros de endemismo de estos coleópteros, como el resultado de evolución y cladogénesis *in situ*, tras el último evento de vicarianza entre las regiones del mediterráneo occidental y las áreas meridionales centro-orientales, hace aproximadamente 10 ma.; ver a continuación; Oosterbroek y Arntzen (1992).

Independientemente del debate estrictamente geológico, a lo largo de la última década se han hecho importantes progresos en el estudio de la evolución biogeográfica del Mediterráneo. Junto a los trabajos clásicos de La Greca (1990 y bibliografía allí citada), una de las reconstrucciones que más han influido en la actual biogeografía histórica del Mediterráneo, es el escenario propuesto por Oosterbroek y Arntzen (1992).

Estos autores derivan el cladograma general de áreas (CAR) (Fig. 16) a partir del cladograma de nueve taxones: los *Procris* del grupo *statices* (Lepidoptera, Zygaenidae), el grupo de *Tipula* (*Acutipula*) *maxima*, el grupo de *Nephrotoma cornicina*, el grupo de *Nephrotoma flavescens* (Diptera, Tipulidae), la familia *Chactidae* (Scorpionida) y cuatro grupos de anfibios: los grupos de *Rana ridibunda*, *R. temporaria*, *Triturus alpestris* y *Triturus* del subgénero *Paleotriton*.

Oosterbroek y Arntzen reconstruyen un escenario biogeográfico consistente con el CRA representado en la Fig. 16, en el que resumen la siguiente sucesión de eventos de vicarianza y dispersión (Fig. 17): i) los ancestros de los linajes basales estuvieron muy probablemente restringidos al mediterráneo occidental. En seis de los nueve grupos analizados, las vicarianzas iniciales involucraron a elementos faunísticos de Iberia y/o Italia. Estos elementos son más antiguos que los linajes transmediterráneos (TM). ii) Italia meridional es también un área ancestral de endemidad, en tres de los grupos analizados por Oosterbroek y Arntzen. La vicarianza entre Iberia e Italia pudo estar correlacionada con la apertura del mediterráneo occidental. iii) Las distribuciones TM no fueron posibles hasta el Oligoceno superior/Mioceno inferior, gracias a la formación de una masa continental continua que, *a grosso modo*, incluía los Balcanes y Turquía y que separaba el Tethys del Paratethys (Fig. 12 y 13; Sección 3). iv) Las conexiones marinas entre el Tethys y el Paratethys a lo largo

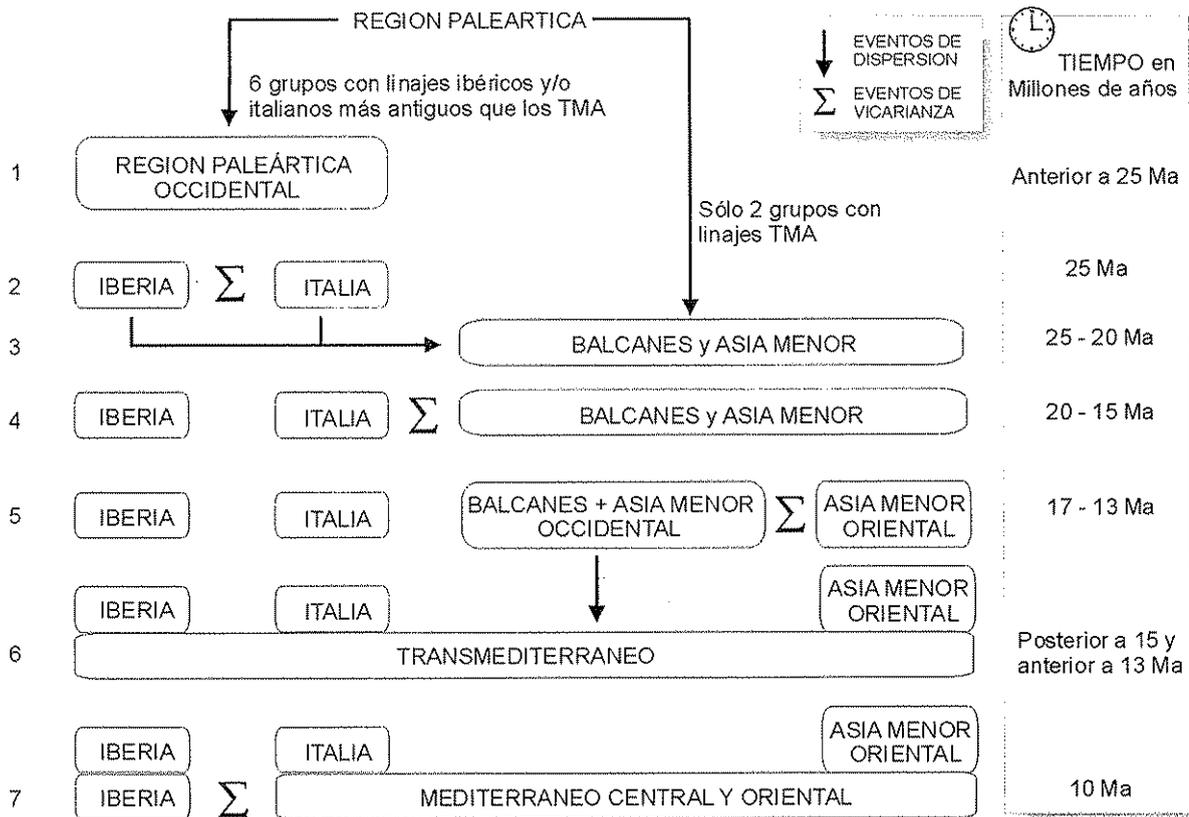


Fig. 17.- Características biogeográficas del cladograma general de áreas de la figura 16, presentado como un escenario de eventos de dispersión y vicarianza, en relación a los datos paleogeográficos. TMA: Linajes Transmediterráneos-Asia Menor. Adaptado de Oosterbroek y Arntzen (1992).

de los Alpes occidentales, entre hace 20 hasta hace 15 millones de años, aislaron el mediterráneo oriental del occidental, propiciando de esta forma, la vicarianza entre los linajes Íbero-italianos y los ancestros de los linajes transmediterráneos-Asia Menor (TMA). v) La restauración del Tethys y Paratethys, propició la vicarianza de los linajes orientales de Asia Menor de los ancestros de los linajes transmediterráneos: vi) Las distribuciones TM volvieron a ser posibles nuevamente hacia el Oeste hace aproximadamente 15 ma y hacia el Este, hace 13 ma; vii) Las vicarianzas mediterráneo-occidentales y los linajes mediterráneo centro-orientales, se corresponden probablemente con la estructuración final de los Alpes (Dercourt et al., 1986) y los neo-Pirineos, hace aproximadamente 10 ma.

Palmer y Cambefort (1997) siguen el escenario jerárquico propuesto por Oosterbroek y Arntzen (1992), para explicar la biogeografía histórica del género *Thorectes* Mulsant, 1842, un grupo áptero de escarabeidos coprófagos. Según Palmer y Cambefort, la vicarianza parece haber jugado un papel preponderante en la biogeografía histórica de los *Thorectes*. Ello no ha impedido, según los autores, la dispersión de estas especies siguiendo las migraciones de mamíferos de talla pequeña o media: *Myotragus*, *Gallogoral*, *Mesogoral*, *Prolagus*, etc. Palmer y Cambefort (1997) remontan el origen del género *Thorectes* al Eoceno (hace 35 ma; Fig. 11), época en la que se diferencia precozmente en dos grandes linajes. El primero de ellos incluye, a su vez, el clado *distinctius-geminatus* y el clado *valencianus* (Fig. 18). Palmer y Cambefort suponen que el primer clado se individualizó sobre las microplacas corso-sarda y pequeña kabylia, permaneciendo las especies más antiguas del segundo clado en la primitiva placa ibérica, el cual, en el transcurso de la crisis de salinidad del

Mesiniense, habría penetrado en el norte de África. En el segundo gran linaje de *Thorectes*, Palmer y Cambefort (1997) reconocen hasta cuatro clados subordinados y un grupo parafilético. Como el anterior, se diversificó en la Península Ibérica, a partir de la cual, experimentó diferentes migraciones hacia el Norte, Este y Oeste (Fig. 19). El más primitivo de estos clados se remontaría, según los autores, a 25 ma. De esta época dataría igualmente, la dispersión del grupo parafilético *hoppei-asperifrons*, según el escenario propuesto por Oosterbroek y Arntzen (1992) (véase la Fig. 17). La diferenciación del único clado monoespecífico (clado *sericeus*) evoca, según Palmer y Cambefort, la formación de los neo-Pirineos (10 ma). De la misma forma, apuntan que la formación del clado *hispanus-punctatolineatus*, se produjo después del levantamiento de los neo-Pirineos y antes de la crisis de salinidad del Mesiniense y, finalmente, la fuerte diferenciación de los clados *brullei-castilianus-nitidus* habría de remontarse igualmente a la crisis del Mesiniense. La desecación del mediterráneo habría permitido la dispersión del ancestro(s) en todo el mediterráneo occidental (Norte de África, islas del Mediterráneo occidental, Península Ibérica, Italia y Francia), siguiendo las migraciones de mamíferos herbívoros, hoy día desaparecidos: *Myotragus*, *Gallogoral*, *Mesogoral*, *Prolagus* (Fig. 20).

El análisis de Parsimonia de Brooks (apartado 2.4.1.) aplicado por Coca Abia (1995) al género *Rhizotrogus* (Coleoptera, Melolonthidae), también sugiere la consideración de distintos territorios ibéricos como áreas primitivas en el contexto de la evolución biogeográfica del Mediterráneo occidental, al tiempo que establece la relación de áreas hermanas entre el Magreb (occidental y las Kabylias) y el macizo corso-sardo + peloritano calabrés (Fig. 21; ver también Fig. 7).

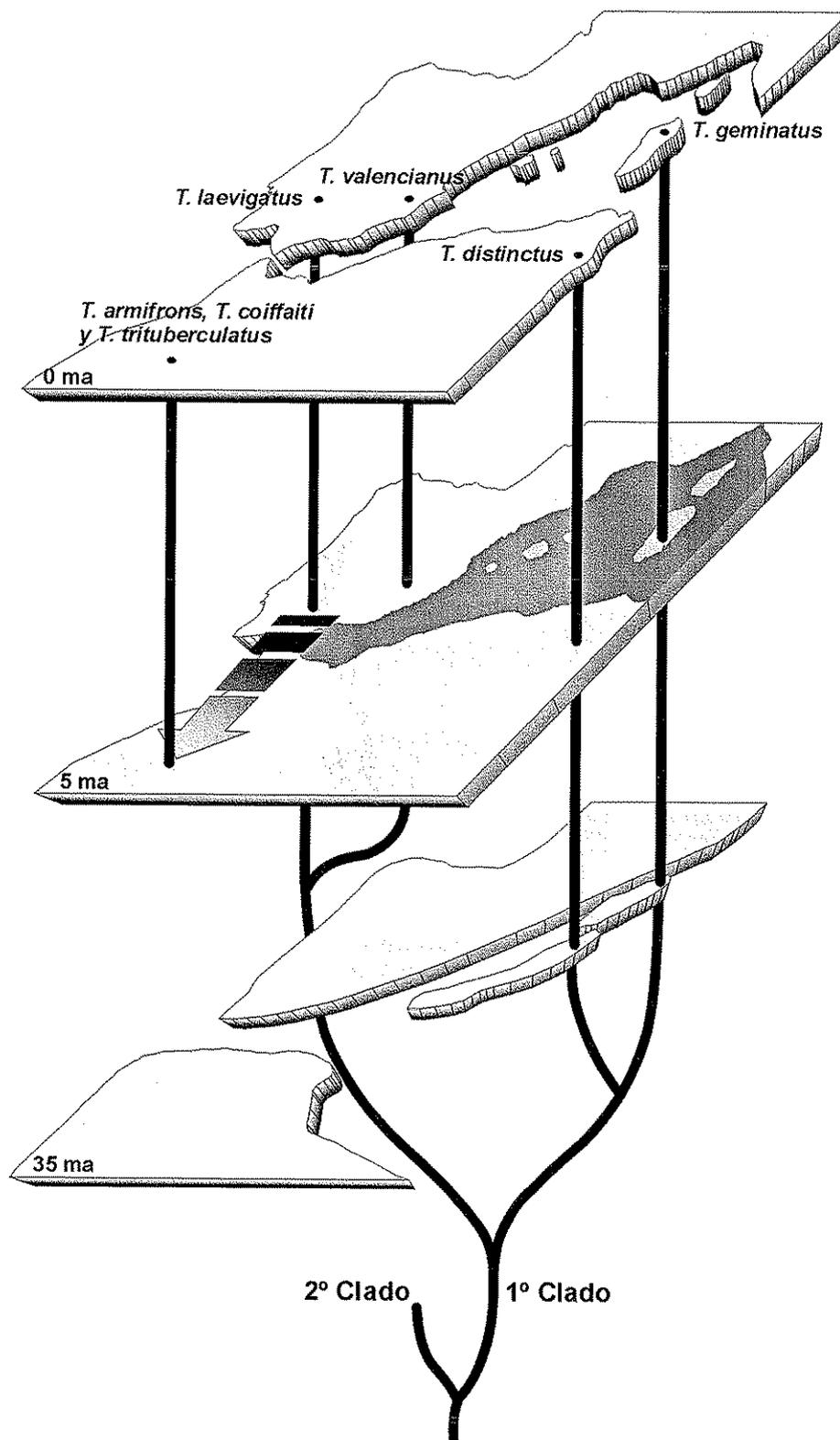


Fig. 18.- Evolución y reconstrucción de la biogeografía histórica del género *Thorectes*. La sección cartográfica inferior corresponde al Eoceno terminal (35 ma) y muestra las microplacas corso-sarda y la pequeña kabylia, al comienzo de su 'emigración' a partir de la primitiva placa ibérica. La sección intermedia corresponde al Mesiniense (5 ma) y la superior, la época actual. Adaptado de Palmer y Cambefort (1997).

El escenario biogeográfico propuesto por Oosterbroek y Arntzen (1992), es bastante consistente con las relaciones filogenéticas y la información zoogeográfica de otros grupos de coleópteros del área mediterránea. En efecto, algunos linajes de Anemadinae (Coleoptera, Cholevidae) y Sphodrina (Coleoptera, Carabidae) de origen paleoasiático (ver apartado 4.1.) y los numerosos grupos 'paleotirrenicos' del mediterráneo occidental, en la clásica terminología de La Greca (1990), coinciden en señalar: i) la existencia de paleodistribuciones balcánico-anatólicas correspondientes a la masa continental que flanquea-

ba el borde meridional de Europa y que separaba el Tethys del Paratethys durante Oligoceno superior/Mioceno inferior (25-23 ma) (Sección 3; Fig. 17): *Anemadus* (Giachino y Vailati, 1993), *Laemostenus* del subgénero *Antisphodrus* y *Pristonychus* del grupo *pretiosus* (Casale, 1988); ii) el origen y diferenciación en el extremo occidental mediterráneo de linajes endémicos, muy antiguos, que inducen a la consideración de Iberia e Italia como áreas ancestrales tal como sugiere el CAR de Oosterbroek y Arntzen (1992) (Fig. 16): *Thorectes* (Palmer y Cambefort, 1997), *Speonemadus* (Giachino y Vailati, 1993), *Ectobius*

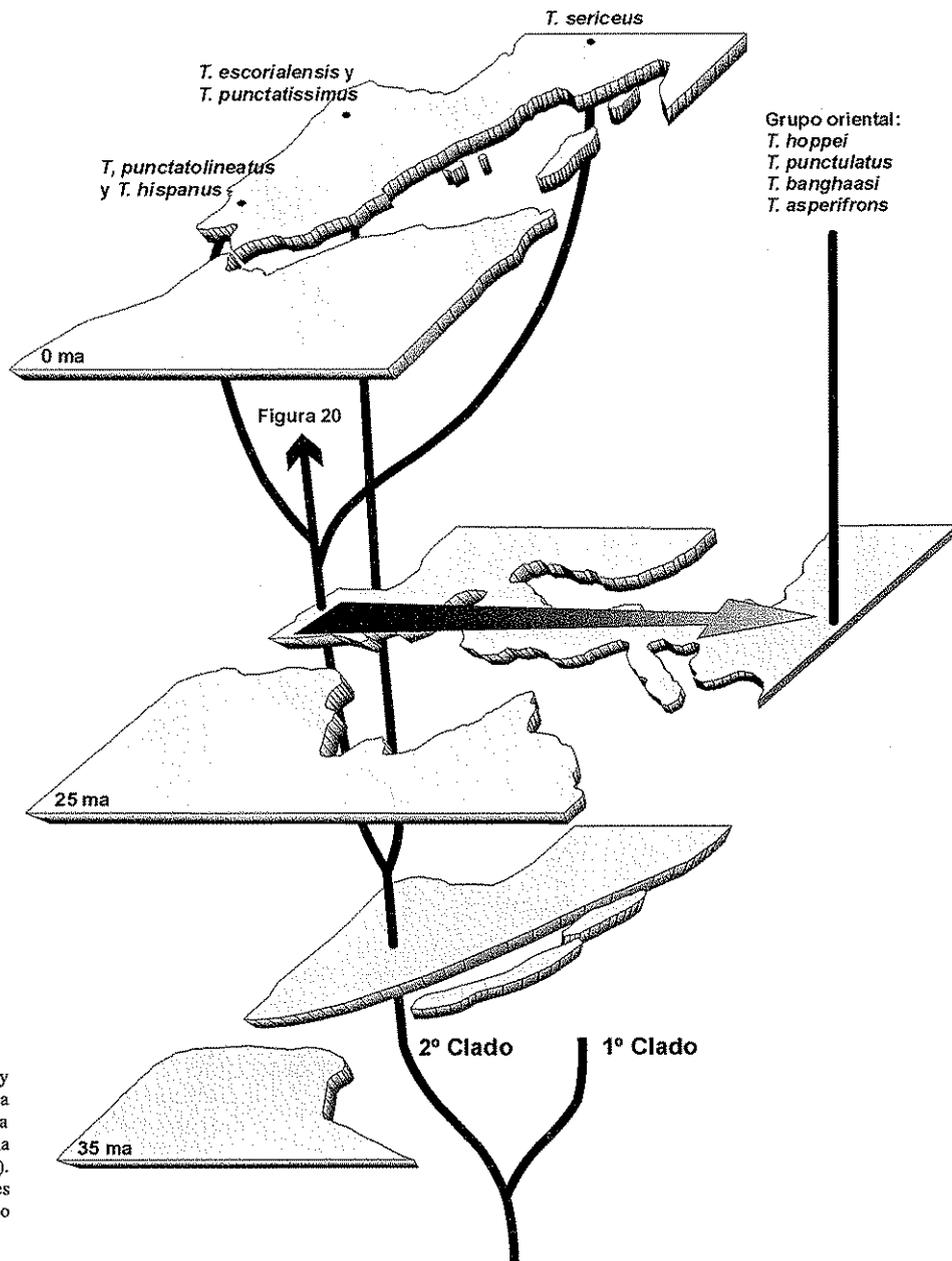


Fig. 19.- Evolución y reconstrucción de la biogeografía histórica del género *Thorectes*. La sección cartográfica intermedia corresponde al Mioceno (25 ma). El resto de las convenciones como en la figura 18. Adaptado de Palmer y Cambefort (1997).

(Blattaria), *Pseudoyersinia*, *Apteromantis* (Mantodea), *Odontohura* (Orthoptera), *Macrothorax* (Carabidae) y *Pelorusinus* (Tenebrionidae) (La Greca, 1990).

Estudios más recientes en los que se comparan los resultados obtenidos al aplicar diferentes aproximaciones metodológicas, resultan, sin embargo, bastante menos consistentes con el escenario biogeográfico propuesto por Oosterborek y Arntzen (1992). Así, de Jong (1998) analiza conjuntamente seis filogenias de Tipúlidos (Diptera), incluyendo las tres examinadas por Oosterborek y Arntzen, una filogenia de Plecópteros, la de coleópteros Cholévidos (Giachino y Vailati, 1993) y la de *Triturus* también examinada por Oosterborek y Arntzen. Tras un análisis de congruencia entre diferentes métodos biogeográficos (Parsimonia de Brooks, Análisis de Componentes -apartado 2.4.1.-, Análisis de Compatibilidad entre Componentes, 'Three-Area Statements' y Análisis de subárboles libres de paralogías: 'Paralogy-free subtree analysis'), de Jong encuentra que las únicas topologías completamente compatibles con los cladogramas geológicos representados en la Fig. 22, son tres de los cuatro cladogramas generales de áreas derivados del análisis mediante la aplica-

ción de la Parsimonia de Brooks (Fig. 23; 23a = 22b; 23b y 23c = 22a). Ninguna topología de los cladogramas generales de áreas encontrados por de Jong, es completamente congruente con los métodos alternativos. Merece la pena señalar que la principal discrepancia encontrada por de Jong, se refiere precisamente, a las áreas del Mediterráneo occidental, incluida Iberia. En efecto, como se observa en la Fig. 23, la Península Ibérica, Pirineos, Alpes y Apeninos, aparecen como áreas derivadas (de Jong, 1998), en tanto que las áreas mediterráneo-occidentales más primitivas, están representadas por el Magreb, Córcega y Cerdeña (¿más Sicilia?); compárense las Figs. 16 y 23.

La condición de Iberia como área 'derivada' en el mediterráneo occidental, se desprende también del análisis biogeográfico de la subfamilia Pachydeminae, llevado a cabo por uno de los autores (Sanmartín, 1998; consúltese un resumen en Sanmartín y Martín-Piera, 1999). El análisis de dispersión-vicarianza (DIVA; ver apartado 2.4.2.2.) en los Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea) del área Paleártica, postula tres eventos basales de vicarianza: uno que habría separado el relicto actual del género *Peritryssus* en Sicilia, del

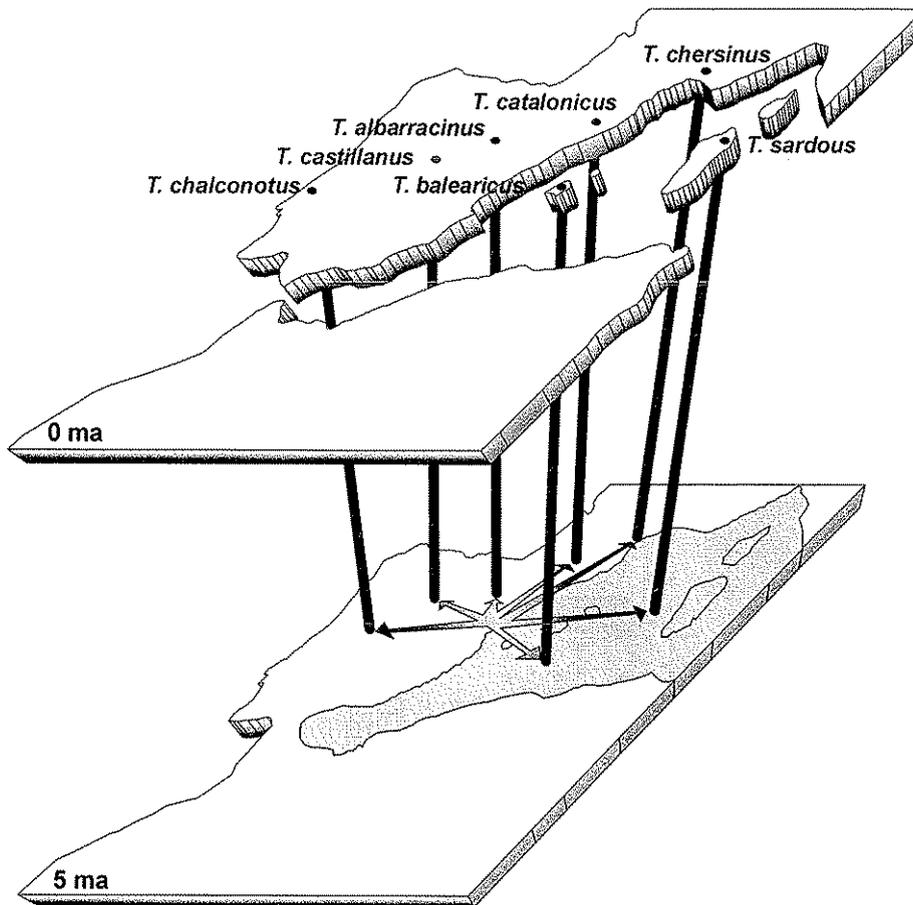


Fig. 20.- Evolución y reconstrucción de la biogeografía histórica del género *Thorectes*. La sección cartográfica inferior corresponde al Mesiniense (5 ma). El resto de las convenciones como en la figura 18. Adaptado de Palmer y Cambefort (1997).

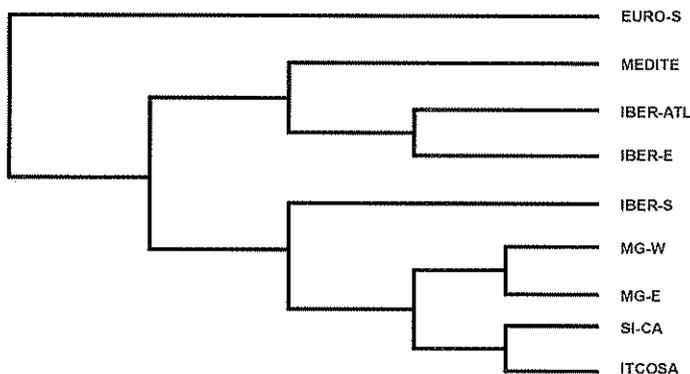


Fig. 21.- Cladograma general de áreas del Mediterráneo occidental obtenido mediante Parsimonia de Brooks, a partir de la filogenia del género *Rhizotrogus* Berthold, 1827. Junto a las áreas de endemismo, se incluyeron las áreas con especies de amplia distribución (Van Soest, 1996). EURO-S: Europa meridional; IBER-ATL: Iberia atlántica; IBER-E: Iberia oriental; IBER-S: Iberia meridional; ITCOSA: Macizo italo-corso-sardo; MEDITE: amplia distribución mediterránea MG-E: Magreb oriental; MG-W: Magreb occidental; SI-CA: Región sicilo calabresa (macizo peloritano-calabrés). Longitud del árbol = 76; Índice de Consistencia = 0,776. Áreas vacías = ausencia. Adaptado de Coca Abia (1995).

resto de la subfamilia en tierras gondwánicas (Cretácico inferior); un segundo que separó las especies africanas (género *Pachydema*) de las del continente asiático (Mioceno medio 17 ma); y un tercero que separó las faunas asiáticas en una región suroccidental (Asia Menor) y otra oriental (llanura aralo-cáspica y Asia Central: género *Hemictenius*) (Mioceno superior 5 ma). En este contexto, resulta más plausible postular que la presencia de los Pachydeminae en tierras laurásicas, se originó en una dispersión miocénica de un antiguo linaje de origen gondwánico. El escenario biogeográfico postulado por *DIVA*, indica que el resto de los géneros

más recientes de Pachydeminae, se habrían originado en Asia Menor, donde el grupo se diversificó rápidamente. Por un lado, se originó un linaje muy diversificado que comprende los géneros *Otoclinius*, *Europton*, *Alaia* y *Brenskiella*, y por otro, un clado hermano que dio lugar al género *Leptochristina* y al ancestro de los dos géneros con representantes ibéricos: *Ceramida* y *Elaphocera*. Estos dos géneros, que ocupan las posiciones más distales del cladograma ilustrado por Sanmartín (1998), se circunscriben al sur de la Península Ibérica (*Ceramida* y *Elaphocera*) y Balcánica (*Elaphocera*)

En resumen, el escenario biogeográfico propuesto por Sanmartín (1998) apunta, un origen del grupo en la parte occidental de Gondwana, con los linajes más primitivos en el África occidental Paleártica y los clados derivados en Asia Menor, así como la existencia de linajes transmediterráneos-meridionales. La presencia en la Península Ibérica sería una condición biogeográfica derivada. Este patrón coincide más con el cladograma de áreas propuesto recientemente por de Jong (1998), que con el escenario de

Oosterbroek & Arntzen (1992) que sugiere la condición plesiocórica (primitiva) de la Península Ibérica para los grupos de distribución mediterránea.

De todo lo que antecede podemos deducir que la presencia de múltiples patrones biogeográficos en los datos procedentes del mismo área biogeográfica, genera un cierto conflicto y ambigüedad en los resultados. Ronquist (1997a) ha sugerido que una posible solución, consistiría en analizar los cladogramas individuales de áreas-taxones, antes de combinarlos a fin de encontrar un cladograma general de áreas. No podemos perder de vista el hecho de que un mismo área,

puede representar múltiples unidades históricas para cada uno de los taxones que en ella viven. Con otras palabras, un área particular puede estar involucrada en diferentes eventos de especiación, dispersión, vicarianza, en distintos momentos de su historia geológica (Cracraft, 1989; Ronquist, 1997a). Por otro lado, la génesis y relaciones entre las áreas, son todavía materia de debate entre los geólogos (de Jong, 1998). Por ello, aunque los datos paleogeográficos constituyen un test de 'congruencia externa' importante para el biogeógrafo, no han erigirse en dogma de fe hasta el punto de rechazar resultados bien fundamentados en filogenias sólidas y bien contrastadas.

5. HACIA UN NUEVO PARADIGMA DE LA EVOLUCIÓN ESPACIAL

Muchos críticos 'externos e internos' de la biogeografía histórica, dudan que las teorías biogeográficas sean algo más que meras narraciones históricas más o menos imaginativas. Aducen problemas epistemológicos fundamentales, aparentemente insalvables: el excesivo número de hipótesis *ad hoc* a las que recurre el biogeógrafo para explicar los procesos y causas históricas de la evolución espacial, así como la imposibilidad de decidir entre hipótesis biogeográficas rivales, ya que no es posible refutar ninguna de ellas. Puesto que no somos capaces de viajar en el tiempo (salvo de la mano del Séptimo Arte), tan sólo podemos limitarnos a reunir y contrastar datos coincidentes o discrepantes pero que, en todo caso, no pasan de ser evidencias circunstanciales, insuficientes para sustentar hipótesis refutables que nos permitan decidir la más robusta de todas ellas. Como hemos visto, esta es una crítica que afecta de lleno a los postulados dispersalistas (Craw y Weston, 1984) y, en menor medida, a la biogeografía vicariante.

No cabe duda que en biogeografía histórica como en cualquier otra ciencia histórica que investiga acontecimientos únicos e irrepetibles, subsisten problemas epistemológicos. No hay acuerdo acerca de qué fenómenos tienen base ontológica y cuáles constituyen legítimas explicaciones, es decir, cuáles tienen base explicativa y cuáles no, qué datos son relevantes y cuáles no. El significado exacto de conceptos fundamentales tales como 'área', 'biota' así como la 'relación' entre estas

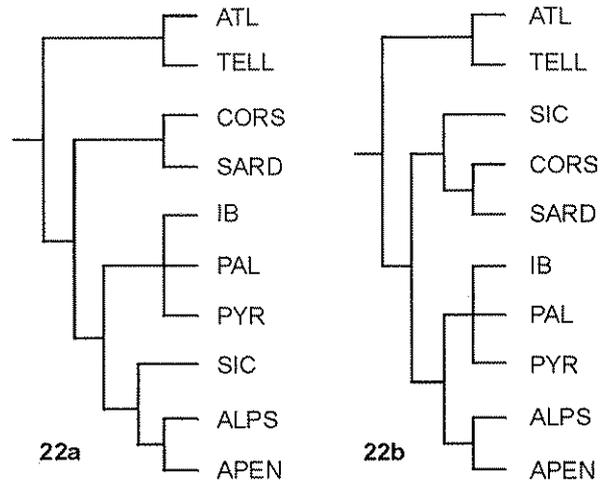


Fig. 22.- Cladograma geológico de áreas mostrando las relaciones paleogeográficas entre áreas en el mediterráneo occidental. a: Según Boccaletti et al. (1990) Sicilia y los Alpes no se separan hasta el Plioceno inferior; b: Posición de Sicilia, más próxima a Córcega y Cerdeña según la visión clásica de, por ejemplo, Álvarez et al. (1974). ALPS: Alpes; APEN: Apeninos; ATL: Atlas; CORS: Córcega; IB: Iberia, incluyendo el Rif; PAL: distribución paleártica general; PYR: Pirineos; SARD: Cerdeña; SIC: Sicilia; TELL: TellAtlas. Adaptado de de Jong (1998).

entidades, aún es ambiguo (Sober, 1988). Con otras palabras, todavía se precisa un esfuerzo clarificador acerca de qué hechos constituyen la base del conocimiento biogeográfico (Andersson, 1996). No obstante, Sober (1988) ha señalado acertadamente, que el concepto de refutabilidad necesita ser redefinido en biogeografía histórica, porque ni los cladogramas son hipótesis generales en el sentido popperiano del término, ni la refutación se ve afectada por la existencia de cladogramas incongruentes basados en diferentes tipos de datos (Hull, 1983). Como señala Andersson (1996), la base ontológica de la biogeografía histórica es la historia evolutiva de las biotas, que es algo más que la mera 'relación' entre ellas. La base del conocimiento biogeográfico está integrado por los patrones de rangos geográficos de los organismos, las relaciones (genealógicas) entre ellos y el conocimiento acerca de la histórica del espacio físico en el que se distribuyen. Por tanto,

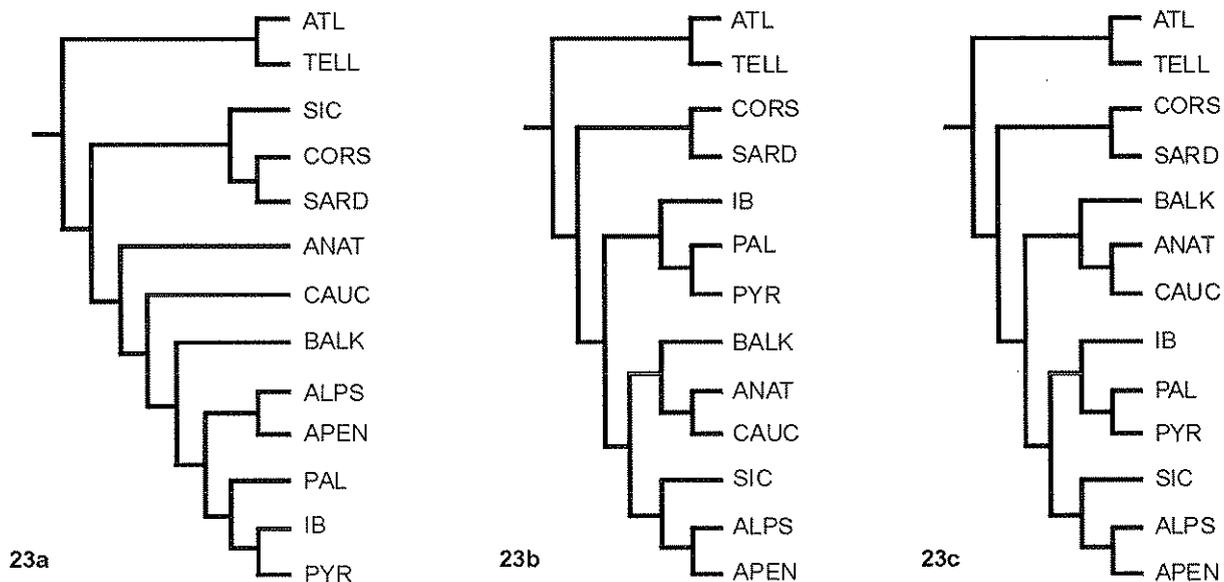


Fig. 23.- Cladograma general de áreas generado mediante Parsimonia de Brooks. a: Asunción 0 (áreas vacías = ausencia); b: Asunción 0 (áreas vacías = no informativas); c: Asunción 0 (áreas vacías = no informativas). ALPS: Alpes; ANAT: Anatolia; APEN: Apeninos; ATL: Atlas; BALK: Balcanes; CAUC: Cáucaso y Montes Elburz; CORS: Córcega; IB: Iberia, incluyendo el Rif; PAL: distribución paleártica general; PYR: Pirineos; SARD: Cerdeña; SIC: Sicilia; TELL: TellAtlas. Adaptado de de Jong (1998).

la base explicativa de la biogeografía histórica integra los principios biológicos generales que relacionan espacio y evolución (Andersson, 1996).

Desde esta perspectiva, el supuesto fundamento epistemológico de las duras críticas vertidas sobre la investigación biogeográfica histórica, se desvanece como un espejismo más aparente que real. En consecuencia, negar el carácter científico de la investigación biogeográfica en su perspectiva histórica, como propugnan los críticos más acérrimos, es una opción estéril y pesimista. Bajo la apariencia de una opción radical basada en un supuesto realismo científico positivista, esconde una actitud integrista incapaz de afrontar con imaginación, no con fantasía, el reto esencial de toda disciplina científica: la búsqueda de su propio paradigma.

Es indudable que la actual biogeografía histórica todavía dista de ser una ciencia madura, pero no es menos cierto que en la última década ha clarificado sus conceptos, ha endurecido sus métodos con la ayuda de la sistemática filogenética y la biología molecular, ha acumulado y contrastado datos y ha aquilatado sus teorías (Morrone y Crisci, 1995). Todo ello se ha traducido en un creciente rigor científico, mal que les pese a sus detractores. De esta forma, la biogeografía histórica reclama legítimamente la consideración de ciencia unificadora, holística en su más pura acepción.

Por otro lado, la mal denominada biogeografía ecológica, aparentemente más próxima, más asequible al observador en su escala espacial y temporal de análisis, está experimentando una auténtica revolución y un proceso de maduración que permite vislumbrar el umbral de una nueva síntesis entre Ecología y Biogeografía. Así, el paradigma ecológico de la adaptación deberá acostumbrarse en el futuro, a compartir su protagonismo con la importancia de la dinámica espacial de los organismos (migración y dispersión), a escala ecológica e histórica (Hengeveld, 1997). En adelante, el biogeógrafo-ecólogo deberá tener en cuenta que las características abióticas del medio no son constantes y que las fluctuaciones observadas, pueden representar algo más que meras variaciones aleatorias entorno a un valor de equilibrio. Con otras palabras, características abióticas del medio tan importantes como el clima, en principio, están en un estado de no-equilibrio. No hay una escala temporal sin alguna tendencia definida. Consecuentemente, en contra de los modelos tradicionales de la dinámica de poblaciones, las especies no pueden alcanzar ningún equilibrio numérico mediante una optimización demográfica o genética, el valor 'óptimo' cambia continuamente en un ambiente espacio-temporalmente no estacionario (Hengeveld, 1997).

El registro fósil del Cuaternario reciente, muestra enormes variaciones en el rango geográfico de especies que aún medran con éxito en el presente (Coope, 1970, 1974, 1979; Elias, 1994), pero también a escalas temporales de un siglo, una década o incluso un año, las especies exhiben a menudo, asombrosas dinámicas espaciales expresadas en extensiones y contracciones de su rango geográfico y en la dinámica geográfica dentro de su propio rango (Hengeveld, 1997). Aparentemente, las condiciones ambientales cambian tan rápidamente, que las especies no pueden adaptarse

adecuadamente. Esto significa que a escala ecológica y geográfica, *las especies son bastante rígidas* y, por consiguiente, la única manera de sobrevivir *es buscar en el espacio el hábitat con las condiciones óptimas de supervivencia*; todas tienen que 'moverse' más pronto o más tarde. No obstante, la flexibilidad demográfica local y la dinámica geográfica entre regiones, puede balancear el impacto de las condiciones ambientales sobre especies inherentemente rígidas. Con otras palabras, las especies no son completamente rígidas, a gran escala espacio-temporal pueden experimentar subsecuentes procesos de especiación (Hengeveld, 1997). Se puede decir más alto, pero no más claro.

Este existencialismo biológico, como filosóficamente califica el propio Hengeveld el nuevo escenario epistemológico, es radicalmente diferente al esencialismo ecológico tradicional, define un marco teórico cargado de nuevos conceptos ('intensidad de aparición ecológica de la especie', 'riesgo local de extinción', 'riesgo geográfico óptimo', etc.), que enlazan con nuevas perspectivas en Paleontología ('extinciones de fondo', 'extinciones masivas') y, en fin, entronca con numerosas ciencias no biológicas tales como la climatología, glaciología y oceanografía (Hengeveld, 1997).

La Biogeografía añade el componente de 'amplia escala' a la Ecología. Es ya una opinión generalizada entre ecólogos y biogeógrafos y un feliz encuentro entre ambos colectivos de científicos, el hecho de que la distribución espacial y las adaptaciones ecológicas de los seres vivos, son el resultado de la acción conjunta de factores históricos y ecológicos (Nelson y Platnick, 1981; Brooks y McLennan, 1991 y 1993; Cornell y Lawton, 1992; Cadle y Green, 1993; Farrell y Mitter, 1993; Haydon et al., 1993; Pearson y Juliano, 1993; Ricklefs y Schluter, 1993; Valkenburgh y Janis, 1993; Lobo, 1998). A pesar de los problemas y dificultades inherentes a la distinción de factores históricos y ecológicos (Endler, 1982), esta nueva concepción unificadora, ha favorecido el desarrollo de metodologías dirigidas a deslindar las causas actuales y remotas que determinan la distribución espacial a escala local, regional y geográfica; unas más descriptivas (Martín-Piera et al., 1992), otras más predictivas (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993; Haydon et al., 1993; Birks, 1996).

En suma, es fácil percibir que la Biogeografía, finalmente, camina con paso firme hacia un nuevo paradigma y en su perspectiva histórica y ecológica, puede seguir de forma independiente su propia agenda científica, en conjunción con los avances de otras disciplinas científicas (Hengeveld, 1997). El lector interesado encontrará en este volumen monográfico, un desarrollo teórico extenso de estas ideas (ver Jorge M. Lobo).

De todo lo que antecede, concluimos que a pesar de los problemas teóricos y dificultades metodológicas que aún subsisten, especialmente en biogeografía histórica, no es preciso recurrir a la 'máquina del tiempo' para aceptar que los resultados de estas investigaciones no son triviales e irrelevantes, ni un '*dolce fare niente*' o un divertimento intelectual arraigado en un mero diletantismo científico. El tiempo dirá hasta donde llega nuestra ingenuidad.

AGRADECIMIENTO

Los autores discutieron con Jorge M. Lobo, autor de otro trabajo en este volumen, el contenido y el nexo de unión entre ambos manuscritos que, de esta forma, se enriquecieron mutuamente. Sus comentarios contribuyeron a clarificar algunos 'agujeros negros' del manuscrito original.

Francisco de Borja Sanchiz Gil de Avalle, tuvo la gentileza de cedernos las imágenes digitalizadas de las Figs. 9 a 14.

Como siempre, Antonio Melic es el principal 'culpable' de esta nueva participación en los volúmenes monográficos del Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa. Nuestro sincero agradecimiento por invitarnos a compartir con él esta nueva aventura y distraernos de la práctica científica cotidiana, hartó especializada y, con demasiada frecuencia, programada de acuerdo con los baremos de evaluación imperantes, ajenos por completo a los trabajos de actualización y divulgación. Estamos seguros que en un futuro no muy lejano, verá recompensado su tremendo esfuerzo con el reconocimiento que merecen, él y el Boletín que dirige. Entre tanto y a pesar de ciertos momentos de desánimo ("... ¡en qué hora me he comprometido!..."), hemos disfrutado releando viejos y nuevos artículos, refrescando nuestras ideas y, sobre todo, poniéndolas en orden.

Este trabajo ha sido financiado por el Proyecto:

Patrones de Diversidad Geográfica en Insectos.

Una aproximación a la Evaluación de Áreas Prioritarias de Conservación en España Central:

PB97-1149-D.G.I.C.Y.T.

BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ W., COCOZZA, T. & WEZEL, F. C., 1974. Fragmentation of the Alpine orogenic belt by microplate dispersal. *Nature*, **248**: 309-314.
- ANDERSSON, L., 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **23**: 269-277.
- BARBADILLO, L. J., GARCÍA-PARIS, M. & BORJA SANCHIZ, F., 1997. Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. En: *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*, pp. 47-100. Juan M. Pleguezuelos (ed.). Asociación Herpetológica Española, Monografías de Herpetología, No. 3. Universidad de Granada. Granada. 542 pp.
- BENSON, R. H., RAKIC-EL BEID, K. & BONADUCE, G., 1992. Molecular Systematic of the genus *Clemmys* and the intergeneric relationships of Emydid Turtles. *Herpetol.*, **52** (1): 89-97.
- BIRKS, H. J. B., 1996. Statistical approaches to interpreting diversity patterns in the Norwegian mountain flora. *Ecography*, **19**: 332-340.
- BOCCALETTI, M., CIARANFI, N., COSENTINO, D., DEIANA, G., GELATI, R., LENTINI, F., MASSARI, F., MORATTI, G., PESCATORE, T., RICCI LUCCHI, F. & TORTORICI, L., 1990. Palinspastic restoration and paleogeographic reconstruction of the peri-Tyrrhenian area during Neogene. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, **77**: 41-50.
- BREMER, K., 1992. Ancestral areas: A cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, **41**: 436-445.
- BROOKS, D. R., 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, **39**: 14-30.
- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A., 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behaviour. A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press. Chicago, 434 pp.
- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A., 1993. Historical ecology: Examining phylogenetic components of community evolution. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 267-280. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- BRUNDIN, L., 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic biogeography. En: *Vicariance Biogeography: A Critique*. Eds. G. NELSON & D. E. ROSEN. Columbia University Press. New York, pp. 94-138.
- BUSAK, S. D., 1986. Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *Nat. Geogr. Res.*, **2** (1): 17-36.
- CADLE, J. E. & GREEN, H. W., 1993. Phylogenetic patterns, Biogeography, and the Ecological structure of Neotropical Snake Assemblages. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 281-293. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- CAIN, S. A., 1944. *Foundations of Plant Geography*. Harper, New York. 556 pp.
- CAMBEFORT, Y., 1995. Deux nouvelles espèces du genre *Neonittis* Péringuey, 1901, et note sur la phylogénie et la biogéographie des Onitini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* **17** (2): 41-48.
- CAMBEFORT, Y., 1996. Une nouvelle espèce afro-tropicale d'*Euoniticeillus* Janssens, 1953, avec une phylogénie du genre (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie*, **18** (3): 115-119.
- CAMBEFORT, Y., 1997. Food choice and environment occupancy in Afrotropical dung beetles: a phylogenetic study of two examples (Coleoptera, Scarabaeidae). En: *The origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic tests of evolutionary Scenarios*. pp. 125-134. Ph. GRANDCOLAS ed. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Tome 173 Zoologie. Paris 354 pp.
- CAPUTO, V., 1993. Taxonomy and evolution of the *Chalcides chalcides* complex (Reptilia, Scincidae) with description of two new species. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, **11** (1): 47-120.
- CAREY, S. W., 1988. *Theories of the earth and universe—a history of dogma in the earth sciences*. Standford: Standford University Press, 1-18.
- CASALE, A., 1988. *Revisione degli Sphodrina* (Coleoptera, Carabidae, Sphodrimi). Monographie No 5. 1024 pp.
- COCA ABIA, M., 1995. *Taxonomía, filogenia y biogeografía del género Rhizotrogus Berthold, 1827 (Col., Melolonthidae) en el Mediterráneo occidental*. Memoria de Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Biología. 241 pp. Inédita.
- COCA-ABIA & MARTÍN-PIERA, F., 1998. Revisión taxonómica del género *Rhizotrogus* Berthold, 1827 (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthidae). *Coleopterological Monographs*. Asociación Europea de Entomología, N° 2: 140 pp.
- COOPE, G. R., 1970. Interpretations of Quaternary Insects fossils. *Annual Review of Entomology*, **15**: 97-120.
- COOPE, G. R., 1974. Interglacial Coleoptera of Bobbishole Ipswich, Suffolk. *Journal of the Geological Society*, **130**: 333-340.

- COOPE, G. R., 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 247-268.
- CORNELL, H. V. & LAWTON, J. H., 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 1-12.
- COX, C. B., 1974. Vertebrate paleodistributional patterns and continental drift. *Journal of Biogeography*, **1**: 75-94.
- COX, C. B., 1998. From generalized tracks to ocean basins—how useful is Panbiogeography. *Journal of Biogeography*, **25**: 813-828.
- CRACRAFT, J., 1989. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*, **37** (3): 221-236
- CRAW, R. C., 1979. Generalized tracks and dispersal in biogeography: a response to R. M. McDowall. *Systematic Zoology*, **28**: 99-107.
- CRAW, R. C., 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, **37**: 291-230.
- CRAW, R. C. & PAGE, R. D. M., 1988. Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. En: *Evolutionary processes and metaphors*. M.-W. HO & S. W. FOX (ed), pp. 163-189. John Wiley & Sons. London
- CRAW, R. C. & WESTON, P., 1984. Panbiogeography: a progressive research program?. *Systematic Zoology*, **33**: 1-33.
- CROIZAT, L., 1958. *Panbiogeography*, vols 1, 2a, 2b. Caracas. Publicado por el autor.
- CROIZAT, L., 1964. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Caracas. Publicado por el autor.
- DARLINGTON, P. J. JR., 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons. New York. 675 pp.
- DARWIN, CH., 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races on the Struggle for Life*. Murray, London. 615 pp.
- DE CANDOLLE, A. P. 1820. Géographie botanique. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, **18**: 359-422. Strasbourg: FG Levrault.
- DE JONG, H., 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of Linnean Society*, **65**: 99-164.
- DERCOURT, J., ZONENSHAIN, L. P., RICOU, L. E., KAZMIN, V. G., LE PICHON, X., KNIPPER, A. L., GRANDJACQUET, C., SBORTSHIKOV, I. M., GEYSSANT, J., LEPVRIER, C., PECHERSKY, D. H., BOULIN, J., SIBUET, J. C., SAVOSTIN, L. A., SOROKTHIN, L. O., WESTPHAL, M., BAZHENOV, M. L., LAUER, J. -P., & BIJUDUVAL, B., 1986. Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. *Tectonophysics*, **123**: 241-315.
- DEWEY, J. F., HELMAN, M. L., TURCO, E., HUTTON, D. H. W. & KNOTT, S. D., 1989. Kinematics of the Western Mediterranean. En: CORWARD, M. P., DIETRICH, D. & PARK, R. G., (eds). *Alpine tectonics*. Geological Soc. Spe. Pub., **45**: 265-283.
- ELIAS, S. A., 1994. *Quaternary insects and their environments*. Smithsonian Institution Press, Washington. 284 pp.
- ENDLER, J. A., 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoology*, **22**: 441-452.
- ENGHOFF, H., 1995. Historical biogeography of the Holarctic: Area relationships, ancestral areas, and dispersal of non-marine animals. *Cladistics*, **11**: 223-263.
- FARRELL, B. D. & MITTER, CH., 1993. Phylogenetic determinants of Insect/Plant community diversity. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 253-266. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- FARRIS, J., 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, **19**: 83-92.
- FITCH, W. M., 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, **20**: 406-416.
- GIACHINO, P. M. & VAILATI, D., 1993. Revisione degli Anemadinae Hatch, 1928 (Coleoptera, Cholevidae). *Museo Civico di Scienze Naturali di Brescia. Monografie di "Natura Bresciana"*, No 18: 1-314.
- GOODMAN, M., CZELUSNIAK, J., MOORE, G. W., ROMERO-HERRERA, A. E. & MATSUDA, G., 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage: a parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Systematic Zoology*, **28**: 132-168.
- GREHAN, J. R., 1988. Panbiogeography: Evolution in space and time. *Riv. Biol.-Biol. Forum*, **81**: 469-498.
- GRISWOLD, C. E., 1991. Cladistic biogeography of Afrotropical spiders. *Australian Systematic Botany*, **4**: 73-89.
- HAYDON, D., RADTKEY, R. R. & PIANKA, E. R., 1993. Experimental Biogeography: Interaction between stochastic, historical, and ecological processes in a model Archipelago. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 117-130. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- HENGVELD, R., 1997. Impact of biogeography on a population-biological paradigm shift. *Journal of Biogeography*, **24**: 541-547.
- HENNIG, W., 1968. *Elementos de una Sistemática Filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires. 353 pp.
- HOVENKAMP, P., 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, **13**: 67-79.
- HSÜ, K. J., 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, 197 pp.
- HSÜ, K. J., MONTADERT, L., BERNOUILLI, D., CITA, M. B., ERICKSON, A., GARRISON, R. E., KIDD, R. B., MELIERES, F., MÜLLER, C. & WRIGHT, R., 1977. History of the mediterranean salinity crisis. *Nature*, **267**: 399-403.
- HULL, D. L., 1983. Karl Popper and Plato's metaphor. *Adv. Cladistics*, **2**: 177-189.
- HUMPHRIES, C. J., 1992. Cladistic Biogeography. En: *Cladistics: A practical course in Systematics*. P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W., SCOTLAND, D. J. SIEBERT, & D. M. WILLIAMS (eds.) pp. 137-159. The Systematic Association, Pub. No 10. Clarendon. Oxford University Press. 191 pp.
- HUMPHRIES, C. J. & PARENTI, L. R., 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press. 98 pp
- HUMPHRIES, C. J. & SEBERG, O., 1989. Graphs and generalized tracks: some comments on method. *Systematic Zoology*, **38**: 69-76.
- JEANNEL, R., 1940. *La Genèse des Faunes terrestres*. Paris, P. U. F., 514 pp.
- KLUGE, A. G., 1993. Three-taxon transformation in phylogenetic inference: ambiguity and distortion as regards explanatory power. *Cladistics*, **9**: 246-259.
- KLUGE, A. G. & FARRIS, J. S., 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, **18**: 1-32.
- LA GRECA, M., 1990. The Insect Biogeography of West Mediterranean Islands. *International Symposium on Biogeographical aspects of insularity*. Accademia Nazionale dei Lincei. Roma, pp. 469-491.
- LANTERI, A. A., 1990. Systematic revision and cladistic analysis of *Phacepholis* Horn (Col. Curculionidae). *Southwestern Entomologist*, **15** (2): 179-204.
- LINDROTH, C. H., 1957. *The Faunal Connections between Europe and North America*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 344 pp.
- LOBO, J. M., 1998. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera: Laparosticti). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **21** (3-4): 15-31.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado, pp. 271-296. En: AGUIRRE E. (ed.), *Paleontología, nuevas tendencias*. C.S.I.C. Madrid. 433 pp.
- LUMARET, J.-P., & LOBO, J. M., 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. *Biodiversity Letters*, **3**: 192-199.
- MADDISON, D. R., RUVOLO, M. & SWOFFORD, D. L., 1992. Geographic origins of human mitochondrial DNA: Phylogenetic evidence from control regions sequences. *Systematic Biology*, **41**: 111-124.

- MARTÍN-PIERA, F., 1983. Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de Onthophagini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1: 165-200.
- MARTÍN-PIERA, F., 1993. FORUM: Taxonomía y Faunística. *Eos*, 69: 267-269
- MARTÍN-PIERA, F., 1995. El conocimiento entomológico "asintótico". *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, 9: 3-6.
- MARTÍN-PIERA, F. & COCA ABIA, M., 1992. Revisión taxonómica del género *Rhizotrogus* Berthold, 1827: El grupo de *Rh. cicatricosus* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Melolonthidae). *Elytron*, 6: 199-219.
- MARTÍN-PIERA, F., VEIGA, C. M. & LOBO, J. M., 1992. Ecology and biogeography of dung-beetles communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 19: 677-691.
- MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1983. *Amphionthophagus* nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1 (1): 59-76.
- MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du "groupe de *O. ovatus*"; I. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 2 (3): 241-250.
- MARTÍN-PIERA, F. & ZUNINO, M., 1986. Analisis sistemática, filogenética e biogeográfica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Coleoptera, Scarabaeidae: genere *Onthophagus*): il gruppo *ovatus*. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 4 (2): 413-467.
- MELIC, A., 1994. El Dr. Fermín Martín Piera y el conocimiento entomológico asintótico. *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, 8: 29-31.
- MELIC, A., 1995. Las cuatro esquinas del tablero entomológico. *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, 9: 7-10.
- MITTER, C. & BROOKS, D. R., 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En: *Coevolution*. D. J. FUTUYMA & M. SLATKIN (eds.), pp. 65-98. Sunderland. Sinauer.
- MOLLER-ANDERSEN, N., 1991. Cladistic biogeography of marine water-striders (Insecta, Hemiptera) in the Indo-Pacific. *Australian Systematic Botany*, 4 (1): 151-163.
- MONTREUIL, O., 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et Dichotomini (Coleoptera: Scarabaeidae). Scénario Biogéographique. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 34 (2): 135-148.
- MORRONE, J. J., 1993. Beyond binary options. *Cladistics*, 9: 437-438.
- MORRONE, J. J., 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-441.
- MORRONE, J. J. & CARPENTER, J. M., 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics*, 10 (2): 99-153.
- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V., 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- MYERS, A. A. & GYLLER, P. S., 1988. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animals and plant distribution*. Chapman & Hall. London, 578 pp.
- NELSON, G., 1969. The problem of historical biogeography. *Systematic Zoology*, 18: 243-246.
- NELSON, G., 1974. Historical biogeography: an alternative formalization. *Systematic Zoology*, 23: 555-558.
- NELSON, G., 1983. Vicariance and cladistics: historical perspectives with implications for the future. En: *Evolution, Time and Space: The emergence of Biosphere*, ed. R. W. SIMS *et al.*, pp. 469-492. London- New York. Academic Press.
- NELSON, G., 1984. Cladistics and biogeography. En: *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*. T. DUNCAN & T. F. STUESSY (eds), pp. 273-293. Columbia University Press. New York.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. I., 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience*, 30: 339-343.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. I., 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press. New York.
- NOONAN, G., 1988. Faunal relationships between eastern North America and Europe as shown by Insects. *Mem. Entomological Society of Canada*, 144: 39-53.
- NORLANDER, G., ZHIWEI, L. & RONQUIST, F., 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, 21: 151-166.
- OOSTERBROEK, P. & ARNTZEN, J. W., 1992. Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography*, 19: 3-20.
- OWEN, H. G., 1983. *Atlas of continental displacement, 200 millions years to present*. Cambridge: Cambridge University Press. 1-159.
- PAGE, R. D. M., 1987. Graphs and generalised tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology*, 36: 1-17.
- PAGE, R. D. M., 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology*, 37: 254-270.
- PAGE, R. D. M., 1989. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 5: 167-182.
- PAGE, R. D. M., 1990. Component analysis: a valiant failure?. *Cladistics*, 5: 167-182.
- PAGE, R. D. M., 1993. *COMPONENT 2.0. User's Guide*. The Natural History Museum. London. 133 pp
- PAGE, R. D. M., 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, 43: 58-77.
- PAGE, R. D. M., 1995. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, 10: 21-41.
- PAGE, R. D. M. & LYDEARD, C., 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 10: 21-41.
- PALESTRINI, C., 1985. Note sistematiche e zoogeografiche su un sottogenere indoaficano di *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 3 (1): 29-52.
- PALESTRINI, C., SIMONIS, A. & ZUNINO, M., 1985. Modelli di distribuzione dell'entomofauna della Zona di Transizione Cinese, analisi di esempi e ipotesi sulle sue origini. *Biogeographia*, 11: 195-209.
- PALESTRINI, C. & ZUNINO, M., 1986. L'analisi dell'entomofauna nelle Zone di Transizione: prospettive e problemi. *Biogeographia*, 12: 11-25.
- PALMER, M. & CAMBEFORT, Y., 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Geotrupidae): Une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 33 (1): 3-18.
- PASSERIND'ENTREVES, P., 1982. Note su alcuni Scitrididi della fauna italiana (Lep. Scythruidae). *Bolletino del Museo Zoologia della Università di Torino*, 6: 79-96.
- PATTERSON, C., 1981. Methods of paleobiogeography. En: *Vicariance Biogeography: A Critique*. Eds. G. NELSON & D. E. ROSEN. Columbia University Press. New York, pp. 446-500.
- PEARSON, D. L. & JULIANO, S. A., 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetles. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds), pp. 194-202. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- PICKFORD, M., 1996. Earth expansion, plate tectonics and Gaia's pulse. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Série 4, Section C, 18: 451-516.
- PLATNICK, N. I., 1988. Systematics, evolution and biogeography: a Dutch treat. *Cladistics*, 4: 308-313.
- PLATNICK, N. I. & NELSON, G., 1984. Composite areas in vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 33: 328-335.
- PLATNICK, N. I. & NELSON, G., 1988. Spanning-tree biogeography: shortcut, detour, or dead-end?. *Systematic Zoology*, 37: 410-419.
- RAPOPORT, E., 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, 1ª Edición, Mexico D. F. 214 pp
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61: 539-673.
- RIBERA, I. BLASCO-ZUMETA, J., 1998. Biogeographical links between steppe insects in the Monegros region (Aragón, NE Spain), the eastern Mediterranean, and central Asia. *Journal of Biogeography*, 25: 969-986.
- RICKLEFS, R. E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.

- RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., 1993. Species diversity: Regional and Historical influences. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 350-360. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- RICOU, L. E., DERCOURT, J., GEYSSANT, J., GRANDJACQUET, C., M., LEPVRIER, C., & BIJU-DUVAL, B., 1986. Geological constraints on the Alpine evolution of the Mediterranean Tethys. *Tectonophysics*, **123**: 83-122.
- RONQUIST, F., 1994. Ancestral areas and parsimony. *Systematic Biology*, **43**: 267-274.
- RONQUIST, F., 1995a. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, **20**: 309-335.
- RONQUIST, F., 1995b. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalized parsimony. *Cladistics*, **11**: 73-89.
- RONQUIST, F., 1996. *DIVA, versión 1.1. User's Manual*. Computer program for MacOS and Win32. Available from www.systbot.uu.se/personel/f_ronquist.html.
- RONQUIST, F., 1997a. Dispersal-Vicariance analysis: a new biogeographic approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46** (1): 195-203.
- RONQUIST, F., 1997b. Phylogenetic approaches in coevolution and biogeography. *Zoologica Scripta*, **26** (4): 313-322.
- RONQUIST, F. & NYLIN, S., 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Zoology*, **39**: 323-344.
- ROSEN, D. E., 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, **24**: 431-464.
- ROSEN, D. E., 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, **27**: 159-188.
- SANMARTÍN, I., 1998. *Evolución de los Pachydeminae Paleárticos* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae). Memoria de Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Biología. 367 pp. Inédita.
- SANMARTÍN, I. & MARTÍN-PIERA, F., 1999. Resumen de Tesis: Evolución de los Pachydeminae Paleárticos (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **25**: 1-9. Zaragoza.
- SIMPSON, G. G., 1965. *The Geography of Evolution*. Collected essays. Chilton. Philadelphia and New York. 249 pp.
- SMITH, A. G., SMITH, D. G., & FUNNELL, B. M., 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic costlines*. Cambridge University Press, Cambridge. 99 pp.
- SOBER, E., 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetics in vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, **37**: 245-253.
- UDVARDY, M., 1979. *Dynamic Zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reynold Company. New York, 455 pp.
- VAN SOEST, R. W. M., 1996. Recording widespread distributions in general area cladogram construction. *Vie et Milieu*, **46**: 155-161.
- VALKENBURGH, B. & JANIS, CH. M., 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical perspectives*. RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. (eds.), pp. 230-240. University of Chicago Press. Chicago. 416 pp.
- VARGAS, J. M., 1993. Siete pecados capitales en Biogeografía. *Zoologia baetica*, **4**: 39-56.
- WAGNER, W. H. JR., 1963. Biosystematics and taxonomic categories in lower vascular plants. *Regnum Vegetabile*, **27**: 63-71.
- WALLACE, A. R., 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. 2 vols. Harper, New York. 503 y 553 pp. Reprinted 1962 by Hafner. New York, and London.
- WILEY, E. O., 1988 a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, **37**: 271-190.
- WILEY, E. O., 1988 b. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 513-542.
- YATA, O., 1990. Cladistic biogeography of *Eurema* butterflies belonging to subgenus *Terias* (Lepidoptera, Pieridae) with particular reference to Wallacea. En: *Insects and the rain forests of South East Asia (Wallacea)*. W. J. KNIGHT & J. D. HOLLOWAY (eds.). Royal Entomological Society of London. London. 348 pp.
- ZANDEE, M. & ROSS, M. C., 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, **3**: 305-332.
- ZUNINO, M., 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthopagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolletino del Museo di Zoologia della Università di Torino*, **1**: 1-18.
- ZUNINO, M., 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, **2**: 9-162.
- ZUNINO, M., 1985a. Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomologica Mexicana*, **64**: 101-115.
- ZUNINO, M., 1985b. Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area Euromediterranea: Relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti XIV Congresso Nazionale italiano di Entomologia*, Palermo, Erice, Bagheria, pp. 321-325.