



El concepto de Área de Distribución: Algunas reflexiones teóricas

Mario Zunino
Università di Urbino
Facoltà di Scienze Ambientali
Località Crocicchia
61029 Urbino (PU)
ITALIA
mayate@uniurb.it

*Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario
y Estimación de la Diversidad Entomológica
en Iberoamérica: PrIBES-2000.*

Martín-Piera, F., J.J. Morrone &
A. Melic (Eds.)

ISBN:

m3m : Monografías Tercer Milenio

vol. 1, SEA, Zaragoza, 2000

pp.: 79 - 85.

PrIBES-2000:

**Proyecto para Iberoamérica de
Entomología Sistemática.**

<http://entomologia.rediris.es/pribes2000>

Coordinador del proyecto:

Dr. Fermín Martín-Piera

Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional Ciencias Naturales-CSIC
c/. José Gutiérrez Abascal, 2
28006 Madrid (ESPAÑA)
fermin@mncn.csic.es

Coeditores del volumen:

**Sociedad Entomológica Aragonesa
(SEA).**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 6
50012 Zaragoza (ESPAÑA)

Director Publicaciones: Antonio Melic
amelic@retemail.es

CYTED— Programa Iberoamericano de
Ciencia y Tecnología para el desarrollo.

Coordinador Internacional:

Dr. Gonzalo Halffter.

Instituto de Ecología
2,5 km antigua ctra. a Coatepec
Apdo. Correos, 63
Xalapa 9100, Veracruz (MEXICO).

Con la colaboración de
Instituto HUMBOLDT
COLOMBIA

EL CONCEPTO DE ÁREA DE DISTRIBUCIÓN: ALGUNAS REFLEXIONES TEÓRICAS

Mario Zunino

Resumen:

En este trabajo se discute el siguiente problema: el área de distribución de un grupo monofilético (y en primer lugar, de una especie) ¿tiene alguna realidad o es simplemente la representación espacial de su ocupante? Si la especie es una entidad de tipo individual, provista de propiedades ontológicas y genealógicas, e interactúa con el medio ambiente como tal entidad, entonces otorga el estatus y la realidad de área de distribución a la fracción de espacio físico que ocupa, y la propia área de distribución está provista de las mismas propiedades ontológicas y genealógicas de la especie. Haciendo hincapié en este punto de vista, puesto que la especie puede considerarse la máxima secuencia de eidoforontes (=portadores de imagen) conectados por relaciones genealógicas (tocogenéticas) exclusivas, la área de distribución de una especie puede considerarse la máxima secuencia de nemoforontes (=portadores de lugares) conectados por relaciones exclusivas de ancestro–descendiente. Este enfoque teórico hace que sea legítimo construir árboles de Steiner, que representan hipotéticas relaciones entre áreas de distribución, y que son independientes de toda hipótesis relativa a la filogenia de los ocupantes o a la historia de las áreas geográficas involucradas. Se propone y discute también una metodología, analizando como ejemplo un grupo mediterráneo de coleópteros.

Palabras clave: Área de distribución, nemoforonte, Biogeografía teórica, metodología.

The concept of Distribution Area: some theoretical reflexions

Abstract:

This paper deals mainly with the following question: does the distribution area of a monophyletic unit (and firstly of a species) have some reality or is it simply the spatial representation of its occupant? If the species is an individual-like entity, having ontological and genealogical properties, and interacting with the environment as such an entity, then it grants the status and reality of distribution area to the fraction of physical space it occupies, and the distribution area itself has the same ontological and genealogical properties of the species. According to this viewpoint, since the species can be viewed as the largest succession of eidophoronts (= bearers of the image) linked by exclusive genealogical (tocogenetic) relationships, the distribution area (of a species) can be considered the largest succession of nemophoronts (bearers of places) linked by exclusive ancestor–descendant relationships. Such a theoretical approach allows us to build Steiner trees representing hypothetical relationships between distribution areas, which are independent of any hypothesis about organism phylogeny and geographical history. A methodological procedure is also proposed and discussed by means of the analysis of a Mediterranean genus of Coleoptera.

Key words: Distribution Area, nemophoront, Theoretical Biogeography, methodology.

Es casi redundante subrayar que el área de distribución de un taxón es el elemento básico de todo estudio y de toda investigación en biogeografía. En la literatura biogeográfica son muy frecuentes las referencias, e incluso las discusiones, sobre los aspectos metodológicos relacionados con la transcripción y representación en un mapa de las áreas de distribución, tanto de las especies, como de los grupos superiores (o inferiores), y hasta de las comunidades, ecosistemas, biotas, etc. Sin embargo, muy pocas veces el propio concepto de área de distribución ha sido objeto de una discusión profunda. Efectivamente, en la enorme mayoría de los manuales y tratados de biogeografía, tal concepto queda en un nivel meramente implícito e intuitivo.

Entre los pocos autores que trataron el tema cabe recordar a Dupuis (1984), quien al hablar del concepto de carácter en el marco de una discusión estrictamente filogenética, considera que “*the distributions are acquired and nonreproducible and constitute documents concerning the taxa, rather than inherited, intrinsic attributes* (cursivas nuestras)”. En otras palabras, el autor francés considera al área de distribución como la mera “sombra” que su ocupante proyecta sobre la faz de la Tierra.

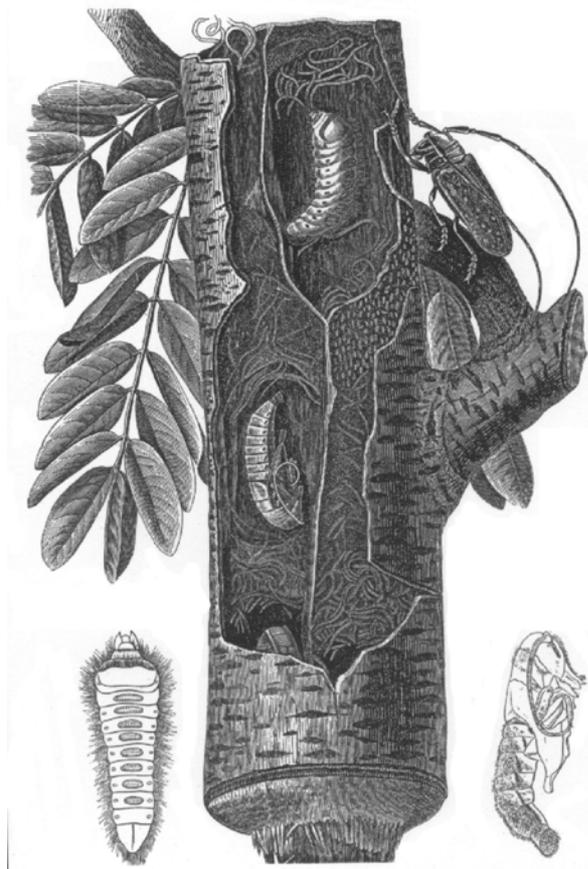


Fig. 1. El huevo (no figurado), la larva, la pupa y el adulto, son los sucesivos semaforontes de un individuo del coleóptero cerambícido *Oncerodes vomicosus* (de Blanchard E., 1877, Moers et métamorphoses des insectes. II Ed. Germer Baillière et C., Paris).

En un contexto más estrictamente ecológico, si bien disponemos de una literatura relativamente amplia acerca de la estructura del área de distribución y de sus fronteras (véanse por ejemplo, los libros ya clásicos de Udvardy, 1969; Margalef, 1974 y Rapoport, 1975), tampoco encontramos una definición clara de lo que es la área de distribución.

Pulliam (1988) resaltó el hecho de que una fracción de la área (*'sink area'*) puede estar ocupada por individuos que no se reproducen (*'living deads'*), así que la "población" que la ocupa depende estrictamente de otra fracción (*'source area'*) en donde la especie se reproduce y de donde proceden por dispersión los individuos que ocuparán la *"sink area"*. Las ideas de Pulliam brindan una herramienta interesante para delimitar el área de distribución –al menos, en una dimensión sincrónica– en términos de *relaciones*: es evidente que si bien los "muertos vivientes" forman parte del ecosistema y por ende, mantienen una relación de influencia recíproca con su entorno, ello no se refleja en el acervo génico de la especie, y por ello tampoco en la evolución de la propia especie. Por tanto, ha de considerarse que la *"sink area"* no forma propiamente parte del área de distribución de la especie.

Las relaciones entre la evolución conjunta de la vida y la Tierra fueron uno de los temas principales del pensamiento biogeográfico de Croizat, el fundador de la panbiogeografía (véase por ejemplo, Croizat, 1964), quien siempre sostuvo que *"flesh and rocks evolve together"*. En los principios básicos de la panbiogeografía, el elemento espacio es considerado fundamental, estando estrictamente relacionado con la

filogenia de los organismos y su anagénesis en el marco del proceso histórico de la evolución, sin estar subordinado a tal proceso del que, por el contrario, es parte integrante. Sin embargo, cabe subrayar que tampoco en la literatura panbiogeográfica encontramos una definición explícita de área de distribución (véase por ejemplo, Craw *et al.*, 1999, y la abundante literatura ahí reseñada).

Una discusión preliminar de algunos aspectos de las relaciones entre una unidad biológica monofilética –una especie o un grupo supraespecífico– y su área de distribución, ha sido desarrollada por Zunino y Palestini (1991a, 1991b). Consideramos que el problema es sobre todo de orden teórico y conceptual, y que el interrogante principal al que tenemos que contestar es el siguiente: el área de distribución (de una unidad monofilética, y en primer lugar, de una especie) ¿tiene alguna realidad intrínseca o es simplemente la representación espacial de su ocupante? De hecho, si las áreas de distribución no tuvieran realidad intrínseca alguna, toda argumentación acerca de su evolución y relaciones mutuas carecería de cualquier fundamento, y la biogeografía se quedaría en la mera descripción de los posibles escenarios donde ocurre la evolución orgánica. En otras palabras, tendríamos que considerar a todo cambio biogeográfico, como el efecto de dos fenómenos independientes: la variación de la superficie de la Tierra y de sus características fisicoquímicas y la evolución orgánica.

Con motivo de proponer una respuesta a tal interrogante, Zunino y Palestini (1991b; ver también Zunino y Zullini, 1995) hacen hincapié en un concepto de especie, que sintetizan de la forma siguiente (al menos en lo que se refiere a organismos bisexuales): la especie es un conjunto de poblaciones naturales, cuya unidad procede de su origen monofilético¹ y se mantiene entre los límites espacio-temporales en cuyo marco las unidades discretas que en cada momento lo integran (individuos), mantienen su cohesión reproductivo-genética interna y la independencia de su acervo génico y *como consecuencia de ello*, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente. En línea con las ideas de Paterson (1985) y sobre todo de Ghiselin (1974, 1987; ver también Cracraft, 1987)², todo lo anterior implica que la especie es una entidad individual y, por ello, está provista de una realidad tanto ontológica como genealógica.

Sin embargo, al reconocer a la especie como entidad individual con propiedades ontológicas, parece legítimo aplicarle el concepto de individuo discutido por Hennig (1968). El autor alemán considera al individuo como una entidad histórica cerrada, integrada por una sucesión definida de distintas etapas ontogenéticas a las que denomina semaforontes (= portadores de caracteres: ver figura 1). En este marco conceptual, la vida filogenética de una especie y el proceso de anagénesis que la acompaña, puede considerarse como la sucesión de distintos "semaforontes", cada uno de los cuales está relacionado con su antecesor por nexos que no son meramente cronológicos, sino que involucran también factores causales (Zunino y Palestini, 1991a). En la misma línea conceptual, aunque de manera totalmente independiente, cabe señalar que Papavero y Llorente (1992) discutieron la dimensión histórica de la especie y propusieron el concepto de

¹ Para una discusión sobre la aplicación del principio de monofilatismo a las especies, ver Zunino, 1998

² Es redundante subrayar que el concepto de especie como entidad individual, no está compartido por la totalidad de los biólogos que se ocupan de problemas teóricos. Una reseña sintética de opiniones en contra de tal concepto se encuentra en Simonetta (1992).

“eidofornte” (= portador de imagen) para indicar cada una de las sucesivas etapas de la evolución de la especie, subrayando que el concepto de eidofornte indica las distintas etapas de una línea evolutiva en anagénesis, y es equivalente al de especie alocrónica, paleoespecie y especie sucesional de los autores clásicos. En la figura 2 se representa un ejemplo de sucesión de eidoforntes durante la evolución del hombre.

Consecuentemente, al igual que el individuo puede considerarse la máxima secuencia temporal de semaforntes entre los cuales se dan relaciones ontogénicas exclusivas, podemos considerar a la especie como *la máxima secuencia de eidoforntes, conectados por relaciones genealógicas (tocogénicas) exclusivas* (Zunino, 1998). De acuerdo con este concepto, la definición biológica de especie, tanto en su versión relacional (e. g., “groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups”: Mayr, 1975) como no relacional (“the most inclusive population of individual parental organisms which share a common fertilization system”: Paterson, 1985), se convierte más bien en la definición del eidofornte, o inclusive, de una sección temporal aún menor de la vida de la especie.

En cuanto al área de distribución de la especie, Zunino y Palestrini (1991a) la definen como aquella fracción del espacio geográfico en el que tal especie está presente e interactúa de manera no efímera con el ecosistema, en todos sus componentes. Aunque pudiera parecer casi trivial, consideramos importante subrayar que las relaciones de la especie con su entorno son verdaderas interacciones, o sea, un conjunto de fenómenos cuyos efectos se reflejan *-ceteris paribus-* en las modificaciones de la especie *relacionadas con los parámetros, bióticos y abióticos, del espacio que ocupa, pero también en las modificaciones que la especie provoca en este mismo espacio multidimensional.*

Partiendo de las ideas que acabamos de discutir, y especialmente de las interacciones entre la especie y su entorno, podemos afirmar que la presencia de la especie otorga el estatus de área de distribución al espacio que ocupa, y como consecuencia de ello, el área de distribución está provista de una realidad, tanto ontológica, como genealógica.

Lo anterior nos permite enfocar la evolución del área de distribución no simplemente como la mera sucesión cronológica de las variaciones de la proyección de la especie sobre el espacio físico, sino como la secuencia de sucesivas etapas (Fig. 3) entre las que se dan nexos que involucran, entre otros, también factores de orden causal. Desde esta perspectiva, tanto la estructura como la extensión de cada etapa de la evolución del área de distribución de una especie, no son independientes de las características de las etapas anteriores.



Fig. 2. Tres miembros de tres eidoforntes sucesivos de la especie *Homo sapiens* (de Zunino, 1998).

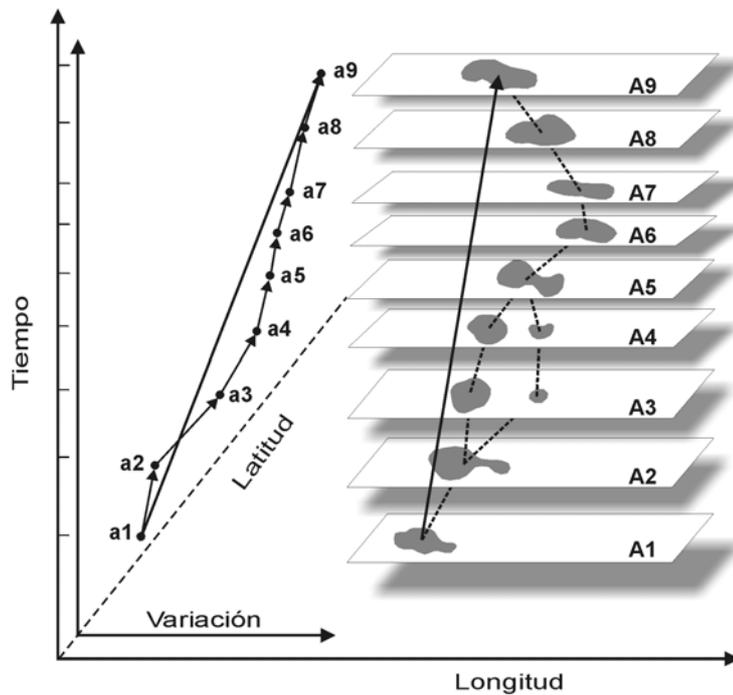


Fig. 3. Secuencia de los nemoforntes del área de distribución A (a la derecha) de la especie a (a la izquierda). En ambos esquemas el segmento que conecta la primera etapa de la secuencia con la última representa la sumatoria (vectorial) de todas las variaciones que intervinieron en el lapso de tiempo considerado (modificado de Zunino y Zullini, 1995).

Para tales etapas se ha propuesto el nombre de “nemoforntes” (= portadores de lugares: Zunino, 1999). De acuerdo con este enfoque, el área de distribución se definiría como *la máxima secuencia de nemoforntes que mantienen entre sí una relación exclusiva ancestro-descendiente.* La interrupción de esta continuidad relacionada con la especiación (ver Zunino, 1998), coincide con la extinción del área de distribución como tal entidad y convierte los espacios ocupados por las poblaciones en proceso de divergencia, en los nemoforntes ancestrales de dos nuevas áreas de distribución. Fundamentándonos en estas premisas, consideramos que así como la especie tiene propiedades genealógicas—además de las ontológicas—, el área de distribución también tiene propiedades genealógicas.

El enfoque del problema de las relaciones especie-área que aquí se propone y el propio concepto de área de distribu-

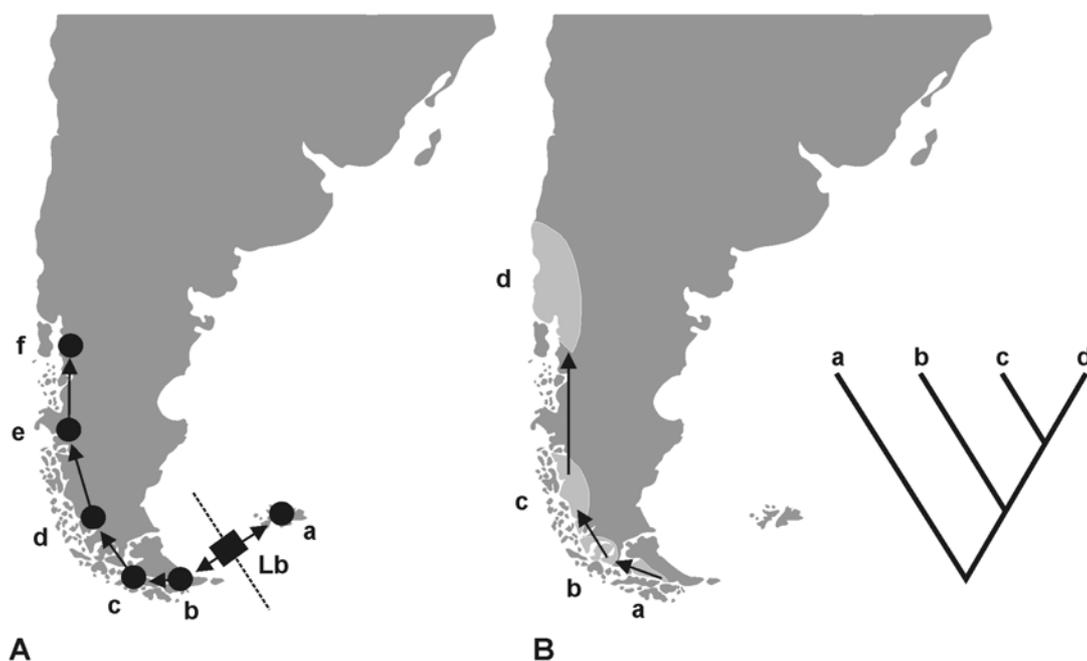


Fig. 4. Orientación de un trazo individual de acuerdo con el criterio de la línea de base Lb (A) y de la filogenia de los taxones involucrados (B) (adaptado de Zunino y Zullini, 1995, modificado de Morrone y Crisci, 1990).

ción que acaba de discutirse, no están desprovistos de consecuencias en la biogeografía teórica y de ahí, en la metodología biogeográfica. En primer lugar, el hecho de reconocer que el área de distribución tiene una realidad histórica y que está provista de propiedades tanto ontológicas como genealógicas, hace que sea correcto hablar de historia de áreas de distribución y de relaciones genealógicas entre áreas de distribución. Lo anterior a su vez constituye el fundamento teórico que hace legítimo formular hipótesis independientes acerca de las relaciones genealógicas y evolutivas entre las subunidades que integran un conjunto coherente de áreas de distribución y contrastarlas de manera totalmente paritaria, tanto con las hipótesis acerca de la filogenia de sus ocupantes, como con las que se refieren a la historia geográfica –en el sentido más amplio de la palabra– y climática de los territorios involucrados, ambas formuladas con total independencia.

Desde el punto de vista metodológico, hemos propuesto (Zunino *et al.*, 1995; Zunino y Zullini, 1995) analizar las relaciones filéticas entre las áreas de distribución subordinadas que integran el área de un conjunto homogéneo (en el caso estudiado, la de un género euromediterráneo de coleópteros Geotrupidae: el género *Typhaeus* Leach) utilizando un solo parámetro, el de la cercanía de sus actuales nemoforontes. Este criterio se fundamenta en un principio probabilístico. A saber, al menos en ausencia de perturbaciones en el escenario físico involucrado, y/o de evolución convergente de áreas de distribución, la cercanía en el espacio es el producto de una separación reciente en el tiempo³.

Cabe resaltar que no se trata de un postulado *a priori*, sino más bien de una hipótesis de trabajo que puede someterse a un intento de refutación al comparar el resultado de este análisis, con los que se desprendan del análisis filogenético de los ocupantes y del estudio histórico de las áreas geográficas involucradas.

Tomando en cuenta este criterio, la forma habitual de medir distancias –o de conectar áreas de distribución– por medio de cualquier variante de un grafo planar que minimice la distancia entre un punto y cualquier otro punto del sistema (*minimum spanning tree* de los autores anglosajones), no resulta ser la más satisfactoria en los análisis biogeográficos históricos. En realidad, ese tipo de árboles representa relaciones meramente sincrónicas entre nemoforontes, de “ semejanza espacial”, de las que no es posible inferir posibles nexos de afinidad biogeográfica de manera autónoma, sin apelar a elementos de juicio externos, tomados de la filogenia de los ocupantes o de la historia geográfica del área en cuestión. En otras palabras, obedecen a una lógica fenética, pero no son hipótesis de tipo filogenético. Se ha de recordar a este propósito, que los métodos que han sido propuestos por la panbiogeografía para orientar un trazo –o sea, para formular hipótesis acerca de la secuencia espacio-temporal de los acontecimientos que han marcado la evolución de una serie de áreas ancestrales, lo cual corresponde conceptualmente a reconstruir una filogenia de áreas– se fundamentan en el uso de un criterio externo (Fig. 4), sea éste tomado de la geografía física (la línea de base de Croizat, 1964), sea del resultado actual de la evolución del grupo taxonómico implicado (el centro de masas también de Croizat, 1964) sea finalmente, de la filogenia de los ocupantes, como discuten Morrone y Crisci (1990) (véanse también Croizat, 1964; Espinosa y Llorente, 1993; Morrone *et al.*, 1996; Craw *et al.*, 1999).

De acuerdo con todo lo anterior, Zunino *et al.*, (1996) y Zunino y Zullini (1995) han propuesto un criterio de transcripción cartográfica de las distribuciones actuales de los elementos subordinados de un grupo monofilético, con el

³ Consideramos que también algunos parámetros ecológicos del área ocupada por el nemoforonte, sobre todo de orden bioclimático, podrían tomarse en cuenta en esta etapa del análisis, lo que todavía no se ha hecho. Sin embargo, cabe subrayar que tales parámetros deberían elegirse con el máximo cuidado, para mantener la independencia entre los tres tipos de hipótesis que pretendemos comparar.

objeto de representar también una hipótesis autónoma de relaciones histórico-genealógicas entre los nemoforontes implicados. Desde el punto de vista metodológico, se plantean dos problemas principales: ¿cómo medir las distancias entre nemoforontes? y ¿por medio de qué tipo de árbol conectarlos?. Entre las diferentes opciones posibles, la representación del nemoforonte por medio de una nube de puntos parece ser la que mejor corresponde a nuestras exigencias, pues no introduce ningún elemento de subjetividad, aparte de los que inevitablemente proceden de la deformación de una superficie esférica al proyectarla en un plano. Además, a partir de las coordenadas de todos los puntos disponibles, es posible calcular las coordenadas X_b e Y_b del “baricentro” de cada nemoforonte aplicando el teorema de Varignon, cuya fórmula es:

$$X_b = \frac{\sum m_i x_i}{M} \quad \text{y} \quad Y_b = \frac{\sum m_i y_i}{M}$$

Donde m es la masa de cada punto del sistema, x e y son sus respectivas coordenadas, M es la masa total del sistema.

El teorema de Varignon se utiliza en la física para calcular las coordenadas del baricentro de una nube de partículas dispersas en el espacio, en donde $M (= \sum m_i)$, como ya dijimos, es la masa total del sistema. Puesto que en nuestro problema cada “partícula”, es un punto (hallazgo), todos los puntos tienen el mismo valor convencional ($m = 1$)⁴. En cierta forma, el baricentro compacta la información sobre la ubicación geográfica, la forma, la extensión y la densidad del nemoforonte, representando así el punto de partida más adecuado para conectar los propios nemoforontes y medir las distancias que los separan⁵.

En este contexto, al igual que ocurre con las hipótesis sobre filogenia de organismos, la forma gráfica más conveniente para conectar los baricentros, es un árbol de Steiner modificado. De hecho, los puntos adicionales que lo integran representarían otras tantas hipótesis sobre eventos de cladogénesis de áreas de distribución. De acuerdo con este criterio, ha de considerarse también que los puntos adicionales no deben de localizarse de manera convencional y homogénea –como ocurre en los árboles de Steiner clásicos– si no que su ubicación tiene que ser función del distinto “peso” de los nemoforontes –o de los subconjuntos de nemoforontes– que vienen conectándose. De esta forma, puede elegirse la hipótesis más parsimoniosa acerca de las relaciones biogeográficas entre los elementos del sistema, entre todas las que permitiría un árbol de Steiner en donde todos los puntos no adicionales (“puntos corona”) tuvieran igual peso.

La manera de proceder, utilizada por Zunino *et al.* (1996), consistió en calcular el “peso” de cada nemoforonte, en base al promedio de las tres deformaciones mayores con respecto al modelo circular (“direcciones preferenciales” de Rapoport, 1975). Así, aunque las áreas de distribución se

representan por medio de *puntos* (los baricentros), cada baricentro está asociado a un valor numérico, que es función del tamaño y de la forma del área de distribución a la que corresponde. Los puntos adicionales del árbol no se marcan en correspondencia del punto medio del segmento que une dos baricentros, o dos de los subconjuntos que paulatinamente se forman en el marco del conjunto general. Su distancia a los extremos del propio segmento, es inversamente proporcional al “peso” relativo de las entidades que conectan (tanto mayor es el peso de un baricentro, cuanto menor su distancia del punto adicional). Tales subconjuntos, a su vez, representan áreas hipotéticas, que procederían de la fragmentación de los distintos nemoforontes ancestrales, y cuyo baricentro es el punto adicional. El último punto adicional que se obtiene durante el procedimiento de formación del árbol, representaría, por tanto, el primer evento de fragmentación del nemoforonte ancestral de todo el conjunto. Por ejemplo, el árbol de la Fig. 5.A se obtuvo conectando en primer lugar los dos baricentros más cercanos (2 y 3); el punto adicional A está separado de los extremos del segmento 2 - 3 por distancias, que son proporcionales al peso de ambos baricentros. El paso siguiente fue conectar con A, el baricentro más cercano (1) y medir la distancia que los separa. En el marco de los baricentros que todavía no han sido conectados, se comprobó que la distancia entre 5 y 6, es menor que $A - 1$, por lo tanto 5 y 6 se unieron directamente y se marcó el punto adicional D. El último baricentro, 4, resultó ser más cercano de B, por lo tanto se unió con este último y se marcó el punto adicional C. Los baricentros de los subconjuntos 1, 2, 3, 4 y 5, 6 se unieron finalmente conectando C con D y determinando el punto E. Un sencillo artificio gráfico (Figs. 5B, C y D) permite transformar el árbol de Steiner obtenido en una forma, que representa una secuencia hipotética de relaciones genealógicas entre áreas de distribución, y que es directamente comparable con un cladograma convencional.

Cabe insistir en el hecho de que al fundamentarnos en el concepto de área de distribución como entidad real provista de propiedades ontológicas y genealógicas, el biogeógrafo dispone de una herramienta teórica que le permite formular hipótesis acerca de las relaciones históricas entre tales entidades, hipótesis que resultan independientes tanto del análisis de la filogenia de los ocupantes, como de las reconstrucciones de los acontecimientos paleogeográficos y paleoclimáticos. Lo anterior a su vez otorga la oportunidad de aplicar el principio de la elucidación recíproca a tres conjuntos de hipótesis que atañen el mismo fenómeno, pero que son totalmente autónomas y que, al tener un mismo nivel de legitimidad científica, pueden compararse en forma paritaria. De tal manera, los posibles puntos de conflicto entre tales conjuntos de hipótesis, estimularían una revisión crítica tanto del análisis biogeográfico como del filogenético y paleogeográfico, sin que ninguno de ellos se considere *a priori* subordinado, o menos fiable que ninguno de los otros.

AGRADECIMIENTO

Con Enrico Barbero, Claudia Palestrini, Enzo Buffa, Eduardo Rapoport, Anna Roggero y Aldo Zullini, discutimos varios aspectos de los problemas que se tratan en este trabajo. Algunos tópicos fueron el objeto de unas interesantes discusiones y críticas de Fermín Martín Piera, así como distintas versiones de este artículo fueron cuidadosamente revisadas y discutidas por Maria Stella Colomba. Jorge Llorente y Juan J. Morrone relevaron críticamente la última versión del manuscrito. A todos ellos mis más sincero agradecimiento.

⁴ En realidad, un número diferente de hallazgos por cada localidad, podría sugerir la oportunidad de una ponderación diferencial de los puntos, sin embargo, ello no implicaría el riesgo de errores en la estimación del “peso” de cada punto, solamente si el esfuerzo de muestreo hubiera sido homogéneo en toda el área.

⁵ Léase Un criterio análogo para conectar áreas ha sido utilizado por Page (1990); sin embargo, a partir de “centroides” de áreas de distribución este autor construye trazos, que corresponden a árboles de tendido mínimo (*‘minimum spanning trees’*) y no a árboles de Steiner.

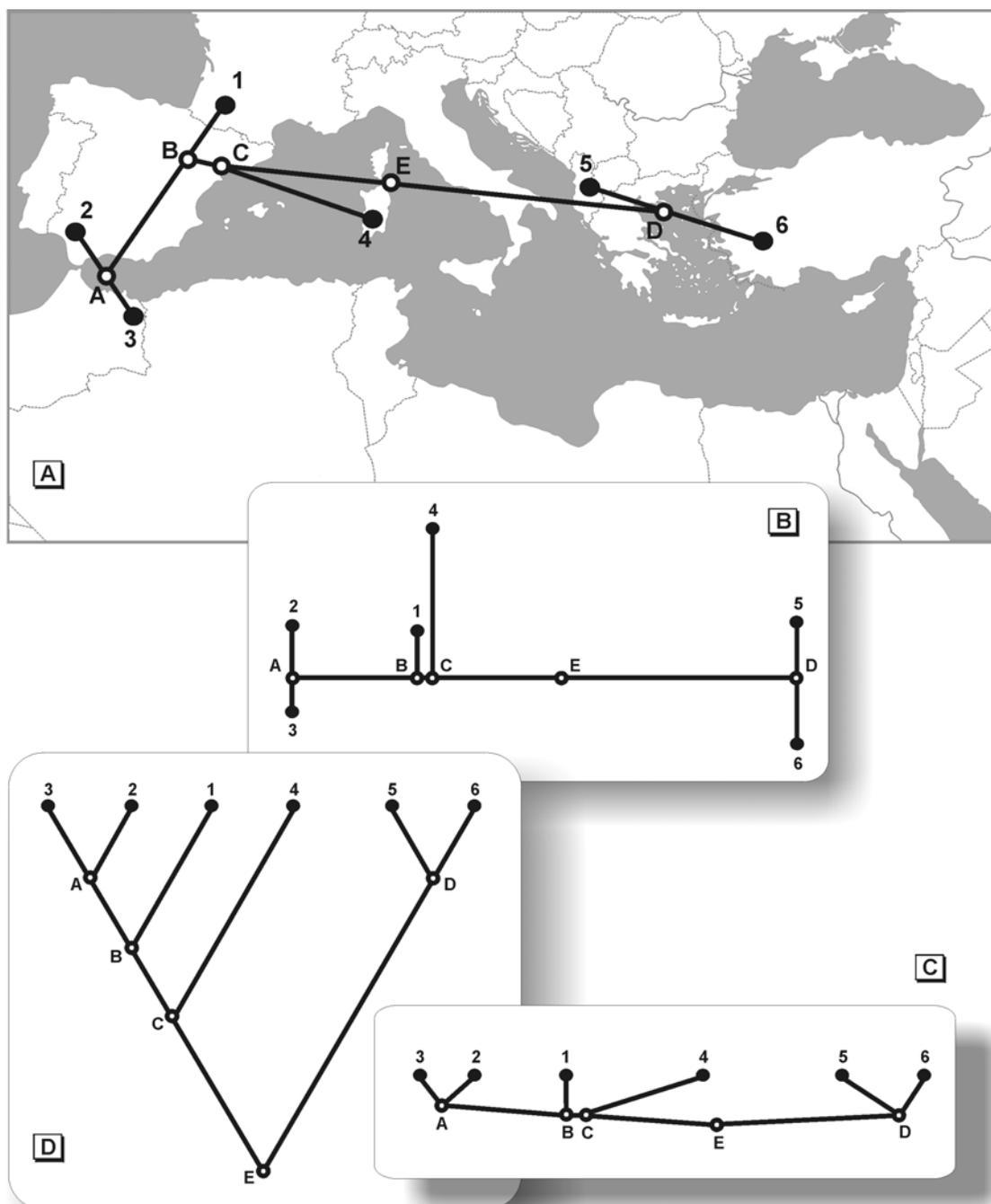


Fig. 5.- A. Relaciones espaciales entre los baricentros de los nemoforontes actuales de las áreas de distribución de las 6 especies del género *Typhaeus* (arriba a la izquierda), trazadas por medio de un árbol de Steiner; la ubicación de los puntos adicionales ha sido calculada en función del “peso” relativo de los baricentros o de los subconjuntos conectados; **B:** transcripción del mismo grafo, con ángulos convencionales (90°); **C:** transcripción del mismo esquema en forma de árbol, respetando las proporciones entre los segmentos; **D:** transcripción del mismo grafo en forma de cladograma convencional, para facilitar la comparación con el cladograma de las especies ocupantes y con el esquema de las relaciones geológico – históricas entre las áreas involucradas (adaptado de Zunino et al., 1996 y Zunino y Zullini, 1995). Los números 1 a 6 indican los baricentros de las áreas de distribución (nemoforontes) actuales. A, B, C, D y E, representan baricentros de nemoforontes ancestrales. La construcción del árbol de Steiner, se detalla en el texto.

BIBLIOGRAFÍA

- CRACRAFT, J. 1987. Species concept and the ontology of evolution. *Biol. Philos.*, **2**: 329-334.
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN Y M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography. Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series, 11. Oxford Univ. Press, New York y Oxford.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, Time, Form: the biological synthesis*. (Published by the Author) Caracas.
- DUPUIS, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 1-24.
- ESPINOSA ORGANISTA, D. Y J. LLORENTE BOUSQUETS. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. U.N.A.M., México.
- GHISELIN, M. T. A. 1974. A radical solution of the species problem. *Syst. Zool.*, **23**: 536-544.
- GHISELIN, M. T. A. 1987. Species concepts, individuality and objectivity. *Biol. Philos.*, **2**: 127-143.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- MAYR, E. 1975. *Evolution and the diversity of life*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- MORRONE, J. J. Y J. V. CRISCI. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evol. Biol.*, **4**: 119-140.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA ORGANISTA Y J. LLORENTE BOUSQUETS. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. U.N.A.M., México.
- PAGE, R. D. M.. 1990. Tracks and trees in the Antipodes. *Syst. Zool.*, **39**: 288-299.
- PAPAVERO, N. Y J. LLORENTE BOUSQUETS. 1992. Un nuevo concepto en biología comparada: el "eidoforonte". *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM, México*, **5**: 21-29.
- PATERSON, H. E. H. 1985. The recognition species concept. En: VRBA E. S., Ed., Species and speciation. *Transvaal Mus. Monogr.*, **4**: 21-29.
- PULLIAM, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.*, **132**: 652-661.
- RAPOPORT, E. H. 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. F. C. E., México.
- SIMONETTA, A. M. 1992. Problems of Systematics: part 1. A critical evaluation of the "species problem" and its significance in evolutionary biology. *Boll. Zool.*, **59**: 447-463.
- UDVARDY, M. D. F. 1969. *Dynamic zoogeography, with special reference to land animals*. Van Nostrand Reynolds, N. York.
- ZUNINO, M. 1998. Il pensiero dicotomico nella tassonomia biologica. *Systema Naturae-Annali di Biologia Teorica: I nuovi paradigmi della biologia* (M. BARBIERI, Ed.): 195-212.
- ZUNINO, M., 1999. A new concept of theoretical biogeography: the "nemophoront". En: SOBTI, K. & J. S. YADAV, Eds., *Some aspects of Insect Biology*. Punjab Univ. Press.: 109-113.
- ZUNINO, M. Y C. PALESTRINI. 1991a. El concepto de especie y la biogeografía. *An. Biol.*, **17** (*Biol. Anim.* 6): 85-88.
- ZUNINO, M. Y C. PALESTRINI. 1991b. I taxa parafiletici e la biogeografía: alcune riflessioni critiche. *Atti Acc. Sci. Torino*, **125** (3-4): 35-54.
- ZUNINO, M. Y A. ZULLINI. 1995. *Biogeografía. La dimensione spaziale dell'evoluzione*. C.E.A., Milano.
- ZUNINO, M., E. BARBERO, C. PALESTRINI, E. BUFFA, A. ROGGERO. 1996. Ipotesi biogeografiche versus ipotesi filogenetiche: il genere *Typhaeus* L. (Coleoptera: Geotrupidae) e il popolamento dell'area sarda. *Biogeographia*, **18**: 455-476.