

CÓMO PLANIFICAR UN ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Juan J. Morrone
Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”
Facultad de Ciencias, UNAM
Apdo. Postal 70-399, 04510 México D.F., México

y

Adriana Ruggiero
Laboratorio Ecotono, Departamento de Ecología
Centro Regional Universitario Bariloche, UNC,
Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina

RESUMEN

Un análisis biogeográfico comprende seis pasos básicos: (1) definir el objetivo de nuestro estudio, el cual puede consistir en describir patrones de distribución, contrastar hipótesis que expliquen estos últimos, predecir las consecuencias de ciertos eventos o clasificar áreas; (2) tomar decisiones en relación con la selección de las áreas, la selección de los taxones, el uso de la información previa y el diseño conceptual del proyecto; (3) acumular los datos; (4) analizar los datos, eligiendo un método apropiado de acuerdo con nuestros objetivos, decisiones básicas y datos; (5) obtener los resultados (formulación de hipótesis y construcción de mapas); y (6) publicar los resultados del análisis.

ABSTRACT

A biogeographic analysis comprises six basic steps: (1) to define the objective of our study, which may consist in describing distributional patterns, testing hypotheses that explain the latter, predicting the consequences of certain events, or classifying areas; (2) to make some decisions concerning the selection of the areas, the selection of the taxa, the use of previous information, and the conceptual design of the project; (3) to gathering the data; (4) to analyze the data, choosing an appropriate method according to our objectives, basic decisions, and data; (5) to obtain the results (formulation of hypotheses and construction of maps); and (6) to publish the results of the analysis.

INTRODUCCIÓN

La metáfora “vida y tierra evolucionan juntas”, creada por el botánico italiano León Croizat a mediados del siglo XX, puede ser considerada como el tema principal alrededor del cual se organiza la biología comparada (Croizat, 1964). De acuerdo con ella, la biodiversidad constituye un fenómeno tridimensional, en el que forma, espacio y tiempo interactúan entre sí, moldeando a los seres vivos. La biogeografía es el estudio de la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio. La biogeografía es la disciplina de la biología comparada que pone un mayor énfasis en el análisis del componente espacial. Desde hace unas décadas, la biogeografía está atravesando una verdadera revolución, tanto en relación con sus fundamentos teóricos y conceptos básicos, como en sus métodos (Morrone y Crisci, 1995; Morrone *et al.*, 1996). Asimismo, cada vez se publican más análisis biogeográficos, ya sea individualmente o como parte de estudios sistemáticos, faunísticos, ecológicos o de otra índole.

Este renovado interés en la biogeografía se ha visto favorecido, especialmente en las dos últimas décadas, por el importante desarrollo conceptual de la biogeografía histórica, principalmente a partir de los enfoques de la panbiogeografía y la biogeografía cladística. Por otra parte, no menos apasionante resulta la evolución reciente de la biogeografía ecológica. Allí donde los límites entre la biogeografía y la ecología se desdibujan, la aparición de un programa de investigación denominado macroecología ha generado un fructífero marco teórico y metodológico, que permite contrastar hipótesis sobre los patrones espaciales en la distribución, abundancia y diversidad de grandes conjuntos de especies a escala continental (Gaston, 1994; Brown, 1995; Lawton, 1996; Blackburn y Gaston, 1998). Algunos podrán sorprenderse o quizá considerarán una audacia inapropiada de nuestra parte, el intentar proponer algunas pautas generales de trabajo para disciplinas de “abolengo” tan disímil como la biogeografía histórica y la ecológica. Sin embargo, confiamos en que este sea un paso que facilite una posible (y necesaria) síntesis entre las mismas.

Pese a que en lo personal estamos en desacuerdo con las prescripciones metodológicas, que con frecuencia constriñen más que facilitan la investigación, aquí nos hemos atrevido a ordenar los pasos a seguir en un análisis biogeográfico -los cuales pueden servir de marco metodológico- de acuerdo con tres etapas básicas: (1) formular una pregunta relevante, que sea apropiada para investigar, esto es definir cuál será el objetivo o propósito de nuestro análisis; (2) decidir acerca de cuál será el conjunto de acciones y métodos que emplearemos para contestarla; y (3) reflexionar acerca de los resultados obtenidos dentro de un universo conceptual más amplio.

Las ideas aquí desarrolladas no son en modo alguno originales, pues están basadas en algunas publicaciones previas (Crovello, 1981; Day, 1988; O'Connor, 1991; Real y Ramírez, 1992), pero nos pareció apropiado presentarlas a modo de “guía” para ordenar ideas y tareas dentro de este esquema general de referencia. Esperamos que nuestra propuesta sea útil a quienes alguna vez se han preguntado) cómo planear un análisis biogeográfico?

PROPÓSITO DEL ESTUDIO

Al formularnos una pregunta inicial que motive nuestro trabajo debemos tener en cuenta que ésta pueda ser investigada dentro de un límite razonable de tiempo, que sea comparativa y relevante dentro de un marco teórico apropiado, que sea interesante, y que pueda contestarse con los medios científicos y tecnológicos disponibles. Como se muestra a continuación, tener en claro “qué es lo que vamos a hacer” es, sin duda, el paso fundamental para ubicarnos en el contexto teórico-metodológico más apropiado para nuestro trabajo (aunque algunas veces nuestro objetivo inicial puede llegar a modificarse en mayor o menor medida en el transcurso de la investigación).

Los estudios biogeográficos se enfocan en la descripción de patrones en la distribución geográfica de las especies y taxones superiores, y en la puesta a prueba de las hipótesis que expliquen dichos patrones. Un patrón es una regularidad o repetición en la naturaleza que, aunque imperfecta, permite establecer comparaciones y ensayar predicciones. Por ejemplo, en un amplio número de taxones se observa una disminución progresiva en el número de especies coexistentes en las comunidades desde el ecuador hacia los polos. Este gradiente latitudinal en la riqueza de especies es quizás uno de los patrones más comúnmente observados en la naturaleza, aunque existen

excepciones en algunos taxones que poseen valores máximos de riqueza de especies en latitudes intermedias.

En este contexto podríamos estar interesados, por ejemplo, en describir los patrones espaciales de la variación en la riqueza de especies de mamíferos de México y tratar de poner a prueba hipótesis para entender este fenómeno. Actualmente existe más de una docena de hipótesis diferentes para explicar el gradiente latitudinal en la riqueza de especies, y éstas constituyen nuestro marco teórico de referencia. Algunas hipótesis se refieren al efecto de factores que actúan a escala local de las comunidades, como por ejemplo las relaciones interespecíficas (competencia y depredación), así como otras favorecen el efecto favorable del clima, la productividad y energía disponibles, las relaciones de nicho, la equivalencia trófica y la heterogeneidad del hábitat. Otras hipótesis aluden al efecto de la variación espacial en el tamaño de los rangos geográficos de las especies (“efecto Rapoport”), diferencias en la extensión geográfica de los biomas y el efecto del tamaño del conjunto regional de especies. Cualquiera que sea la hipótesis que intentemos poner a prueba, siempre debemos tener en claro cuáles son las predicciones concretas que podemos extraer de ella. Cuando trabajamos con un espectro tan amplio de posibles explicaciones, como en este caso, debemos tener especial cuidado en tratar de identificar aquellas predicciones que sean más adecuadas para poder discriminar entre las distintas hipótesis.

Nuestro objetivo de investigación también podría estar orientado a predecir algún suceso que se observará en otro lugar, en condiciones diferentes o incluso en el futuro. Por ejemplo, es un hecho que la temperatura media de la tierra se incrementará cerca de 3 °C en el próximo siglo, ejerciendo un efecto sobre la distribución geográfica de las especies similar al acontecido durante los ciclos climáticos del pleistoceno. Podríamos preguntarnos ¿cuáles serán los efectos de este cambio ambiental sobre la avifauna que habita el páramo en los Andes de Venezuela, Colombia y norte de Ecuador? La vegetación del páramo se desarrolla por encima de la línea de bosque a altitudes elevadas de los Andes, formando parches de vegetación aislados entre sí por otros tipos de vegetación, de modo que su distribución parece la de un sistema insular. Estudios previos han mostrado que el tamaño de las “islas” de páramo es un buen indicador de la riqueza de especies de aves en esos ambientes de alta montaña, mientras que el nivel de endemismo está más relacionado con el grado de aislamiento entre los parches de vegetación. Suponiendo que un cambio climático afectará la extensión geográfica de las “islas” de páramo y su grado de aislamiento podríamos utilizar la potencialidad de la teoría biogeográfica de islas como modelo dinámico para poder predecir futuras diferencias en el número y composición de especies en el sistema estudiado.

Finalmente, un objetivo diferente sería clasificar un conjunto de áreas de acuerdo con determinadas categorías biogeográficas (distritos, provincias, dominios, regiones, reinos y categorías intermedias), así como postular hipótesis sobre sus relaciones históricas. Para este último propósito, podríamos llevar a cabo un análisis biogeográfico cladístico, que nos permita reconstruir la secuencia de fragmentación del conjunto de áreas que estamos estudiando, o utilizar los trazos generalizados reconocidos en los análisis panbiogeográficos, que evidencian biotas ancestrales que se encontraban ampliamente distribuidas en el pasado y fueron luego fragmentadas por algún evento tectónico o geomorfológico (Morrone y Crisci, 1995; Morrone *et al.*, 1996).

DECISIONES BÁSICAS Y DISEÑO CONCEPTUAL DEL PROYECTO

Una vez que sabemos hacia dónde se encaminará nuestro estudio, es preciso que tomemos una serie de decisiones respecto de la metodología que utilizaremos para investigar nuestro objeto de estudio y/o contestar nuestra pregunta inicial de trabajo:

Elección de las áreas

Si bien la elección de las áreas a estudiar es una de las primeras decisiones a tomar, ya sea a partir de los trabajos de otros autores o definidas por nosotros, es posible que una vez comenzado nuestro trabajo consideremos conveniente ampliar la extensión geográfica para incluir áreas externas al área definida inicialmente. Por ejemplo, podemos estar interesados en analizar la variación latitudinal en el tamaño de los rangos geográficos de las especies de mamíferos que habitan México. Sin embargo, puede ocurrir que al compilar los datos de distribución respectivos descubramos que varias especies se extienden hacia el sur, habitando también América Central y del Sur. Entonces, ¿por qué truncar estas distribuciones arbitrariamente? Lo más razonable sería ampliar el área de análisis, para considerar la extensión geográfica completa de las especies incluidas en nuestra base de datos. Otra opción sería remover estas especies ampliamente distribuidas de nuestro análisis y restringir nuestro universo de estudio a las especies endémicas de México, aunque en este caso deberíamos tener en cuenta en qué medida la exclusión de dichas especies podría afectar nuestros resultados y conclusiones.

En cambio si, por ejemplo, pretendemos llevar a cabo un análisis biogeográfico cladístico deberíamos considerar las áreas de endemismo correspondientes. Estas son áreas naturales definidas por la simpatria parcial o total de dos o más taxones diferentes. Sin embargo, cuando no contamos con una delimitación de unidades naturales, podemos basar nuestro estudio en unidades operacionales, definidas de manera arbitraria (por ejemplo, cuadrículas de un determinado tamaño, bandas latitudinales, los estados de México, etc.). En otros casos podemos partir de unidades operacionales y luego de nuestro análisis delimitar unidades naturales, como es el caso del análisis de parsimonia de endemismos o PAE aplicado para delimitar áreas de endemismo (Morrone y Crisci, 1995; Morrone *et al.*, 1996).

Elección de los taxones

¿Cuáles son los taxones más apropiados para llevar a cabo nuestro análisis? Por ejemplo, si nuestro estudio se restringiera a México, los taxones serían diferentes a los que analizaríamos en un trabajo a nivel mundial o en uno restringido a la cuenca del Balsas. Por otra parte, si nuestro análisis requiriera de cladogramas -como es el caso de un análisis biogeográfico cladístico- nos veríamos obligados a restringir el universo de taxones analizados a aquellos que posean análisis cladísticos (o deberemos ponernos nosotros mismos a llevar a cabo dichos análisis). Si nuestro estudio tuviera un enfoque macroecológico, deberíamos seleccionar un taxón rico en especies, ya que los estudios de esta índole pretenden comprender los factores que determinan los patrones de distribución y diversidad en grandes conjuntos de especies. Si la información con que contamos es incompleta y no contamos con datos de distribución para la totalidad de las especies estudiadas, deberíamos prestar especial atención al sesgo que estas especies faltantes podrían ocasionar sobre nuestros resultados.

Uso de la información previa

Este paso se desarrollará en forma simultánea con los dos anteriores. Tratar de compilar y revisar críticamente la bibliografía existente sobre el objeto de nuestro análisis es de vital importancia. Esta tarea ayudará a clarificar nuestros objetivos e hipótesis y a definir un marco teórico apropiado, a la vez que nos permitirá comenzar a acumular datos. De la lectura de análisis previos -aun de aquellos con enfoques muy diferentes- podrán surgir preguntas que luego repercutirán en nuestras decisiones básicas.

Diseño conceptual del proyecto

Es común que en biogeografía se realicen estudios descriptivos de tipo observacional, ya que resulta difícil (y en ciertos casos incluso poco ético) pensar en experimentos de manipulación a gran escala. Una vez completados los pasos anteriores, es preciso definir el tipo de estudio que realizaremos y, en lo posible, elaborar un esquema básico que permita identificar claramente los pasos a seguir para completar nuestro análisis. Por ejemplo, supongamos que el objetivo de nuestro trabajo es examinar el efecto del clima sobre la variación latitudinal en el tamaño de la distribución geográfica de las especies. Entonces debemos definir qué variables climáticas mediremos, cómo estimaremos el tamaño del rango geográfico de las especies, y cuántas especies utilizaremos en nuestro análisis. Antes de comenzar a desarrollar cualquier análisis biogeográfico, conviene que definamos los pasos metodológicos a seguir y las posibles complicaciones asociadas a nuestro problema particular de análisis. En los estudios de tipo comparativo resulta mucho más difícil controlar el efecto de variables confundidas. Por ejemplo, sabemos que especies estrechamente relacionadas tienden a poseer más características similares entre sí -incluido el área de distribución geográfica- que especies menos relacionadas. Si nuestro interés está centrado en analizar el efecto de variables ecológicas sobre la distribución geográfica de las especies, ¿de qué manera vamos a controlar los efectos de la filogenia en nuestro análisis?

ACUMULACIÓN DE DATOS

Los datos con los cuales llevaremos a cabo nuestro análisis pueden provenir de muy diversas fuentes. Como vimos en el paso anterior, la bibliografía es una de ellas. Otra fuente de datos son las colecciones, que permiten obtener información valiosa, sobre todo cuando los especímenes depositados en ellas se hallan correctamente identificados y sus rótulos poseen datos precisos acerca de localidad, altitud y vegetación, entre otros. Una tercera fuente de datos es el trabajo de campo, que en el caso de ciertos análisis será esencial. Asimismo, dependiendo del problema planteado, no deberíamos descuidar la compilación de datos abióticos (geológicos, tectónicos o de otra índole), los que posteriormente nos permitirán contrastar algunas de nuestras hipótesis.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Una vez que tenemos todos (o buena parte de) los datos, podremos comenzar a analizarlos. Para ello, podemos organizar la información en tablas y/o matrices, según el tipo de análisis que aplicaremos a nuestros datos.

Construcción de tablas y matrices

La información básica sobre la distribución geográfica de los taxones estudiados, así como sobre características climatológicas y vegetacionales, puede ser organizada en tablas y matrices. A partir de estas matrices, por ejemplo, podemos estimar un valor de riqueza y el tamaño promedio del rango geográfico de especies registradas en cada una de las celdas de un mapa grillado. Analizando la variación de estos datos en función de la latitud, podremos cuantificar el gradiente latitudinal en la riqueza de especies, y en el tamaño de los rangos geográficos y luego probar si dicho patrón está correlacionado con la variación en determinadas variables climáticas (temperatura, humedad, precipitaciones, etc.), cuyos valores habremos registrado previamente para las mismas celdas. Matrices de áreas por taxones se emplean en los análisis de parsimonia de endemismos y en algunos análisis biogeográficos cladísticos. Matrices de conectividad e incidencia se emplean en algunos tipos de análisis panbiogeográficos.

Métodos de análisis

De acuerdo con nuestros objetivos y decisiones dependerá el tipo de análisis que llevaremos a cabo, ya sea cuanti o cualitativo. Puede ser que apliquemos técnicas de uso corriente en estadística o utilicemos algún método especialmente diseñado para investigar nuestro objetivo de estudio. El detalle de los métodos biogeográficos disponibles excede el carácter general de este trabajo.

OBTENCIÓN DE LOS RESULTADOS Y REFLEXIÓN

Formulación de hipótesis

Elaborar hipótesis y reflexionar acerca de los resultados que hemos obtenido es, sin dudas, la parte medular de cualquier análisis biogeográfico. Cuanto más claramente formulemos nuestras hipótesis e interpretaciones, más fácil resultará su contrastación. Eventualmente, nuestra reflexión puede llevarnos a la conclusión de que hay otros aspectos no considerados que deberían incorporarse en un nuevo trabajo. Así, nuevamente podríamos volver al punto de partida, completando un nuevo ciclo de indagación científica.

Elaboración de mapas

Los mapas son esenciales en los análisis biogeográficos, no solo como instrumentos del análisis, sino para representar los resultados de los mismos. Por ejemplo, es común que en biogeografía histórica representemos en un mapa los límites y localización de las áreas de endemismo resultantes de un análisis PAE, o la ubicación y orientación de trazos generalizados obtenidos a partir de un análisis panbiogeográfico. También, ya sea porque se trataba de uno de nuestros objetivos iniciales o bien porque surgió durante el análisis, podemos tomar decisiones clasificatorias; por ej. uniendo dos distritos o subdividiendo una provincia biogeográfica, lo cual será más claramente representado en forma gráfica. En biogeografía ecológica, suelen construirse mapas de isolíneas de riqueza de especies -también llamados mapas de isodensidad faunística- a fin de visualizar dónde ocurre un fuerte apiñamiento de las curvas o, dicho en otras palabras, para identificar regiones que actuarían como barreras para la distribución geográfica de las especies.

Cualquiera sea el caso, es conveniente tener en cuenta qué es realmente lo que queremos representar en los mapas que elaboraremos, eligiendo códigos simples y claros, que provean una clara interpretación, dando a los elementos un orden prioritario según su importancia, y viendo que los mismos no entorpezcan la lectura, al agregar detalles irrelevantes. Paralelos, meridianos, ríos o límites entre países o estados, aunque útiles como referencia u orientación, solo deberían estar presentes en un mapa si tienen importancia para el análisis. A veces intentamos mostrar demasiados conceptos en un único mapa, con el fin de optimizar recursos, pero ello puede generar un efecto negativo. Otras veces, cuando para optimizar espacio se deben emplear mapas pequeños, es imprescindible focalizar la zona de interés, y si ésta no es de fácil localización geográfica, se deberá usar la silueta de un mapa de referencia que provea una ubicación reconocible. Los mapas deben clarificar los conceptos vertidos, y si están bien realizados, bastará mirarlos para comprender lo expuesto. ¡Un buen mapa vale más que mil palabras!

PUBLICACIÓN DE LOS RESULTADOS

Una vez que hemos finalizado el análisis, deberemos publicar la totalidad o buena parte de los resultados. La manera más convencional es en una revista científica, para lo cual deberemos leer atentamente las normas editoriales de la misma. Al respecto, también resulta aconsejable consultar algunos de los últimos números, para ver si hay trabajos del mismo tipo del nuestro (y así no perder tiempo enviando un trabajo a la revista inapropiada). Existen además, varios textos disponibles que ofrecen una guía de recomendaciones útiles para poder escribir un manuscrito científico. De modo complementario a la publicación, podemos volcar nuestros datos en una base de datos, para ser usados en el futuro por nosotros mismos o por otros investigadores.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Raúl Contreras y Eduardo Rapoport por la lectura crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1998. Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist*, 151: 68-83.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Crovello, T. J. 1981. Quantitative biogeography: An overview. *Taxon*, 30(3): 563-575.
- Day, R. A. 1988. *How to write and publish a scientific paper*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Lawton, J. H. 1996. Patterns in ecology. *Oikos*, 75: 145-147.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

O'Connor, M. 1991. *Writing successfully in science*. Chapman & Hall, London.

Real, R. y J. M. Ramírez. 1992. Fundamento filosófico de los objetivos y métodos de la biogeografía. *Monografías de Herpetología*, 2 : 21-30

Recibido: 21 de agosto del 2000

Aceptado: 6 de octubre del 2000