

**EL PENSAMIENTO
BIOGEOGRÁFICO DE
ALFRED RUSSEL WALLACE**

Alfredo Bueno H. & Jorge Llorente B.



COLECCIÓN LUIS DUQUE GÓMEZ – No. 1

**ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES

COLECCIÓN LUIS DUQUE GÓMEZ No. 1



**EL PENSAMIENTO
BIOGEOGRÁFICO
DE ALFRED RUSSEL
WALLACE**

Alfredo Bueno Hernández

&

Jorge Llorente Bousquets

Museo de Zoología, UNAM. México, D.F.

BOGOTÁ, D. C., COLOMBIA, 2003

© Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Trans. 27 No. 39A-63 - Tel.: 3680365 - Fax: (571) 368 0365
Apartado Aéreo 44763 - URL: <http://www.accefyn.org.co>

© Alfredo Bueno Hernández
Museo de Zoología. Facultad de Estudios Profesionales de Zaragoza, UNAM.

© Jorge Llorente Bousquets
*Museo de Zoología. Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. Postal 70-399 México, D. F.
04510. jlb@hp.fciencias.unam.mx*

Reservados todos los derechos. Este libro no puede ser reproducido total o parcialmente sin autorización.

ISBN: 958-9205-56-9 Obra completa
ISBN: 958-9205-57-7 Volumen

Clasificación Dewey: 574.9
B835p

Materias: Biogeografía, Historia de la Ciencia, Wallace A. R.

La Academia cuenta con el apoyo económico
del Ministerio de Educación Nacional

República de Colombia
MINISTERIO DE EDUCACIÓN NACIONAL



Libertad y Orden

Preprensa, impresión y acabados:
EDITORA GUADALUPE LTDA.
e-mail: ediguada@yahoo.es
Tel.: 562 72 50, Bogotá, D.C.

Printed and Made in Colombia - Impreso en Colombia, 2003

CONTENIDO

PRESENTACIÓN	7
CAPÍTULO I	
El viaje a los ríos amazónicos	11
La formación de Wallace	13
El viaje al Amazonas	16
<i>A narrative of travels on the Amazon and Rio negro</i>	20
Referencias	44
CAPÍTULO II	
Del extensionismo al permanentismo	47
La ley de Wallace	48
Las islas Arú	58
La zoología y la geografía del Archipiélago Malayo	63
La inflexión	86
Referencias	110
CAPÍTULO III	
La consolidación del modelo permanentista, <i>The Geographical Distribution of Animals</i>	113
Principios y fenómenos generales de la distribución	117
Los medios de dispersión y migración de los animales	122
Cambio geográfico y cambio orgánico	125
Las regiones zoológicas	129
Principios de clasificación biogeográfica	130
Objeciones principales al sistema de regiones de Wallace	140
Taxonomía y Biogeografía	144
Los centros de origen norteros	146
La distribución orgánica en las islas	170
Colonialismo y dispersionismo	174
Conclusiones	179
Referencias	188

PRESENTACIÓN

Antes de presentar el libro, me parece adecuado presentar al lector esta nueva colección bibliográfica de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, la colección Luis Duque Gómez. El doctor Luis Duque Gómez, académico de número, vicepresidente de la Junta Directiva y antropólogo e investigador social, durante muchos años se preocupó por la difusión de la ciencia al público, y por su incorporación como pilar fundamental de la cultura. En alguna ocasión propuso iniciar, en la Academia, una colección bibliográfica que trajera los temas fundamentales de la ciencia moderna al gran público, en una forma que fuera a la vez interesante y rigurosa. Este libro abre la colección, y es apenas justo que ésta lleve su nombre.

Hubiera sido difícil encontrar un mejor libro para darle inicio a la colección, con la filosofía antes enunciada, que el que acá presentamos. Los doctores Alfredo Bueno Hernández y Jorge Llorente-Bousquets, investigadores del Museo de Zoología de la Universidad Autónoma de México, nos entregan sus reflexiones sobre el pensamiento biogeográfico de uno de los titanes de la teoría de la evolución: Alfred Russel Wallace. Este es mucho más que un libro de historia. Si bien aborda la evolución del pensamiento de Wallace, que fue fundamental en la cristalización de la forma como vemos actualmente a la evolución biológica, no lo hace como un relato de los hechos y avatares en la vida de esa gran persona, sino como un diálogo entre él y los

demás investigadores de la época. Construyen los autores en forma realmente magistral, ese enrejado de ideas, de argumentos, de observaciones y de nuevos hechos, que llevaban a toda una comunidad científica a depurar sus teorías y a confrontar sus hipótesis para salir con una visión general de gran poder explicativo.

Wallace es en este libro, más que el sujeto, o el personaje principal de una novela, el medio por el cual los autores nos explican, con gran claridad y sencillez, las formas de pensamiento evolutivo, mayoritariamente aceptadas en las comunidades científicas del mundo moderno, y las vías por las cuales se llegó a esas conclusiones. El personaje le va a resultar interesante al lector, no por sus historias personales, su psicología y sus secretos recónditos e inéditos (recurso fácil de biógrafos que quieren tener éxito comercial), sino por sus ideas y por su forma de razonar y de argumentar.

El libro tiene tres grandes capítulos que reflejan muy bien épocas diferentes en el trabajo y en el pensamiento de Wallace. En el primer capítulo nos describe su viaje a los grandes ríos amazónicos. Llegó joven y ávido de conocimientos, parecía ya clara en él la convicción de que un buen conocimiento biogeográfico era crucial para entender el surgimiento de las especies en la biosfera, y un interés que parece preexistente (así lo muestran los trabajos que escogió desde muy temprano) en las hipótesis transformistas.

Sus observaciones de que los grandes ríos amazónicos servían como barreras infranqueables para diversos organismos, derivaron más tarde en uno de sus grandes descubrimientos, "la línea de Wallace" en el archipiélago Malayo, a donde llegó llevado por un interés en encontrar más convincentes explicaciones al fenómeno de la variación espacial de las especies. De su trabajo de muchos años en este archipiélago trata el segundo capítulo, que además de relatar los hechos relacionados con ese trabajo, muestra cómo evolucionó su pensamiento del

"extensionismo" a un "permanentismo" mucho más cercano a la posición de Darwin. Es de esa época la carta que movió a Darwin a acelerar la publicación de sus teorías, tal vez por eso muchos dicen que "sin Wallace no hubiera habido Darwin".

La primera explicación que Wallace dio a los casos de discontinuidad biogeográfica fue la existencia de vastas porciones terrestres actualmente sumergidas en los océanos. Pero, la observación honesta de las anomalías no fácilmente explicadas con sus hipótesis lo llevó a cambiar su posición y acercarse más a la "permanentista" de Darwin. Desde ese punto de vista está escrita su gran obra "The Geographical Distribution of Animals". La consolidación de ese pensamiento está tratada en el tercer capítulo de este libro, que muestra a un Wallace muy maduro, tranquilo y profundo.

La personalidad de Wallace que nos proyectan los autores es muy interesante. Un científico riguroso, muy poco sensible a las vanidades, preocupado por temas sociales y a veces ocupado por algunos pensamientos metafísicos. Era muy claro que le interesaban mucho más las ideas, y su contenido de verdad, que reclamos de posibles "derechos o prioridades" en las teorías que proponía o discutía. Su acercamiento era el de un cultor de la verdad científica, interesado en hacer un aporte real, mucho menos preocupado en recibir reconocimientos. Era también, y nos queda claro del texto, un hijo de su época y de su nación. Su interés extraordinario por el estudio de las islas no podía desligarse de su calidad de británico. Su visión surgió en pleno auge del imperio, y participaba de una ideología que hoy rechazaríamos como francamente racista (muchas observaciones del mismo Darwin no se escapan de la misma). Aunque apoyaba al relativo liberalismo con que se gobernaban las colonias inglesas, no ocultaba su opinión de que (como los holandeses) por el bien de algunas razas inferiores se justificaba un despotismo paternalista. Sin duda, así como supo ante los hechos dar un giro radical a sus teorías científicas, si hubiera tenido la oportunidad de conocer la información que nos da la secuencia de

los genomas, no habría tenido ningún arresto para modificar las posiciones de la sociedad y la época en las que vivió.

Para terminar debo señalar que la lectura de este libro además de interesante, y estimulante intelectualmente, es también un placer. El estilo sencillo y directo, el idioma claro sucinto y correcto, lo hacen accesible al público general sin perder en nada el interés para el público especializado.

Moisés Wasserman

CAPÍTULO I

EL VIAJE A LOS RÍOS AMAZÓNICOS

Alfred Russel Wallace (n. 8 de enero de 1823; m. 7 noviembre de 1913) jugó un papel central en el desarrollo de las ideas biogeográficas de la segunda mitad del siglo XIX, mismas que influyeron hasta mediados de los 1960's. Su trabajo clásico sobre la distribución geográfica de los animales (Wallace, 1876) se reconoce como el trabajo más importante hecho en esta disciplina durante la segunda mitad del siglo XIX. Además representa la versión más pulida de la biogeografía darwinista, que se constituyó como el modelo dominante de explicación en la biogeografía histórica por aproximadamente un siglo. Habría que añadir finalmente que, siendo la obra biogeográfica de Wallace la más importante por su extensión y profundidad, resulta idónea para analizar el desarrollo del modelo dispersionista durante el siglo XIX.

Se ha reconocido que el trabajo biogeográfico de Wallace fue el mejor apoyo empírico de la teoría de la evolución por selección natural (*v. gr.* Bowler, 1989). Sin embargo, el juzgar a toda su extensa obra biogeográfica tan sólo como un buen soporte de sus ideas transformistas simplifica en exceso la complejidad de sus concepciones acerca de la distribución orgánica. Del mismo modo, el concebir su investigación biogeográfica como el desarrollo gradual del modelo dispersionista conlleva un sesgo histórico que pasa por alto

las diferencias importantes que ocurrieron a sus ideas sobre la distribución orgánica a lo largo de su obra de varias décadas. Hay que resaltar que Wallace transitó desde una postura extensionista (*sensu* Fichman, 1977), en sus primeros trabajos, hasta terminar por convertirse en un celoso defensor del permanentismo, que era la posición sostenida por Darwin. El análisis preciso de ese tránsito y cuáles fueron las causas de sus cambios de ideas son los propósitos centrales de este libro.

De modo esquemático se pueden distinguir tres estadios principales en la evolución del pensamiento biogeográfico de Alfred Russel Wallace. El primero comprende sus primeras ideas, expresadas en los trabajos que hizo durante su viaje de exploración a los ríos amazónicos. El carácter general de estos trabajos iniciales es básicamente descriptivo, aunque incluyó el trabajo teórico *On the law which has regulated the introduction of new species* (Wallace, 1854). Durante esta primera etapa, Wallace, quien era un joven naturalista prácticamente desconocido en los círculos académicos y que obtenía sus ingresos como recolector, no estructuraba todavía un sistema general de explicación sobre la distribución geográfica de los seres vivos. Hasta el segundo estadio, durante y después de su intensa experiencia en el Archipiélago Malayo, fue cuando construyó tal modelo o sistema sobre la distribución orgánica desde una perspectiva extensionista. El tercer y último estadio está representado por su obra principal, *The geographical distribution of animals* (Wallace, 1876). Aquí ya había virado a una posición claramente permanentista. En los trabajos biogeográficos posteriores a esta obra, Wallace se dedicó a pulir su sistema dispersionista, interesándose particularmente en dos aspectos: 1) la biogeografía insular, y 2) la regionalización biótica de la superficie terrestre. Se comenzará por analizar las primeras concepciones biogeográficas de Wallace, expuestas en su libro *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río*

Negro (Wallace, 1992) y los artículos que publicó entre 1850 y 1854 a partir de sus experiencias en la Amazonia.

La formación de Wallace

Se ha dicho que sin Wallace no habría Darwin (Myers, 1992), pues sin la famosa carta que le envió desde el Archipiélago Malayo, Darwin no se hubiera visto obligado a hacer públicas sus ideas transmutacionistas. Alfred Russel Wallace destacó como un hombre de acción y también como un hombre de ideas. Chesterton lo consideró como uno de los dos candidatos al título del personaje más importante del siglo XIX (el otro era el poeta Walt Whitman), admirando en él una mezcla enigmática de materialismo y misticismo (Berry, 2000). Realizó dos grandes expediciones, una al Amazonas y otra al Archipiélago Malayo, en las que invirtió 12 años de su vida. Wallace escribió 24 libros, 220 artículos, más de 140 reseñas y una serie de cartas en la revista británica *Nature* (Smith, 2002). En el campo intelectual sus intereses principales fueron la evolución de las especies, la distribución geográfica de los seres vivos, el mejoramiento de las condiciones de vida de los pobres y el estudio del espiritismo.

Wallace nació en Usk, Monmouthshire, Wales, el 8 de enero de 1823. Creció entre la incertidumbre financiera y las mudanzas constantes. Fue el octavo de nueve hijos. A los 14 años tuvo que dejar la *Grammar School* en Hertford cuando se agotaron los fondos familiares. En 1837 lo mandaron a Londres con su hermano John, como aprendiz de carpintero. Allí tomó cursos en el *Working Men's Institute*, donde conoció tanto el socialismo utópico de Robert Owen como las ideas sociales de Malthus. Bajo la premisa de que los individuos eran producto de las circunstancias, Owen sostenía que las estructuras sociales podían transformarse para promover la libertad en vez de la esclavitud. Era una idea particu-

larmente atractiva en un tiempo en que la revolución industrial había dejado desempleo, explotación y pobreza en la Gran Bretaña. Según Owen, la educación y el conocimiento redimirían a la clase trabajadora y conducirían a una mejora progresiva física, moral e intelectual de la humanidad. El pensamiento de Owen sin duda tuvo influencia indeleble en Wallace, manifestada en numerosos escritos sobre las mejoras que podían hacerse por la clase obrera. Ya con gran reputación como naturalista, en la década de los setentas, se involucró en el movimiento de nacionalización de la tierra, siendo nombrado el primer presidente de la *Land Nationalization Society*. En 1890 se manifestó abiertamente como partidario de las ideas socialistas. También fue, durante la época temprana de su vida en Londres cuando, adoptó su agnosticismo religioso y su rechazo por las explicaciones metafísicas de la naturaleza (McKinney, 1972).¹

Posteriormente, Wallace se fue a vivir con otro de sus hermanos, William, quien era agrimensor. Con él aprendió a manejar instrumentos como el sextante, el compás y el teodolito. Fue durante el trabajo de campo que hizo en esta nueva ocupación cuando Wallace pudo conocer físi-

1 Esa imagen de Wallace como naturalista librepensador y agnóstico merece un comentario. Durante la segunda mitad del siglo XIX se desarrollaban simultáneamente dos corrientes en la Inglaterra Victoriana: 1) la secularización de las principales áreas del conocimiento, y 2) el rompimiento con un núcleo intelectual común que unificaba conceptos religiosos, morales y científicos (Smith, 1972). A pesar de su temprano agnosticismo y su rechazo por el cristianismo ortodoxo, Wallace cambió su forma de pensar durante la década de los sesentas y terminó por oponerse a hacer una separación tajante entre conceptos científicos y éticos. Fue entonces cuando, tomando a muchos por sorpresa, incorporó abiertamente un elemento teleológico para explicar la evolución de las facultades mentales del hombre. Contra la noción común de que la teoría de la selección natural eliminó las causas finales de las explicaciones biológicas, al menos Wallace, uno de sus principales constructores, intentó reconciliar las tensiones entre las demandas éticas y científicas. Por su parte, Darwin se cuidó de aceptar intervenciones milagrosas en su modelo de evolución y lamentó el giro metafísico en el pensamiento evolutivo de Wallace (McKinney, 1972; Smith, 1972).

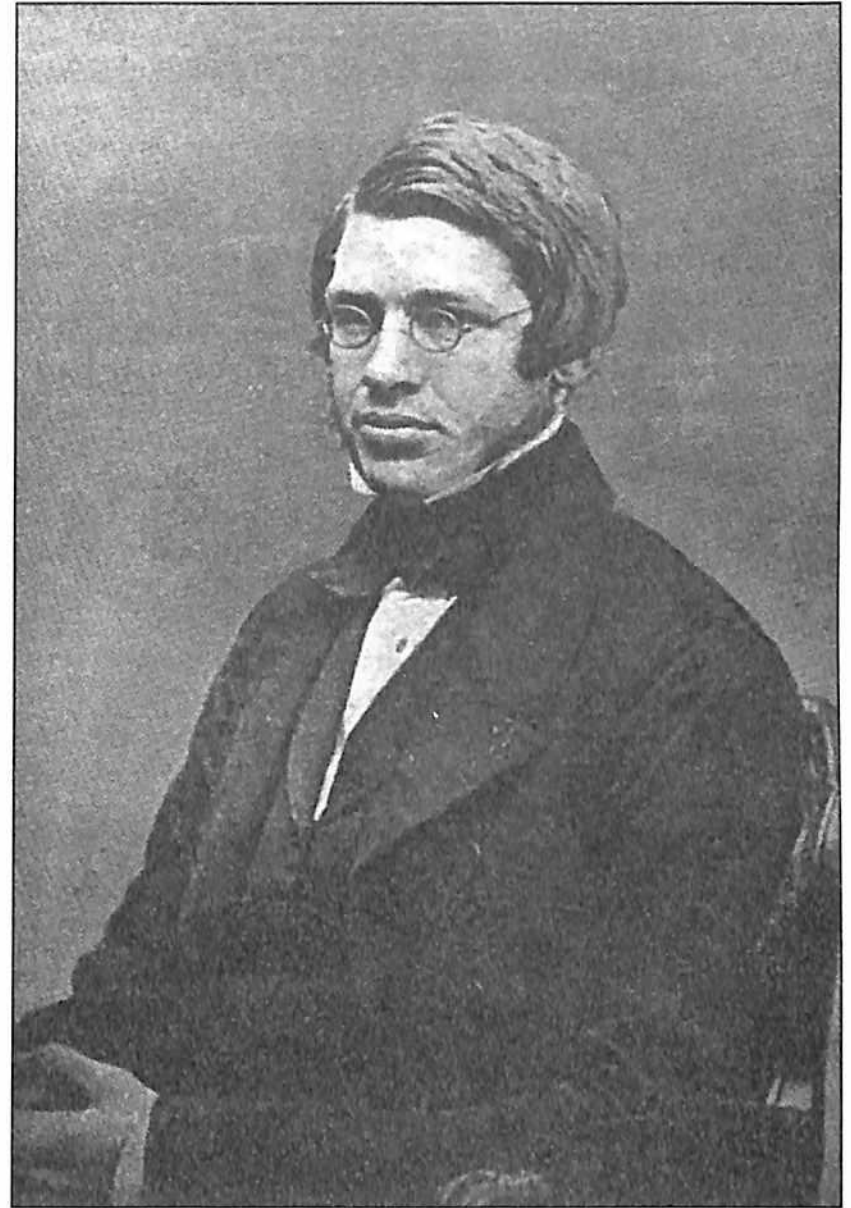


Figura 1. Alfred Russel Wallace a los 25.

les de primera mano y se interesó por el estudio de la historia natural, que desde entonces se convirtió en su pasión. Aprendió botánica de forma autodidacta y a los 21 años consiguió empleo como profesor del *Collegiate School* en la ciudad de Leicester, donde enseñó inglés, aritmética, agrimensura y dibujo elemental. Su interés por las ciencias naturales lo llevó a leer ampliamente sobre el tema. Allí conoció a Henry Walter Bates (1825-1892), quien lo dejó impresionado con su colección de coleópteros. Comenzaron a frecuentarse. La relación fue sinérgica y el interés común por el estudio de la naturaleza les permitió realizar algunas recolectas de campo juntos e intercambiar ideas sobre libros como los *Vestiges of the Natural History of Creation*, de autor anónimo², el *Journal* del viaje de Darwin en el *Beagle*, los *Principles of geology* de Lyell, el *Essay* de Malthus, el tratado sobre la geografía y clasificación de los animales de Swainson y los trabajos de Humboldt. Ávido lector, atrajeron su atención diversos géneros, incluidos los relatos de viajeros, las biografías, las novelas, los clásicos y los escritos sobre investigaciones psíquicas, frenología e hipnotismo. La muerte de su hermano William, en 1845, lo obligó a volver durante un breve tiempo al trabajo de agrimensor, aunque continuó leyendo y recolectando, además de mantener correspondencia con Bates.

El viaje al Amazonas

Después de hallar un catálogo de orquídeas amazónicas que le impresionó vivamente, Wallace comenzó a planear el proyecto de viajar a Sudamérica. En su autobiografía (Wallace, 1905) señaló que la lectura de la *Personal Narrative* de Humboldt y el *Journey of the Voyage of the Beagle* de Darwin le inspiraron el proyecto de realizar la expedición a Sudamérica.

2 Posteriormente se supo que el autor era el editor escocés Robert Chambers



Figura 2. Henry Walter Bates en la Amazonia.

Luego de leer *A voyage up the River Amazon* por fin se decidió a realizar el viaje a Sudamérica. Su autor, W. H. Edwards, ponderaba las ventajas del buen clima y el fácil acceso de la región, pues los ríos servían como rutas idóneas para adentrarse a las ilimitadas extensiones de la selva virgen, además de que la vida era barata y la gente amigable. Wallace se decidió pronto y le propuso audazmente a Bates que realizaran una expedición conjunta al Amazonas, con el fin de explorar la historia natural de sus riberas, y para resolver el problema del origen de las especies (Bates, 1863), asunto sobre el que habían discutido frecuentemente.

Wallace se puso en contacto con Edward Doubleday, quien era el encargado de la colección de mariposas del Museo Británico. Éste le hizo saber que sería relativamente fácil recuperar los gastos del viaje con las colecciones que enviaran a Londres, pues había muchos aficionados dispuestos a pagar por los ejemplares exóticos provenientes de los trópicos del Nuevo Mundo. Naturalistas como Wallace, Bates o Spruce no tenían patrocinio gubernamental alguno, a diferencia de otros que viajaban recibiendo un sueldo del gobierno británico, como Darwin y Hooker. Dedicarse a recolectar ejemplares tropicales no era por cierto una manera fácil de ganarse la vida. Descontando las incomodidades y riesgos de viaje, con 4 peniques por espécimen menos el 20 % de comisión y un cargo adicional de 5 % por gastos de transportación y seguro, no quedaba tanto dinero como para vivir lo que se dice con holgura. La ganancia de Bates en un período de 20 meses fue de apenas 27 libras (Raby, 1996).

Finalmente, el 25 de abril de 1848 Wallace y Bates, que tenían 25 y 23 años respectivamente, partieron del puerto de Liverpool hacia Sudamérica. A fines de mayo llegaban a Pará (actualmente Belém), desde donde iniciaron la exploración de la cuenca amazónica. Su rutina consistía en levantarse al amanecer, observar y cazar aves durante dos horas, desayunar para ir después, de 10 a 14 o 15 horas, a recolec-

tar insectos. Comían a las 4 p.m., tomaban el té a las 7 y en la noche se ocupaban de preparar ejemplares y tomar notas. Esta rutina se repitió mes tras mes, año tras año. Durante los dos primeros años concentraron su trabajo alrededor de Pará, el Río Tocantins y los bancos del propio Amazonas hasta Barra (actualmente Manaus), en donde convergen el Amazonas y el Río Negro. Allí decidieron separarse. Wallace se fue a explorar el Río Negro y el Uaupés mientras que Bates se dirigió hacia el alto Amazonas. Wallace sería el primer europeo en penetrar hacia arriba del Río Negro (Van Oosterzee, 1997).

Dentro de la concepción fijista de las especies que mantenía Lyell en el tiempo en que publicaba por primera vez sus *Principles of geology*, el estudio de la distribución espacial de los organismos era importante, porque solo mediante el conocimiento preciso de esta materia se podría esclarecer si las especies eran entidades permanentes a través de los tiempos o bien si terminaban por extinguirse, para ser reemplazadas por otras de nueva creación. Ahora, ya bajo una perspectiva transformista, tanto Darwin como Wallace se percataron cada uno de manera independiente de que el conocimiento biogeográfico era crucial para sus hipótesis transformistas.

Wallace se había propuesto específicamente conocer la distribución completa de algún grupo, lo cual consideraba como condición indispensable para resolver el problema que venía atrayendo su atención, es decir, el origen de las especies. Existe evidencia de que desde 1845 Wallace ya se interesaba por ese asunto. En una carta que le envió a Bates le dice que los *Vestiges*, más allá de sus desmesuras, podían tomarse como inspiración para una investigación más profunda, ya que respecto a la hipótesis de la transmutación, "todo hecho observado debe ir en su contra o a su favor" (McKinney, 1969). En otra de las cartas dirigidas también a Bates, en la que hacía notar las limitaciones de las coleccio-

nes locales, Wallace expresó: "Me gustaría tomar una familia para estudiarla de modo completo, principalmente con una visión hacia la teoría del origen de las especies. Así podría llegar a unas conclusiones definitivas." (Myers, 1992). La obtención de los datos sobre variación geográfica era esencial para probar su idea, nacida desde la lectura de Chambers, de que las especies surgían por leyes naturales y no por actos individuales de creación.

El 6 de agosto de 1852, el *Helen*, el barco en que regresaba Wallace a Inglaterra, estallaba en medio del Atlántico después de un incendio incontrolado en la bodega. Se perdía su importante y valiosa colección, producto de cuatro años de trabajo, que incluía diversos grupos, entre ellos, más de 8,000 especies nuevas de insectos. En un período de tan solo dos meses, había llegado a recolectar 1,300 especies distintas de insectos. La tripulación permaneció diez días en altamar sobre los botes de salvamento, y cuando las provisiones de alimento y agua casi se habían agotado, fueron rescatados providencialmente por el viejo y podrido *Jordeson*, que los llevó de vuelta a Inglaterra. La pérdida fue irreparable. Wallace no pudo determinar muchos de los ejemplares que mencionó en su narración del viaje al Amazonas. Ello le valió la injusta opinión de Darwin de que *A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro* era una obra en la que apenas se aportaban algunos datos, a pesar que sabía bien que las colecciones se habían perdido en el incendio.

A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro

El libro de Wallace sobre su viaje a la Amazonia se ubica dentro de la tradición de los naturalistas viajeros, como Humboldt y Darwin. Sigue el formato de una narración de las vicisitudes del viaje y las impresiones personales entremezcladas con descripciones de organismos y algunas observaciones científicas. Existen dos ediciones de *Narrative travels on the Amazon and Rio Negro*, la primera en 1853 de

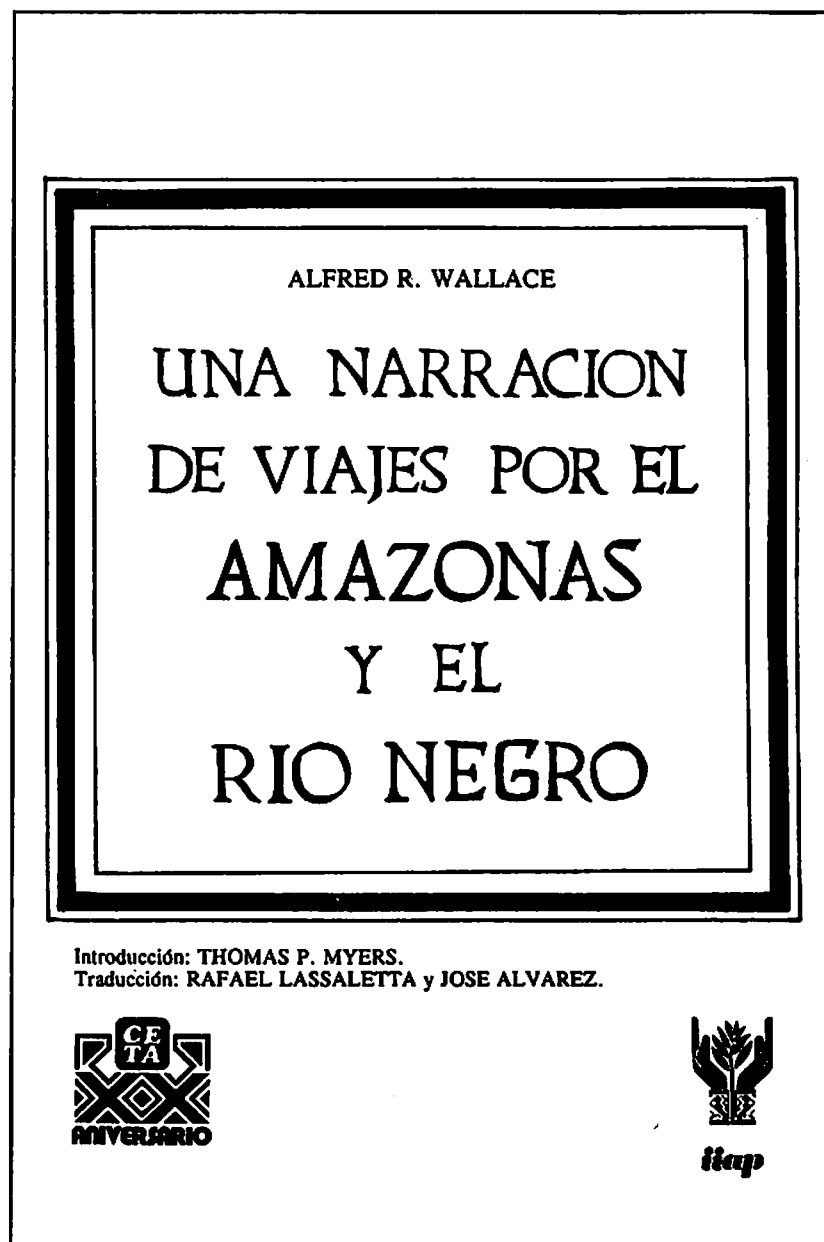


Figura 3. Frontispicio de la edición en español del libro del viaje de Wallace a la Amazonia.

mismo subtítulo de su libro se revela la amplitud de sus intereses intelectuales: 'With an account of the native tribes and observations of the Climate, Geology, and Natural History of the Amazon Valley'. Así, el Wallace del Amazonas es el naturalista interesado por materias variadas que quiere divulgar las maravillas de los trópicos, el que elabora una guía de campo de las palmas del Amazonas, el que describe para un amplio público de no expertos los sorprendentes y variados colores de los ríos. Lejos está todavía del Wallace teórico que aparecerá en *The Geographical Distributions of Animals* (Wallace, 1876). Sus actividades e intereses son heterogéneos. Lo mismo dibuja palmas que peces, paisajes de poblados ribereños que utensilios indígenas de pesca; le llama la atención tanto la marcada dieta piscívora de los indígenas como la forma en que obtienen y utilizan venenos vegetales para pescar. Es el Wallace que lo mismo se asombra con la enorme variedad de peces de los cauces amazónicos que con el *timbó*, el veneno vegetal extraídos de la raíces de ciertas plantas, mortal para los peces aunque completamente inocuo para los humanos, el que inquiere sobre los variados usos dados por los indígenas a diversas especies vegetales y animales en sus mitos; el que recopila un glosario de términos en diferentes lenguas indígenas y el que dibuja los petroglifos de los pobladores antiguos de las cuencas amazónicas.

Pero dentro de esos múltiples intereses, destaca como una constante su preocupación por los aspectos de la distribución orgánica. Siempre que puede, registra escrupulosamente los sitios en que ocurren las especies. Esta preeminencia que Wallace otorga a los datos de distribución provenía de la lectura de dos obras que tuvieron gran influencia sobre él: los *Principles* de Lyell y los *Vestiges* de Chambers (McKinney, 1972). De sus observaciones en la Amazonia, publicó el mismo año que su *Narración*, un pequeño libro, *Palms trees of the Amazon and their uses* (Wallace, 1853b). Llama la atención el detalle con que describió las localidades,

Broadstone, Wimborne
Nov. 9. 1904
G. S. Boulenger Esq.
Dear Sir
I have had by me for
50 years about 200 drawings of
fishes which I made on the
Rio Negro & its tributaries, specimens
of all were collected but were
lost on the voyage home.
The drawings are all made to
scale, and are accurate as to
fin rays, scaling, dorsal line &c.
and I have brief descriptions &
notes of locality, habits, uses, &c.
most of them.
Would it care to look over them
and name such as you know,

and giving the genus, or
the Family of the rest.
When I should be glad to
know if they are worth making
a Catalogue of, if mainly to
show the possible richness of
the fish fauna of a river in
which so many could be found
without special collecting & by a
non-specialist. They could very
be easily reproduced by photography
of pressed plates, and might perhaps
form an interesting little
volume.
Do you know any student
of fishes to whom they would
be useful for this purpose?
They are all in pencil, &
were often done under difficulties
in canoes &c.
Do further look at them
some 30 years ago with just
a few names, but said they
were well as within specimens.
Still I don't like to throw
them away & should like
another opinion.
Believe me
Yours very truly
Alfred Wallace

Figura 5. Carta de Wallace donde ofrece sus dibujos de peces al Departamento de Zoología del Museo de Historia Natural. Le escribió a Georges Albert Boulenger, quien en ese tiempo tenía a cargo la curia de las colecciones en alcohol.

los límites de distribución y las condiciones bajo las que crece una especie de palma, la *piassaba*:

The distribution of this tree is very peculiar. It grows on swampy or partially flooded lands and the banks of the black-water rivers. It is first found on the river Padaurí, a tributary of the Rio Negro on its northern side, about 400 miles above Barra, but whose waters are not so black as the Rio Negro. The Piassaba is found from near the mouth to more than a hundred miles up, where it ceases. On the banks of the Rio Negro itself not a tree is to be seen. The next river, the Darahá, also contains some. The next two, the Marvihá and the Cababurís, are white-water rivers and have no Piassaba. On the S. bank, though all the rivers are black water, there is no Piassaba till we reach the Marié, not far below St. Gabriel. Here it is extensively cut for about a hundred miles up, but there is still none immediately at the mouth or on the banks of the Rio Negro. The next rivers, the Curicuríarí, the great river Uaupés, and the Isánna, though all black-water have none; while further on in the Xié, it again appears. On entering Venezuela it is found near the banks of the Rio Negro, and is abundant all up to its sources, and again the Temí and Atabapó, black-waters tributaries of the Orinoco. This seems to be its northern limit, and I cannot hear of its again appearing in any part of the Amazon of Orinoco or their tributaries. It is thus entirely restricted to a district about 300 miles from N. to S. and an equal distance from E. to W. I am enabled to so exactly mark out its range, from having resided more than two years in various parts of the Rio Negro, among people whose principal occupation consisted in obtaining the fibrous covering of this tree, and from whom no locality for it can have remained undiscovered, assisted as they are by the Indians, whose home is the forest, and who are almost as well acquainted with its trackless depths as we are with the well-beaten roads of our own island. (En Knapp, 1999: 25-26).

Respecto a la distribución de los peces, Wallace destacó el hecho de que en cada pequeño afluente ocurren formas únicas y particulares. La mayor parte de las especies que encontró en la región alta del Río Negro, ya no aparecían cerca de su desembocadura:

Sólo en el Río Negro encontré doscientas cinco especies, y estoy convencido de que son apenas una pequeña proporción de las que allí existen. Por ser un río de aguas negras, la mayor parte de sus peces son distintos de los que se encuentran en el Amazonas. En realidad en todo río pequeño y en diferentes partes del mismo río se encuentran peces distintos. La mayor parte de los que habitan el alto Río Negro no se hallan cerca de su desembocadura, donde hay otros muchos igualmente desconocidos en las aguas más limpias, más oscuras, y probablemente más frías, de sus ramales más altos. Por el número de nuevos peces que encontraba constantemente en cada nuevo lugar y en cada cesta de pescador, podemos calcular que existen por lo menos quinientas especies en el Río Negro y en sus corrientes tributarias. El número de especies de todo el valle del Amazonas es imposible de calcular con alguna precisión. (Wallace, 1992: 362-363).

Cuando narró su fallido intento por cazar guacamayos azules en el río Tocantins, destacó los límites tan marcados de su distribución, y conjeturó que quizá se debe a los cambios en las especies de frutos de los que se alimentan estas aves a lo largo del río:

En casi todas las casas había plumas por el suelo (de guacamayos azules), lo que demostraba que esta espléndida ave era cazada a menudo como alimento. Alexander los tuvo una vez a tiro, pero su escopeta falló e inmediatamente echaron a volar. Algo más abajo del río rara vez se ven, y nunca más abajo de Bailão, mientras que desde este lugar hacia arriba son muy abundantes.

¿Cuáles pueden ser las causas que limitan tan exactamente el alcance de un ave de vuelo tan potente? Parecen estar relacionadas con las rocas, y con el indudable cambio correspondiente en los frutos de los que estas aves se alimentan. (Wallace, 1992: 98-99).

En medio de un pasaje donde narró sus afanes para conseguir indios portadores y el tipo de comida que habían encontrado, aparece en la prosa de Wallace un caso peculiar de distribución:

El capitán Hislop me acompañó a ver al *Commandante*, quien prometió cederme a tres indios, pero tras toda una semana de espera sólo obtuvimos dos; sin embargo, el *Juiz* me prestó uno con la canoa, y con esa tripulación partimos. La primera noche la pasamos en una plantación de cacao, donde obtuvimos un pescado fresco excelente. Por la mañana dimos un paseo entre los árboles de cacao y capturamos muchos ejemplares de una mariposa (*Didonis biblis*), la cual, aunque es una especie común en Sudamérica, nunca la habíamos encontrado ni en Santarem ni en Pará, ni la volvimos a ver hasta llegar a Javíta, cerca de las fuentes del Río Negro. Como nuevo ejemplo de la peculiar distribución de estos insectos, debo mencionar que durante los cuatro años dedicados a la colección sólo en dos ocasiones vi la hermosa *Epicalia numilius*, una vez en Pará y la otra en Javíta, a dos mil millas de distancia. (Wallace, 1992: 139).

Incluso en un artículo breve que envió a la *Entomological Society of London* (Wallace, 1854) sobre los insectos que usaban los indios del Amazonas como alimento, se disculpó por la poca información que logró recabar sobre la distribución tanto geográfica como ecológica de una especie de hormiga roja, donde incluía información sobre las costumbres de este insecto y sobre los indios que las comían:

The fist is a great-headed red ant, the *Ecodoma cephalotes* of Latreille. This insect inhabits the whole Amazon

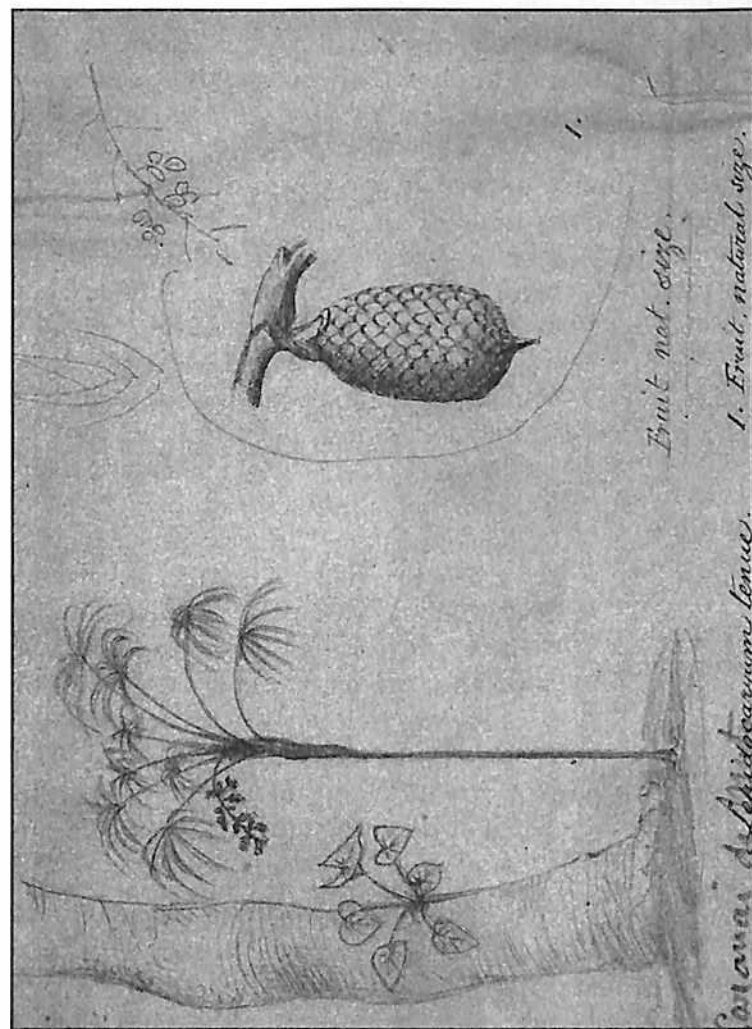


Figura 6. Caranai do mato. *Lepidocarium tenue* Martius. Palma que crece en el bosque conservado en la cuenca superior del río Negro, a menudo a distancia de sus afluentes en lugares ligeramente sombreados.

district, and, I believe, a great part of Brazil and Guiana, and is one of the most destructive of the whole family. It frequents sandy districts and places where "red earth" is found, but is absent from the "black earth" or the rich alluvial soil of the Amazon. It forms its nests in the woods and in gardens, turning up the soil in such large heaps as to make one doubt whether so small an insect could have been the workman. I have seen elevations of this kind twenty feet square and yard high, containing many tons of earth. These hillocks are riddled with holes in every direction, and into them the ants may be seen dragging little circular pieces of leaf, which they cut off from particular trees which they prefer, orange trees and leguminous shrubs suffer most from their ravages, and these they will sometimes entirely strip of their leaves in a night of two... It is the female of this destructive creature that furnishes the Indian with a luxurious repast. At certain season the insects come out of their holes in such numbers, the they are caught by basketfull (sic)...the young men, women and children go out to catch *saiibas* with baskets and calabashes, which they soon fill... The part eaten is the abdomen, which is very rich and fatty from the mass of undeveloped eggs. They are eaten alive; the insect being held by the head as we hold a strawberry by its stalk, and the abdomen being bitten off, the body, wings and legs are thrown down on the floor, where they continue to crawl along apparently unaware of the loss of their posterior extremities. (Wallace, 1854: 242-243).

Sin embargo, a pesar del manifiesto interés de Wallace por los aspectos de distribución y los comentarios recurrentes que hizo al respecto, la información biogeográfica está dispersa a lo largo de la obra. No hay un sistema que le dé coherencia. El carácter de este primer libro es eminentemente descriptivo y sólo aparecen esbozos de explicaciones o conceptos sobre distribución orgánica. Si bien en la primera mitad del siglo XIX se habían obtenido gran cantidad de



Figura 7. Trazo de un árbol gigante cerca de Pará, Brasil (diciembre, 1848).

datos biogeográficos, los naturalistas ingleses prácticamente no habían hecho trabajo teórico (Kinch, 1980).

Wallace conocía bien el principio de distribución que había puesto en claro Buffon desde el siglo XVIII a través de Lyell. Sabía que en áreas diferentes ocurren especies diferentes. Regiones con clima y suelo similares albergaban flores y faunas distintas. Lyell había expuesto con gran claridad este hecho empírico en sus *Principles of Geology*:

Circumstances, therefore, different from those which now determine the *stations*, have had an influence on the *habitations* of plants... *stations* indicates the peculiar nature of the locality where each species is accustomed to grow, and has reference to climate, soil, humidity, light, elevation above the sea, and other analogous circumstances; whereas by *habitation* is meant a general indication of the country where a plant grows wild. Thus the station of a plant may be a salt-marsh, in a temperate climate, a hill-side, the bed of the sea or a stagnant pool. Its habitation may be Europe, North America, or New Holland between the tropics... the terms thus defined, express each a distinct class of ideas, which have been often confounded together, and which are equally applicable in zoology. (Lyell, 1830-1833, Vol. II: 68-69).

Los *Principles* por cierto eran de los libros que había leído Wallace en la biblioteca de Leicester. En la Amazonia a Wallace le llamó la atención el encontrar especies de mariposas totalmente distintas en áreas cercanas, incluso adyacentes, que compartían condiciones de topografía, clima y suelo similares. Estos aspectos solo son señalados en su *Narrative* ...como interrogantes que no tienen una respuesta clara. Habría que esperar hasta que Wallace desarrollara su teoría evolutiva.

Wallace concentró sus observaciones sobre historia natural en los últimos cuatro capítulos. El capítulo XIV trata so-

bre la geografía física y la geología del Valle del Amazonas. Con la experiencia que había adquirido en su adolescencia como agrimensor, hizo estimaciones diversas sobre la longitud de los ríos, la extensión de la cuenca, la altitud de varias localidades y también dio algunos datos sobre el clima. En el capítulo XV que trata sobre la vegetación, afirmó que no hay otra parte del mundo con tal extensión arbolada como la Amazonia. Destacó la diversidad de especies de árboles y resaltó como caso sorprendente el de la castaña de Brasil, cuyos frutos, tan pesados como balas de cañón, al caer quiebran ramas y han matado a alguno que otro desafortunado. En este capítulo también hizo una relación de sustancias útiles obtenidas de los árboles. El capítulo XVI lo dedicó a la zoología de la región amazónica. En él, luego de enumerar diversas especies de mamíferos, aves, reptiles, peces e insectos, incluyó un apartado breve con el subtítulo de *Distribución geográfica de los animales*. La importancia que le dio a esta materia queda de manifiesto desde el primer párrafo del capítulo:

No hay ninguna parte de la Historia Natural que resulte más interesante o instructiva que el estudio de la distribución geográfica de los animales. (Wallace, 1992: 364).

Sin embargo, Wallace no aportó algo que no conocieran ya otros naturalistas estudiosos de la distribución orgánica. Desde la primera mitad del siglo XIX, la investigación biogeográfica había llegado a la conclusión de que la distribución de los seres organizados no mostraba relación simple y directa alguna con las condiciones físicas (Richardson, 1981). Así, a Wallace le resultaba claro que no bastaban las circunstancias, es decir, las condiciones físicas del entorno, para explicar la distribución espacial de los seres organizados. Ya antes Lyell había reconocido la regionalización biótica marcada que presentaba la superficie terrestre y calificaba a este hallazgo como el descubrimiento empírico más impor-

tante que había hecho la biogeografía gracias al trabajo de Augustin De Candolle (1820). Luego de hacer un recuento prolijo de los medios de difusión de los organismos, Lyell llegó a la conclusión de que lo sorprendente no era su extraordinaria capacidad de dispersión, sino el que a pesar de ello permaneciera, como hecho destacable, una marcada regionalización de la superficie terrestre:

The machinery before adverted to is so capable of disseminating seeds over almost unbounded spaces, that were intimately acquainted with the economy of nature, we might probably explain all the instances which occur of the aberration of plants to great distances from their native countries. The real difficulty which must present itself to every one who contemplates the present geographical distribution of species, is the small number of exceptions to the rule of the non-intermixture of different groups of plants. Why have not, supposing them to have been ever so distinct originally, become more blended and confounded together in the lapse of ages? (Lyell, 1830 1833, Vol. II: 81).

Del mismo modo, Wallace estableció al final de su sección sobre distribución geográfica los siguientes principios:

1. No son las condiciones del entorno las que determinan la distribución de los animales, pues países con clima y suelo muy similares pueden diferir totalmente en sus productos biológicos.
2. Es un hecho que casi cada región tiene animales propios.
3. Hay barreras naturales que evidentemente limitan la distribución de especies, como cordilleras o mares; hay otras que parecerían más fáciles de cruzar, por ejemplo, en cada margen de un río grande y ancho hay especies distintas, como ocurre en el caso de diversas especies de monos específicamente diferentes a ambos márgenes de

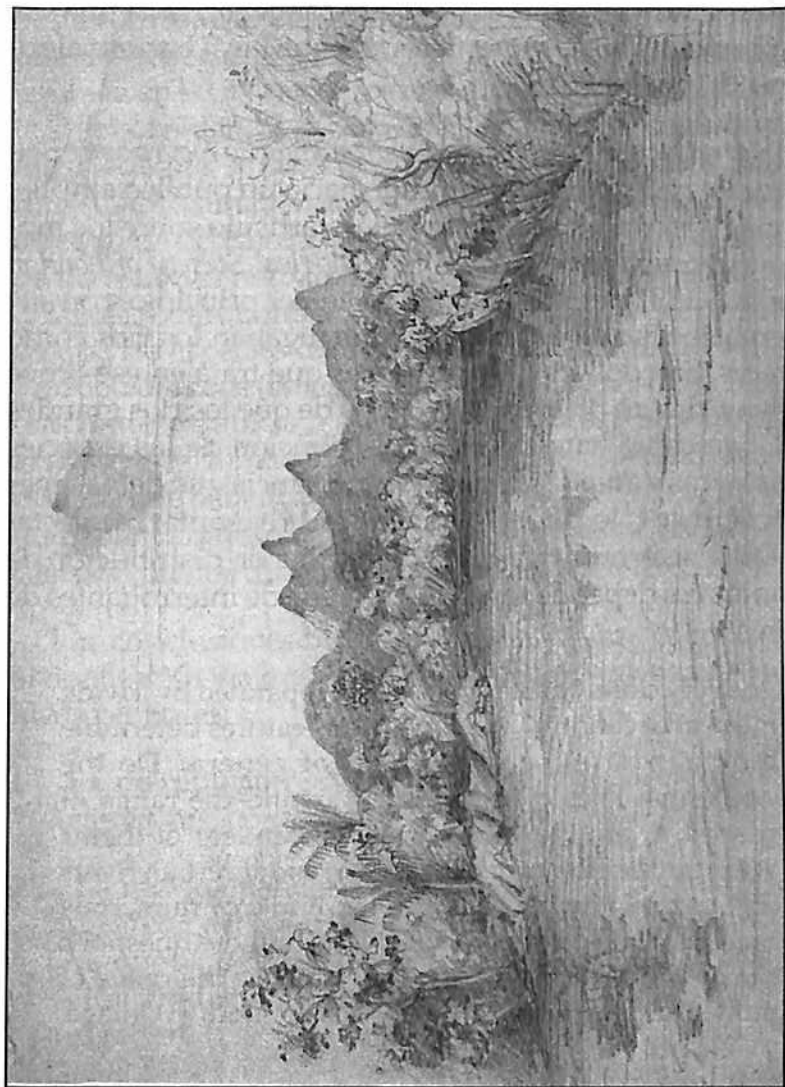


Figura 8. "Serras de Curicuriari" a lo largo del río Vaupés.

los ríos grandes de la cuenca amazónica, pero además hay otras causas que deben ser mucho más sutiles, las cuales delimitan la distribución de las especies, pues hay áreas muy cercanas entre sí que contienen cada una sus propios animales singulares, sin que haya barrera alguna de por medio.

A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro se concibió como un libro que iba dirigido hacia un público amplio, no hacia los especialistas, pero en un artículo sobre los monos amazónicos que envió a la *Zoological Society of London* (Wallace, 1852) amplió algo más el tercer principio, con sus observaciones acerca del papel que jugaban los ríos como barreras. Son dos las ideas centrales que trata en ese breve escrito. Primero planteó la hipótesis de que los ríos grandes actuaban como barreras en la distribución de las especies amazónicas y además señaló la importancia que debía tener el registro de la localidad exacta de cada ejemplar recolectado. De la determinación precisa del área de distribución de los animales depende resolver una serie de interrogantes de interés:

Are very closely allied species ever separated by a wide interval of country? What physical features determine the boundaries of species and of genera? Do the isothermal lines ever accurately bound the range of species, or are they altogether independent of them? What are the circumstances which render certain rivers and certain mountain ranges the limits of numerous species, while others are not? None of these questions can be satisfactory answered till we have the range of numerous species accurately determined. (Wallace, 1852: 110).

Wallace tuvo cuidado de determinar escrupulosamente la localidad en que ocurrían las especies diferentes, pues pronto se dio cuenta de que el Amazonas, el Río Negro y el Madeira eran barreras infranqueables para ciertos organis-

mos. Los cazadores nativos reconocían claramente este hecho. Sabían de qué lado podían encontrar cada tipo de animal, y también sabían que nunca, ni por casualidad, lo podían encontrar en el lado opuesto. Wallace se percató de que este fenómeno no solo se presentaba en los monos, sino también en las aves y en los insectos, lo cual era sorprendente si se consideraba la capacidad de vuelo de estos organismos. Además se dio cuenta de que cuando estos grandes ríos se aproximaban a sus fuentes estrechando su cauce, dejaban de actuar como barreras, de modo que la mayoría de las especies podían hallarse a ambos lados. Una década después, Bates también hacía notar el hecho sorprendente de que las especies de insectos eran diferentes a cada lado del Río Solimões (Bates, 1863). Aunque parecidas, eran 'formas representativas', es decir, las especies o razas de uno de los márgenes tomaban el lugar de la otra especie o raza relacionada que habitaba el margen opuesto. Bates concluyó que no había habido ninguna conexión terrestre entre las dos costas al menos durante el período geológico reciente.

Las conclusiones biogeográficas a las que llegó Wallace al finalizar su viaje al Amazonas pueden sintetizarse en dos ideas centrales:

1. La distribución orgánica no obedece a determinantes climáticas, no al menos de manera simple y directa.
2. La regla general es que las especies se circunscriben a un área particular. Ello tiene la implicación importante de que la delimitación de las áreas de distribución es independiente de las capacidades de dispersión de las especies.

Sin embargo, la pregunta del por qué de estos hechos, aún no tenía respuesta para Wallace. Aunque desde el viaje a Sudamérica manifestó su posición transmutacionista, aún no había desentrañado la causa eficiente de la evolución.

Cuando criticaba la idea de la existencia de un tipo particular de fruto para cada especie particular de ave, estaba manifestando su rechazo al concepto ortodoxo de la adaptación perfecta, ligada estrechamente al concepto fijista de las especies. Su interés era encontrar una nueva explicación al fenómeno de la variación espacial de las especies. Puso como contraejemplo lo común que resultaba ver aves con las más variadas estructuras alimentándose comunitariamente en un árbol del mismo fruto. En su viaje al Amazonas, Wallace no pudo dar todavía una respuesta al problema del origen de las especies. En su trabajo sobre el pájaro *Cephalopterus ornatus* (Wallace, 1850) describió los caracteres morfológicos externos y los hábitos de esta especie:

The Umbrella Bird is about the size of a crow, avering about 18 inches in length. Its colour is entirely black, but varied with metallic blue tints on the outer margin of the feathers. The colour of the iris is grayish white. It is a powerful bird, the bill being very large and strong, the feet short, and the claws acute. Were it not for its crest and neck plume, it would appear to an ordinary observer nothing more than a short-legged crow. (Wallace, 1850: 206).

En realidad, Wallace no aportó aquí concepto alguno sobre biogeografía. Solamente señaló el hecho notorio de que la distribución del *Cephalopterus ornatus*, se restringía de modo exclusivo a los islotes del Río Negro y de la desembocadura del Madeira, pues nunca se le había visto tierra adentro. Estimó que su área de distribución se extendía unas 400 millas desde la desembocadura del Río Negro corriente arriba. Sin embargo, Wallace no pudo verificar la historia de los lugares de que existía otra especie de pájaro sombrilla de color blanco aguas arriba (en Papavero *et al.*, 1994) y se vio frustrado al tratar de confirmar que las formas que habitaban las partes bajas de los ríos habían derivado de formas de las partes altas. Fracásó en su intento por establecer la correspondencia entre la afinidad natural de las especies y su distribución espacial, que era uno de sus propósitos principa-

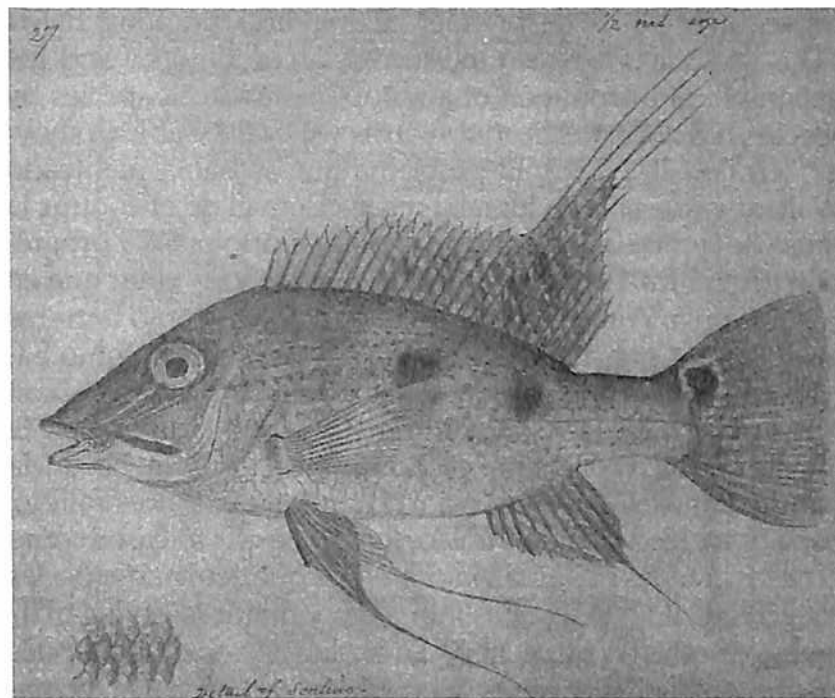


Figura 9. *Geophagus daemon* Haeckel (Cichlidae). Como su nombre indica esta especie se alimenta de entre el limo.

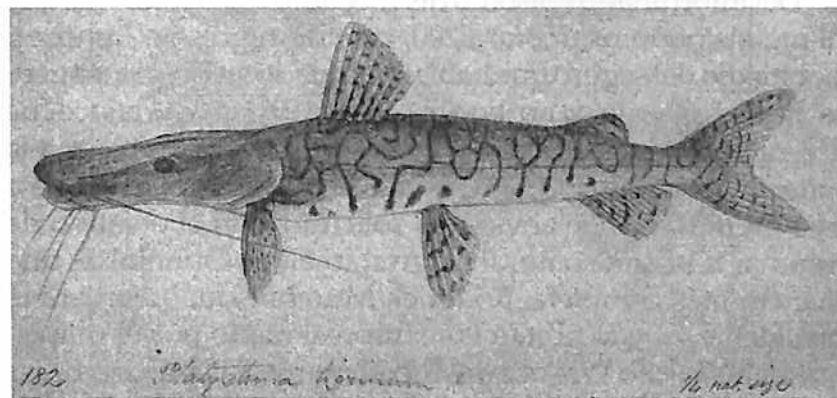


Figura 10. *Pseudoplatystoma tigrinum* (Cuvier & Valenciennes) de la familia Pimelodidae. El "surubim" del Vaupés es un pez de alimento local (julio, 1851).

les, según se puede desprender de una carta dirigida a Bates: "The connection between the succession of affinities and the geographical distribution of a group, worked out species by species, has never yet been shown as we shall be able to show it." (en Bedall, 1988b). El problema que se había planteado Wallace y que aún no lograba resolver era el de encontrar la causa de la correlación entre progresión morfológica y progresión geográfica. Papavero *et al.* (1994) han hecho notar que en la Amazonia, Wallace llegó a entender los ríos como barreras insuperables, más no llegó todavía a considerarlos como barreras que hubieran dividido una población ancestral que con el tiempo se hubieran convertido en dos especies diferentes. El intento que hizo por confirmar su hipótesis de que la secuencia natural también es geográfica resultó hasta entonces fallido. Sería hasta 1855 cuando Wallace lograría explicar casos como el de los grandes ríos amazónicos, en los que ocurrían especies estrechamente relacionadas aunque no idénticas, en las márgenes opuestas (Wallace, 1855). La explicación era que después de que surgían las barreras, la evolución conducía a la formación de especies nuevas a partir de la especie original que había quedado dividida (McKinney, 1972).

Del infortunado episodio del incendio del barco, Wallace al menos pudo recuperar £200, cuando regresó a Londres, por medio del seguro que había contratado su previsor agente Stevens. Desde su arribo, en octubre de 1852, Wallace fue acreditándose en los círculos ilustrados. Envió trabajos a la *Entomological Society* y a la *Royal Geographical Society*. Fue a esta última a donde envió una solicitud, con el objetivo de estudiar la historia natural del Archipiélago Oriental de una manera más completa. Roderick Murchinson, quien era el presidente, quedó gratamente impresionado por el mapeo que había hecho Wallace del Río Negro y el Uaupés a pesar de sus carencias instrumentales:

The map which I have constructed of the Rio Negro and Vaupés is from observations made during two ascents

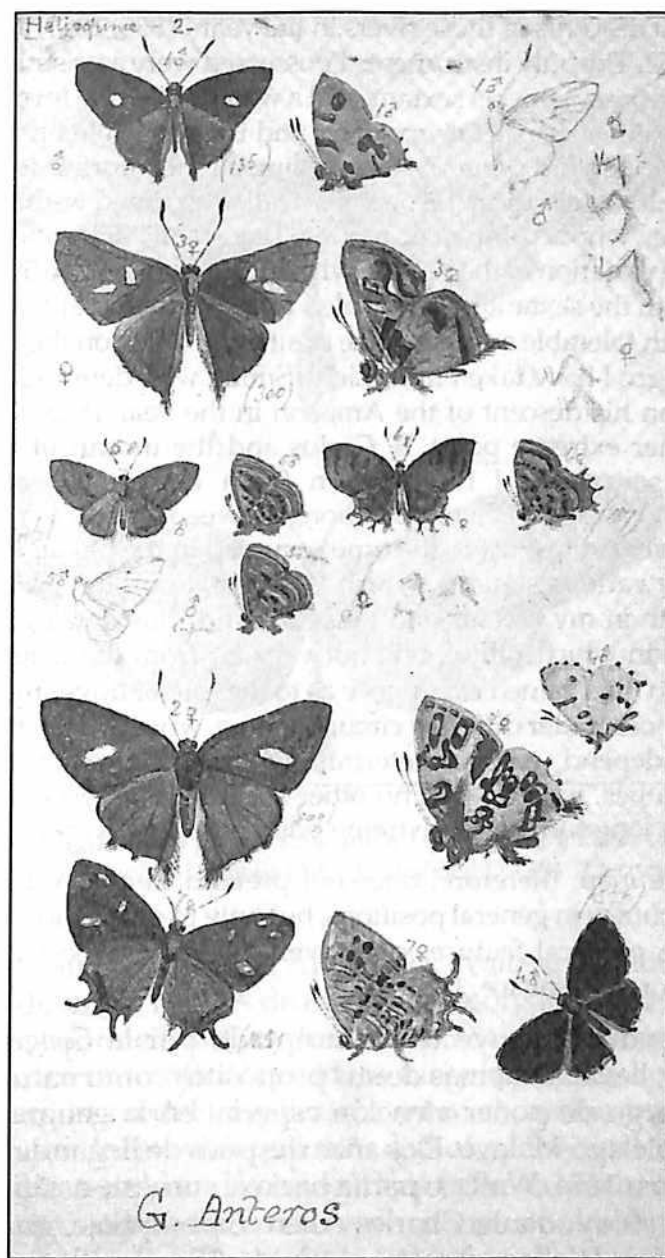


Figura 11. Mariposas de los géneros *Anteros* y *Sarota* del cuaderno de notas de Bates (1845-1848).

and descents of those rivers in the years 1850, 1851, and 1852. The only instruments I possessed were a prismatic compass, a pocket sextant, and a watch. With the former I took bearings of every point and island visible on my voyage, with sketches, embodying all the information I could obtain from the persons, well acquainted with the river, who accompanied me; and I constantly determined the variation of the needle, which was from $4\frac{3}{4}^{\circ}$ to 5° E. With the sextant I was enabled to obtain a few latitudes with tolerable accuracy. The position of Barra on the Rio Negro I have taken from Lieut. Smith, who determined it on his descent of the Amazon in the year 1835. The other extreme point, S. Carlos and the mouth of the Cassiquiare, I have taken from Humboldt and Schomburgk. For my positions between these points I have had to trust to the time occupied in the passage to the various stations, which I always accurately noted both in my ascents and descents, and thus obtained a mean which I think will not very far from the truth. I also thus gained experience as to the rate of traveling in canoes under different circumstances, which I have had to depend upon in determining my distances on the Vaupés, where I had no other method of ascertaining the longitude of the extreme point reached.

The map, therefore, does not pretend to any minute accuracy in general positions, but only to give an idea of the physical features of a river still very imperfectly known. (Wallace, 1853c: 217).

Cuando su proyecto fue aceptado por la *Geographical Society*, llevaba además de sus propósitos como naturalista, el encargo de poner atención especial en la geografía del Archipiélago Malayo. Dos años después de llegar del Amazonas, en 1854, Wallace partía hacia el suroeste asiático junto con su ayudante Charles Allen. En ese viaje, que duró ocho años, Wallace recorrió entre 14 y 15 mil millas, recolectó alrededor de 127,000 especímenes y compuso su libro clásico de viajes *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869).

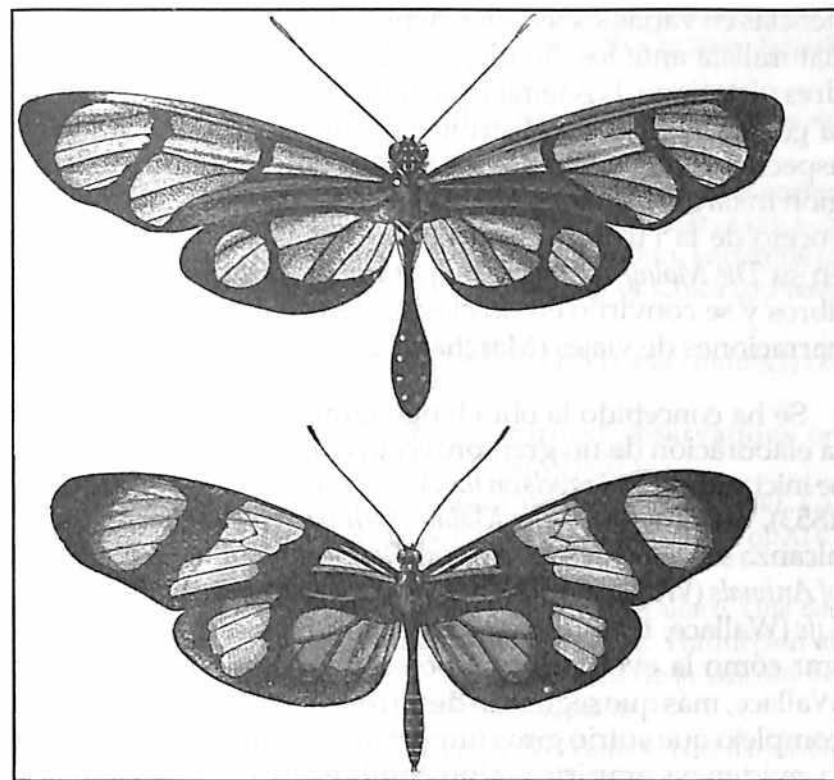


Figura 12. *Methona psidii* (Ithomiinae) el modelo, y *Patia orise* el mímico. Ilustración 25 en el libro de Wallace (1889) "Darwinism".

Hasta su regreso de la Amazonia, Wallace se había limitado a describir hechos de distribución orgánica más que a teorizar sobre ellos. Fue durante su viaje al Archipiélago Malayo cuando afinó sus ideas biogeográficas, apoyado ahora en un modelo explicativo sobre el cambio orgánico. Al regresar de este viaje, primero dedicó, prácticamente todo su tiempo, a ordenar las colecciones valiosas que había traído consigo, ocupado en resolver aspectos de clasificación y nomenclatura. Solo después de siete años apareció su libro, *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869). Sin embargo, en el ínterin escribió varios artículos y presentó una serie de po-

nencias en varias sociedades científicas, acreditándose como naturalista ante los círculos científicos exclusivos del Londres victoriano. Los temas que trató en estos trabajos fueron la geografía física, la distribución de las razas humanas y aspectos variados de la avifauna y la entomofauna de la región malaya. Todo ello fue la base sobre la que elaboraría el boceto de la Historia Natural de estas islas, materializado en su *The Malay Archipelago*, que fue el más popular de sus libros y se convirtió en un clásico dentro de la literatura de narraciones de viajes (Marchant, 1916).

Se ha concebido la obra biogeográfica de Wallace como la elaboración de un gran proyecto continuo y unitario que se inicia desde su *Travels on the Amazon and Rio Negro* (Wallace, 1853), continúa con *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), alcanza su pleno desarrollo con *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876), y culmina finalmente con su *Island Life* (Wallace, 1880). Sin embargo, nuestro propósito es mostrar cómo la evolución del pensamiento biogeográfico de Wallace, más que seguir un desarrollo lineal, fue un proceso complejo que sufrió giros importantes, influido no solo por la evidencia empírica, sino también por los supuestos ontológicos y epistemológicos a los que se suscribió.

Referencias

- Bates, H. W. 1863. *The naturalist on the River Amazons*. John Murray. Londres.
- Bedall, B. 1988b. Wallace annotated copy of Darwin's *Origin of Species*. *J. Hist. Biol.*, 21(2): 265-289.
- Berry, A. 2000. An ugly baby. *London Review of Books*, 22(10): 26-27.
- Bowler, P. J. 1989 (1983). *Evolution. The history of an idea*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Londres. 432 p.
- De Candolle, A. P. 1820. *Essai elementaire de geographie botanique*. París & Estrasburgo.
- Fichman, M. 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *Jour. Hist. Biol.*, 10(1): 45-63.

- Kinch, M. P. 1980. Geographical distribution and the origin of life: The development of early Nineteenth-Century British explanation. *Jour. Hist. Biol.*, 13(1): 91-119.
- Knapp, S. 1999. *Footsteps in the forest. Alfred Russel Wallace in the Amazon*. The Natural History Museum. Londres.
- Lyell, C. 1830-1833. *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by references to causes now in operation*. 3 volúmenes. John Murray, London. Facsimile of the first edition of Lyell's. The University of Chicago Press, 1990, Chicago.
- Marchant, J. 1916. *Alfred Russel Wallace: Letters and reminiscences* (2 vol.). Casell, Londres.
- McKinney, H. L. 1969. Wallace's earliest observations on evolution: 28 December 1845. *Isis*, 60: 370-373.
- McKinney, H. L. 1972. Alfred Russel Wallace, pp. 133-140. En: Gillespie, C. C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biographies*. Vol. XIV. Charles Scribner's Sons, New York.
- McKinney, H. L. 1992. Introducción. En: A. R. Wallace. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 p.
- Myers, T. P. 1992. Introducción. En: A. R. Wallace. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 p.
- Papavero, N., J. Llorente-Bousquets y O. Flores-Villela. 1994. Nacimiento de la teoría evolutiva de Wallace, pp?. En: N. Papavero y J. Llorente-Bousquets (eds.). *Principia Taxonomica. Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica*. Vol. V. Wallace y Darwin. UNAM, Fac. de Ciencias. México.
- Prance, G. 1999. Foreword. En: S. Knapp. *Footsteps in the forest. Alfred Russel Wallace in the Amazon*. Natural History Museum. Londres.
- Raby, P. 1996. *Bright paradise. Victorian scientific travelers*. Chatto and Windus. Londres.
- Smith, R. 1972. Alfred Russel Wallace: Philosophy of Nature and Man. *Br. Jour. Hist. Sci.*, 6(22): 177-199.
- Smith, C. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch>.

- Van Osterzee, P. 1997. *Where worlds collide. The Wallace line*. Cornell University Press, Ithaca y Londres. 234 p.
- Wallace, A. R. 1850. On the Umbrella Bird (*Cephalopterus ornatus*), "Ueramimbé," L. G. *Proc. Zool. Soc. London*, 18: 206-207.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London*, 20: 107-110.
- Wallace, A. R. 1853. *A narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro* Reeve and Co., Londres.
- Wallace, A. R. 1853b. *Palm trees of the Amazon and their use*. Van Voorst, Londres.
- Wallace, A. R. 1853c. On the Rio Negro. *Jour. Roy. Geogr. Soc.*, 23: 212-217. En: <http://www.wku.edu-smithch/>
- Wallace, A. R. 1854. On the insects used or food by the Indians of the Amazon. *Trans. Ent. Soc. London*, 2: 241-244.
- Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. *Ann. Mag. nat. Hist.* 2d. Ser., 16: 184-196 (trad. de Schmidt, W.; A. Bueno y J. Llorente en: Papavero y Llorente (ed.). 1994. *Principia Taxonomica, Vol. V. Wallace y Darwin*. UNAM, Fac. de Ciencias).
- Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago: The land of the Oangutan and the bird of paradise*. Macmillan, Londres.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Vol. I. Macmillan and Co., Londres. 503 p.
- Wallace, A. R. 1880a. *Island Life*. Macmillan, Londres.
- Wallace, A. R. 1902. *Island Life*. (3a. ed.). MacMillan and Co., Londres. 545 p.
- Wallace, A. R. 1905. *My life: A record of events and opinions*. Volumes 1 & 2. Chapman and Hall. Londres.
- Wallace, A. R. 1992. *Una narración de viajes por el Amazonas y el Río Negro*. Traducción al español de Rafael Lassaletta y José Alvarez. de la edición de Dover, 1972. IIAP-CETA. Iquitos, Perú. 427 p.

CAPÍTULO II

DEL EXTENSIONISMO AL PERMANENTISMO

Cuando tenía 31 años, Wallace partió hacia el sudeste asiático, quizá la región más lejana y menos explorada por los naturalistas europeos. Desde 1776 no lo había visitado naturalista europeo alguno (Van Oosterzee, 1997). Wallace estuvo en esta región durante ocho años, del 20 de abril de 1854 al 1 de abril de 1862. El archipiélago tiene aproximadamente unas 13,000 islas, lo que da cuenta de su complejidad geográfica. Esta experiencia fue crucial para el desarrollo de sus ideas biogeográficas. Durante los ocho años que estuvo en el archipiélago, más otros dos posteriores a su regreso, escribió una serie de artículos que fueron la base para su libro *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), publicado por primera vez casi ocho años después del prolongado viaje. La décima edición apareció en 1890. Particularmente son interesantes las notas al pie de página de esta última edición (Wallace, 1890), ya que revelan giros importantes en sus ideas biogeográficas.

Los ocho años que duró su viaje fueron de intensa actividad, no sólo de trabajo de campo sino también intelectual. Escribió alrededor de 38 artículos y cartas en diversas revistas de historia natural, entre ellos su célebre boceto sobre la teoría de evolución por selección natural, mismo que obligó a Darwin a apresurarse para publicar su teoría transmutacionista (Camerini, 1993). Los temas que abordó

fueron variados, debido en parte a su necesidad de encontrar empleo y en parte a su interés permanente por los problemas sociales (George, 1964). Sin embargo, la distribución geográfica de los animales siguió ocupando un lugar preeminente dentro de sus intereses como naturalista. En este capítulo en particular se analizarán cinco trabajos nodales que hizo durante esta etapa. En ellos se encuentran las ideas centrales de su modelo. Los primeros cuatro artículos exponen un primer modelo extensionista; el último marca el cambio radical hacia su modelo permanentista:

- 1) *On the law which has regulated the introduction of new species* (Wallace, 1855).
- 2) *On the natural history of the Aru islands* (Wallace, 1857).
- 3) *On the zoology of the Malay Archipelago* (Wallace, 1860).
- 4) *On the physical geography of the Malay Archipelago* (Wallace, 1863).
- 5) *On some anomalies in zoological and botanical geography* (Wallace, 1864).

Vale aclarar que los pasajes textuales que se citan provienen de: 1) de los trabajos originales, 2) de transcripciones textuales que aparecen en la página *web* de Charles Smith (2002); en este caso, la paginación de las citas corresponde a la de la transcripción en vez de a la original, y 3) ocasionalmente se citan además pasajes de trabajos de Wallace que existen publicados y traducidos al español.

La ley de Wallace

El primer trabajo teórico importante que produjo Wallace en el Archipiélago Malayo fue el célebre *On the law which has regulated the introduction of new species* (Wallace, 1855). En éste partió de la misma premisa que Lyell ya había expuesto casi tres décadas atrás:

... la actual distribución geográfica de la vida sobre la Tierra debe ser resultado de todos los cambios previos,

ARCHIPIÉLAGO MALAYO

Alfred Russel Wallace



CIEN DEL MUNDO

Figura 13. Portada del libro en español *Archipiélago Malayo*.

tanto de la superficie de la Tierra misma como de sus habitantes. (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente, 1994: 25).

También denota su adhesión a la tradición de naturalistas ingleses que, como Lyell y Darwin, propugnaban explicar los fenómenos del mundo mediante leyes¹. De la misma manera en que las leyes newtonianas permiten predecir con precisión el estado futuro de un sistema, siempre y cuando se conozca su estado inicial, Wallace explicó la forma y la distribución geográfica de las especies actuales a partir de la forma y distribución de las especies precedentes. Enunció su ley así:

Cada especie ha llegado a existir coincidiendo tanto en espacio como en tiempo con una especie preexistente

¹ Wallace siempre intentó buscar leyes naturales para explicar los fenómenos del mundo biológico. En una reseña que hizo sobre un artículo del Duque de Argyll, *The Reign of Law* (Wallace, 1867), defendió brillantemente su idea de un mundo regido por leyes naturales. La tesis central del Duque de Argyll era que en cualquier parte de la naturaleza se encuentran pruebas de una inteligencia divina, lo cual, de acuerdo con su interpretación, implicaba que había una supervisión y una interferencia directa del Creador sobre su obra. Frente a esta tesis, Wallace adoptó la postura darwinista y afirmó que los atributos del mundo orgánico, como son su gran variedad y su compleja estructura, eran explicables por la acción de unas pocas y simples leyes generales. Según Wallace, el universo está constituido de tal forma que se autorregula y las formas vivas tienen un poder inherente de autorajuste entre sí y con la naturaleza circundante. Precisamente es por esa capacidad de reajuste que se produce de modo necesario la variedad y belleza del mundo natural, no por una supervisión continua del Creador. Sin embargo, se conoce que cuando abordó el origen de las facultades mentales en la especie humana inesperadamente abandonó esta postura. En su obra *Contributions to the Theory of Natural Selection* (Wallace, 1870), dedicó el último capítulo a la evolución del hombre. Si bien el libro fue considerado excelente en términos generales, Wallace fue duramente criticado por ese capítulo. Se dijo que estropeaba la hechura de toda la obra, pues introducía a la metafísica y a los espíritus dentro de la evolución: "The inference I would draw for this class of phenomena is, that a superior intelligence has guided the development of man in a definite direction, and for a special purpose, just as man guides the development of many animal and vegetable forms." (Wallace, en George, 1964, Part III: 7). El hombre resultaba ser la mascota de Dios, con pulmones moldeados por la selección natural aunque con un cerebro hecho por Dios (George, 1964).

estrechamente relacionada. (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente, 1994: 32).

Afirmó que esta ley concuerda, explica e ilustra todos los hechos relacionados con: 1) las afinidades naturales (taxonómicas), 2) la distribución de los seres orgánicos en el espacio y en el tiempo (biogeográficos y paleontológicos), y 3) los órganos rudimentarios. Concluyó su ensayo con el siguiente párrafo:

De aceptarse la ley, muchos de los hechos más importantes de la naturaleza, no solo no podrían ocurrir de otro modo, sino que se volverían deducciones casi necesarias de ella, como lo son las órbitas elípticas de los planetas de la ley de la gravitación. (Wallace, 1855, en Papavero y Llorente, 1994: 32).

On the law... surgió como una reacción en contra de las ideas metafísicas de Edward Forbes (1846). La propuesta de Forbes era que la salud de la Tierra oscilaba, por ninguna razón en particular, de la riqueza a la pobreza faunística a lo largo de las eras geológicas. Esta idea, más su tesis de que la semejanza entre los grupos de diferentes eras geológicas se debía a la propensión que tenía Dios por un diseño en particular y no por otro, fue para Wallace como el "capote para un toro" (Van Oosterzee, 1997). Cuando Wallace leyó el trabajo de Forbes, quedó impactado por lo absurdo y arbitrario que le parecieron estas ideas, sobre todo cuando podía haber una explicación mucho más sencilla.

La 'ley' de Wallace simplemente afirmaba que cada especie nueva surgía en el mismo lugar y con forma muy parecida a su predecesora. Su amigo Bates hizo el elogio de su simplicidad: "The idea is like truth itself, so simple and obvious that those who read and understand it will be struck by its simplicity, yet it is perfectly original" (en Brackman, 1980). Era una explicación completamente diferente a la de Forbes, quien suponía una Tierra repoblada sucesivamente

cada era geológica por intervención divina directa, con conjuntos de plantas y animales propios e independientes en cada creación. Ni siquiera Cuvier recurría a esto (Papavero *et al.*, 1997), pues pensaba en dispersión continental para el repoblamiento. Eran catastrofismos o revoluciones diferentes en lo biogeográfico.

On the law... despertó la atención de los entendidos en el tema. Lyell le recomendó expresamente este trabajo a Darwin, advirtiéndole que trataba los mismos puntos de interés sobre los que éste venía trabajando desde hacía ya varios años²; otro naturalista que residía en Calcuta, Edward Blyth, con el cual Darwin mantenía una intensa correspondencia, le comentó en una carta acerca del artículo de Wallace: "What think you of Wallace's paper in the *Ann. M. N. H.*? Good! Wallace has, I think put the matter well; and according to his theory, the various domestic races of animals have been fairly developed into species." (en Browne, 1995: 537). Si bien al principio Darwin comentó con desdén que *On the law...* no aportaba nada nuevo, posteriormente rectificó. En una carta que le envió a Wallace, en diciembre de 1857, le manifiesta su aprobación, aunque quizá con la intención principal de dejar claramente asentado de que él tenía la prioridad en la investigación sobre el origen de las especies, asunto sobre el que ya llevaba mucha delantera, aunque desafortunadamente no pudiera explicar un asunto tan complejo a través de una simple carta.

2 Años después, Lyell le expresaba su reconocimiento en una carta: "My dear Mr. Wallace, - I have been reading over again your paper published in 1855 in the *Annals* on "The Law which has regulated the Introduction of New Species"; passages of which I intend to quote, not in reference to your priority of publication, but simply because there are some points laid down more clearly than I can find in the work of Darwin itself, in regard to the bearing of the geological and zoological evidence on geographical distribution and the origin of species." (Lyell to Wallace, Abril 4, 1867, en George, 1964, p. 21 Part III)



Figura 14. Un caso de criptosis en el género *Kallina* en Archipiélago Malayo.

But you not must suppose that your paper has not been attended to: two very good men, Sir C. Lyell & Mr. E. Blyth at Calcutta specially called my attention to it. Though agreeing with you on your conclusion(s) in that paper, I believe I go much further than you; but it is too long a subject to enter on my speculative notions. (Darwin, diciembre 22, 1857, en Burkhardt, 1998: 184).

Resultaba así que la distribución geográfica de las especies no era caprichosa ni al azar, sino que seguía una regla clara y sencilla. Las especies surgían por derivación directa de sus predecesoras. Ya desde el Amazonas había notado esta regularidad en la distribución geográfica de las formas relacionadas. Sin decirlo explícitamente, era casi obvio que la ley de Wallace iba en contra de la opinión ortodoxa que afirmaba la inmutabilidad de las especies. La implicación de su ley, aunque entre líneas, era muy clara: las especies evolucionaban.

Como se ha hecho notar (Van Oosterzee, 1997), la importancia de la ley de Wallace radicaba en que se aproximaba a la respuesta de la gran interrogante: ¿cómo se originaban las especies? La propuesta de Wallace proporcionaba respuesta al dónde y cuándo, pero la gran pregunta, el cómo, permanecía aún sin resolver. En cierto sentido la ley de Wallace mantenía una continuidad con las ideas y fundamentos metodológicos que había planteado Lyell en sus *Principles of Geology*: de la misma manera en que había un cambio constante en el mundo físico, en el cual su estado presente era consecuencia del estado pasado, las especies se mantenían en perpetua transformación mediante un proceso en el que las nuevas especies surgían de las anteriores.

La visión de Lyell planteaba un mundo en el que ocurría un flujo y reflujo constante de especies, que expandían o contraían sus límites de distribución según desaparecieran o surgieran barreras, aunque bajo la premisa de que las especies eran entidades fijas; las que se extinguían eran reno-

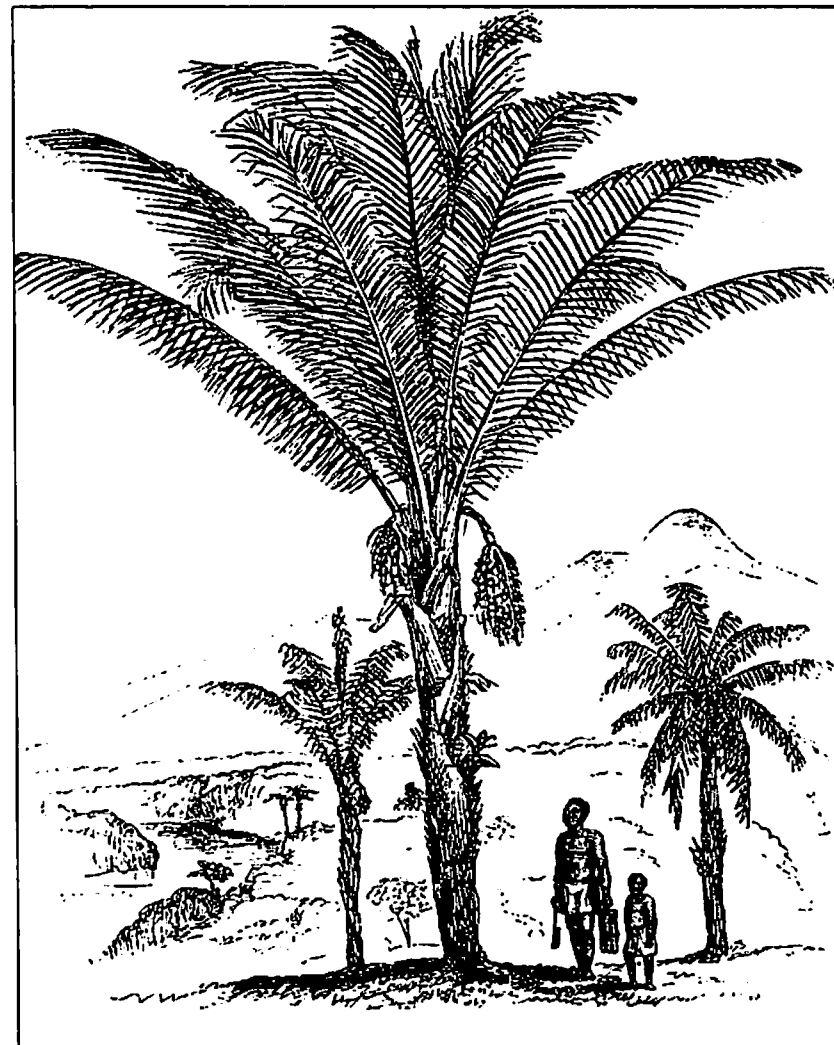


Figura 15. *Arenga saccharifera*.

vadas por otras nuevas aunque parecidas, que se creaban mediante un proceso regulado por leyes naturales. Lyell no hacía sino apegarse a la opinión ortodoxa de no entrometerse en los terrenos vedados de los orígenes de las cosas. Sin embargo, la incapacidad de su sistema uniformitarista para dar una explicación convincente sobre cómo se originaban las especies dejaba libre el camino para que sus oponentes creacionistas afianzaran su posición, afirmando que las especies se creaban directamente por la intervención milagrosa de Dios (De Beer, 1964).

Así, *On the law...* representa un intento por clarificar el vago concepto de 'creación' de Lyell (Nelson y Platnick, 1981). Aunque Wallace también usa el término 'creación', lo empleó de manera eufemística en un sentido claramente transformista, es decir, lo entendió como un proceso natural, en el que las nuevas especies se forman a partir de las preexistentes y no por un acto milagroso. En los antecedentes de este trabajo famoso, Wallace manifestó que ya estaba en búsqueda de la ley de la distribución desde 10 años atrás.

La ley de Wallace intenta explicar patrones de afinidad entre especies tanto temporales (geológicos) como espaciales (geográficos). Queda así implícita otra idea: se pueden develar las afinidades históricas entre las áreas. Si bien el primero que la hizo explícita fue Sclater tres años después, fue Wallace quien la iba a poner en práctica con un estudio de caso de las islas de la Sonda del Archipiélago Malayo, como se verá un poco más adelante.

Lyell había sugerido como explicación de las distribuciones disyuntas las creaciones especiales. A Wallace esta idea le pareció francamente absurda: «for why should a special act of creation be required to call into existence an organism differing only in degree from another which has been produced by existing laws?» (Wallace, 1858). ¿Por qué las especies de las Galápagos se parecían a las de Sudamérica,

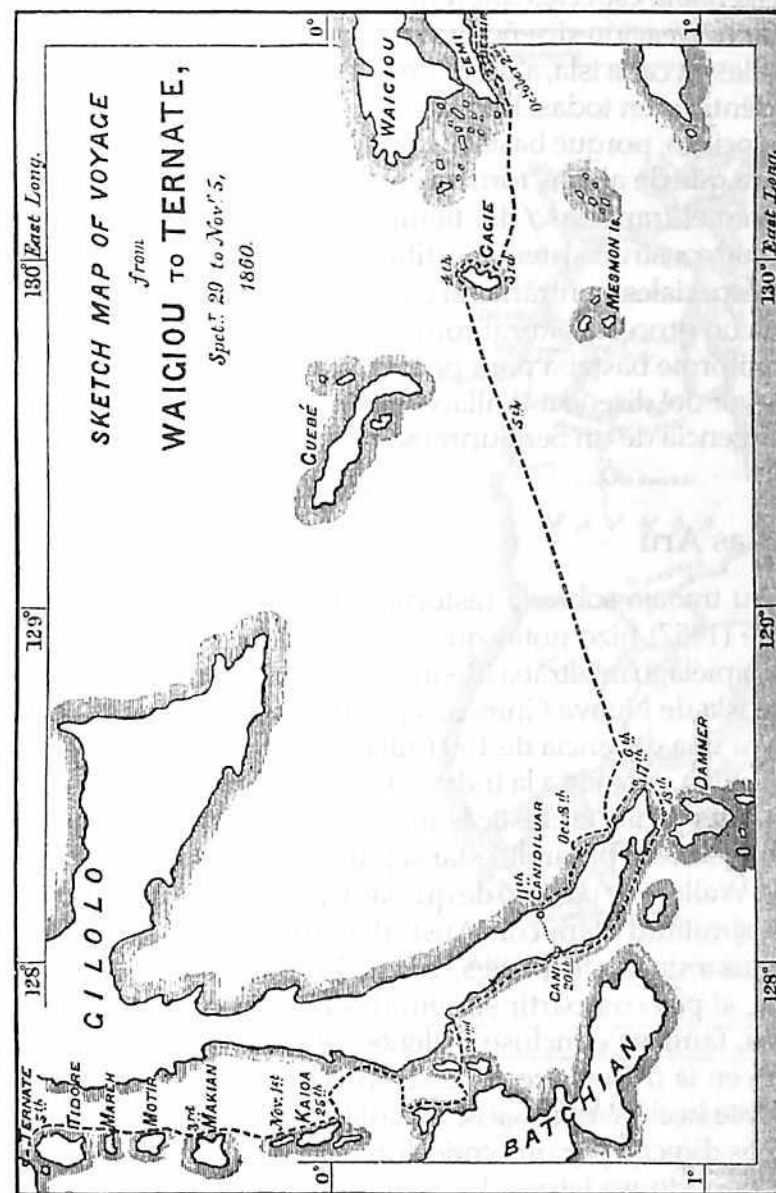


Figura 16. Itinerario entre Waigiu y Ternate de Wallace.

que era el continente más cercano, y aún más, por qué en cada isla había especies diferentes? De acuerdo con la doctrina de la creación-diseño, habría que suponer creaciones especiales en cada isla, a pesar de que las condiciones físicas eran idénticas en todas. Ello, además de caprichoso, hubiera sido ocioso, porque bastaba con una creación en una sola isla para que de allí las formas creadas se dispersaran a las demás en el transcurso del tiempo, como ocurre siempre. ¿Para qué construir sistemas artificiales que recurrieran a creaciones especiales, contrarias al curso actual de la naturaleza, si había un proceso natural como la dispersión, cuya operación uniforme bastaba para poblar las islas? Los argumentos a favor del diseño a Wallace le parecían insultantes para la inteligencia de un Ser Supremo.

Las islas Arú

En su trabajo sobre la historia natural de las islas Arú, Wallace (1857) hizo notar que la avifauna de esta porción del archipiélago mostraba identidad específica marcada con la gran isla de Nueva Guinea, a pesar que entre estas áreas mediaba una distancia de 150 millas. En cambio, otras islas como Ceilán, cercana a la India, o Cerdeña, próxima a Italia, tenían diferencias faunísticas más marcadas con los continentes vecinos, a pesar de estar separadas por una distancia menor. Wallace se percató de que las islas Arú también mostraban similitud clara con Australia, aunque no por compartir las mismas especies, como lo hacían con Nueva Guinea, sí por compartir similitudes faunísticas a nivel de géneros, familias e incluso órdenes. Si las nuevas especies surgían en la misma área que sus predecesoras, ¿cómo explicar este hecho? Wallace se decidió a explicarlo de la manera más directa: por una conexión terrestre. Concluyó que en un período no lejano, las islas Arú formaron parte de Nueva Guinea, y en un período más antiguo, ambas estuvieron unidas con Australia. Se apoyó para afirmarlo con la

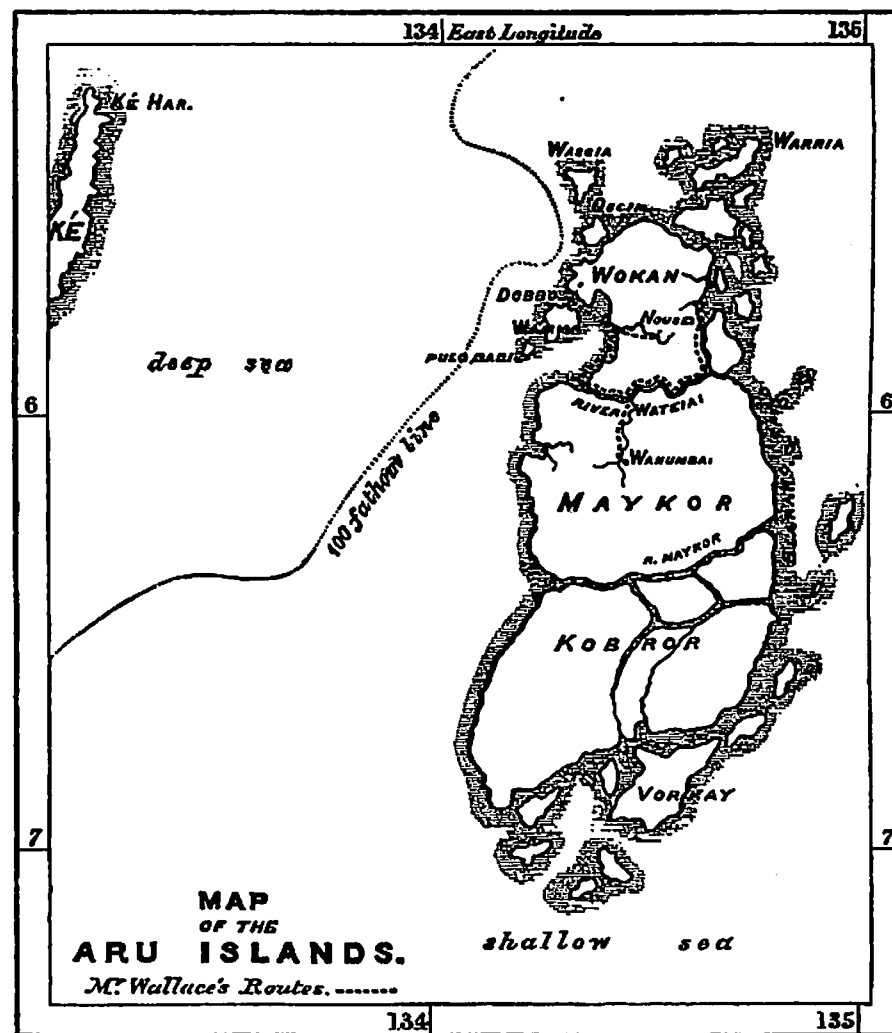


Figura 17. Mapa de las islas Arú, Indonesia con rutas seguidas por Wallace.

información de la geografía física de la región. Llamó la atención sobre el hecho de que toda el área al este de Nueva Guinea y el sur de Australia yacen sobre un banco de profundidad uniforme y somera, de entre 30 y 40 brazas. Además, Wallace encontró en la isla mayor de Arú unos canales sinuosos notables con agua salada, a los cuales interpretó como los antiguos cauces bajos de ríos de agua dulce que se originaban en las montañas de Nueva Guinea. El hecho de que ahora contuvieran agua de mar podía explicarse suponiendo que había ocurrido una subsidencia:

...the great island of Aru, 80 miles in length from north to south, is traversed by three winding channels of such uniform width and depth, though passing through an irregular, undulating, rocky country, that they seem portions of true rivers, though now occupied by salt water, and open at each end to the entrance of the tides. This phænomenon is unique, and we can account for their formation in no other way than by supposing them to have been once true rivers, having their source in the mountains of New Guinea, and reduced to their present condition by the subsidence of the intervening land. (Wallace, 1857: 479).

En este trabajo se encuentra una de las refutaciones más lúcidas y detalladas de la vieja doctrina que explicaba la distribución geográfica de los organismos mediante su adecuación a las condiciones físicas, como el clima, el suelo y la vegetación. También es una crítica a la inconsistencia de Lyell, que por un lado reconocía que las habitaciones de De Candolle no se explicaban por las condiciones físicas, mientras que por otro explicaba que la creación de nuevas especies estaba determinada por las condiciones físicas:

Let us now examine if the theories of modern naturalists will explain the phænomena of the Aru and New Guinea fauna. We know (with a degree of knowledge approaching to certainty) that at a comparatively recent

geological period, not one single species of the present organic world was in existence; while all the *Vertebrata* now existing have had their origin still more recently. How do we account for the places where they came into existence? Why are not the same species found in the same climates all over the world? The general explanation given is, that as the ancient species became extinct, new ones were created in each country or district, adapted to the physical conditions of that district. Sir C. Lyell, who has written more fully, and with more ability, on this subject than most naturalists, adopts this view. He illustrates it by speculating on the vast physical changes that might be effected in North Africa by the upheaval of a chain of mountains in the Sahara. "Then," he says, "the animals and plants of Northern Africa would disappear, and the region would gradually become fitted for the reception of a population of species *perfectly dissimilar in their forms, habits, and organization.*" Now this theory implies, that we shall find a general similarity in the productions of countries which resemble each other in climate and general aspect, while there shall be a complete dissimilarity between those which are totally opposed in these respects. And if this is the general law which has determined the distribution of the existing organic world, there must be no exceptions, no striking contradictions. Now we have seen how totally the productions of New Guinea differ from those of the Western Islands of the Archipelago, say Borneo, as the type of the rest, and as almost exactly equal in area to New Guinea. This difference, it must be well remarked, is not one of species, but of genera, families, and whole orders. Yet it would be difficult to point out two countries more exactly resembling each other in climate and physical features. In neither is there any marked dry season, rain falling more or less all the year round; both are near the equator, both subject to the east and west monsoons, both everywhere covered with lofty forest; both have a great extent of flat, swampy coast and a

mountainous interior; both are rich in Palms and Pandaceæ. If, on the other hand, we compare Australia with New Guinea, we can scarcely find a stronger contrast than in their physical conditions; the one near the equator, the other near and beyond the tropics; the one enjoying perpetual moisture, the other with alternations of excessive drought; the one a vast ever-verdant forest, the other dry open woods, downs, or deserts. Yet the faunas of the two, though mostly distinct in species, are strikingly similar in character. Every family of birds (except *Menuridæ*) found in Australia also inhabits New Guinea, while all those striking deficiencies of the latter exist equally in the former. But a considerable proportion of the characteristic Australian *genera* are also found in New Guinea, and, when that country is better known, it is to be supposed that the number will be increased. In the Mammalia it is the same. Marsupials are almost the only quadrupeds in the one as in the other. If kangaroos are especially adapted to the dry plains and open woods of Australia, there must be some other reason for their introduction into the dense damp forests of New Guinea, and we can hardly imagine that the great variety of monkeys, of squirrels, of Insectivora, and of *Felidæ*, were created in Borneo because the country was adapted to them, and not one single species given to another country exactly similar, and at no great distance. If there is any reason in the hardness of the woods or the scarcity of wood-boring insects, why woodpeckers should be absent from Australia, there is none why they should not swarm in the forests of New Guinea as well as in those of Borneo and Malacca. We can hardly help concluding, therefore, that some other law has regulated the distribution of existing species than the physical conditions of the countries in which they are found, or we should not see countries the most opposite in character with similar productions, while others almost exactly alike as respects climate, and general aspect, yet differ totally in their forms of organic life. (Wallace, 1857: 480-481).

Las peculiaridades faunísticas que Wallace había encontrado en las islas Arú quedaban explicadas por la 'simple ley' que había anunciado pocos años antes, la cual operaba (y en eso sí estaba de acuerdo con Lyell) en conjunción con los cambios graduales en la superficie terrestre y con la extinción gradual e introducción de especies, procesos que la geología había comprobado fuera de toda duda razonable:

In this manner, it is believed, we may account for the facts of the present distribution of animals, without supposing any changes but what we know have been constantly going on. It is quite unnecessary to suppose that new species have ever been created "perfectly dissimilar in forms, habits, and organization" from those which have preceded; neither do "centres of creation," which have been advocated by some, appear either necessary or accordant with facts, unless we suppose a "center" in every island and in every district which possesses a peculiar species. (Wallace, 1857: 483).

La zoología y la geografía del Archipiélago Malayo

Tres años después se publicó otro artículo de Wallace que trataba sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Este trabajo quizá muestra la versión mejor estructurada del modelo que elaboró durante la primera etapa de su viaje a esta región, sin las modificaciones que haría posteriormente en su libro *The Malay Archipelago*. Destacando ideas y un hecho: 1) el apoyo a hipótesis extensionistas, 2) su rechazo a la dispersión como factor causal de la distribución, y 3) la marcada discontinuidad entre las porciones Indomalaya y Australomalaya del archipiélago.

El trabajo inicia con una referencia a la división que había hecho Sclater (1858) del archipiélago, con base en la distribución de las aves, al asignar las islas occidentales del archipiélago a la región de la India y las orientales a la región

Australiana. Wallace refrendó la validez de tal división para las aves e incluso la extendió a otros grupos, afirmando que resulta válida no solo para la clase de las aves, sino que se puede aplicar a cualquier rama de la zoología. Su propósito es delimitar con precisión la frontera entre las dos regiones (Sclater no había establecido los límites entre sus regiones ontológicas) y hacer algunas observaciones de interés general a partir de las leyes de la distribución orgánica.

Wallace señaló que Australia y la India son países marcadamente contrastantes. Mientras que en el primero los marsupiales son los mamíferos principales, en el segundo no existe ni uno solo. Si bien se habían hallado dos géneros de marsupiales (*Cuscus* y *Belideus*) en los archipiélagos intermedios de las Molucas y las Célebes, nunca se habían encontrado mamíferos de este tipo en las islas adyacentes de Java y Borneo. En cambio, de las formas variadas de mamíferos placentarios que habitaban la mitad occidental del archipiélago, solo excepcionalmente se habían encontrado algunas de ellas en las Molucas y en las Célebes, desapareciendo por completo más hacia el oriente. En el caso de las aves, la región Australiana tiene la diversidad mundial mayor de psittácidos, con tres familias exclusivas, mientras que el sureste asiático es la más pobre de las regiones tropicales en especies de este grupo. También dentro de las aves, las Phasianidae son de la India mientras que las Megapodiidae son australianas, aunque en este caso una especie de cada familia cruza los límites y pasa a la región adyacente. El género *Tropidorhynchus*, tan característico de la región Australiana, es totalmente desconocido en Java y Borneo. Por otra parte, las familias completas de Bucconidae, Trogonidae y Phyllornithidae, así como casi toda la vasta familia de los túrdidos y muchos otros géneros, cesan abruptamente en el lado oriental de Borneo, Java y Bali. Dado que todos estos grupos de aves son comunes en las islas de la porción occidental del archipiélago, lo más sorprendente es que al pasar el estrecho entre Macassar y Lombok, des-

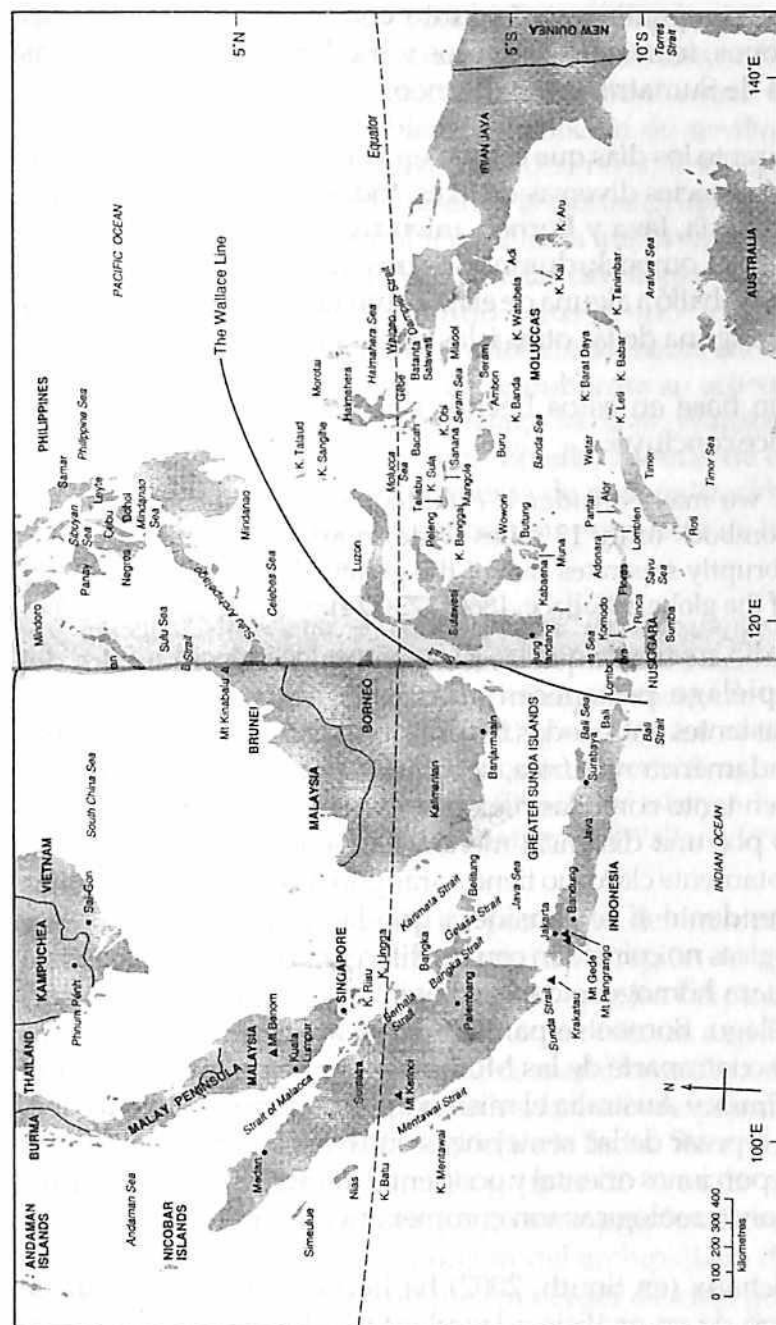


Figura 18. Mapa del Archipiélago Malayo e islas y tierras adyacentes.

aparecen repentinamente, junto con las especies variadas de monos, felinos, insectívoros y roedores que pueblan las selvas de Sumatra, Java y Borneo.

Durante los días que estuvo en la isla de Bali, Wallace encontró especies diversas de aves, todas abundantes en la India, Malasia, Java y Borneo, mientras que al cruzar a la isla vecina de Lombok, durante los tres meses que pasó recolectando, no halló a alguna de ellas, como tampoco en las Célebes ni en ninguna de las otras islas orientales que visitó.

Con base en estos hechos de distribución faunística, Wallace concluyó:

... we may consider it established that the Strait of Lombok (only 15 miles wide) marks the limits and abruptly separates two of the great Zoological regions of the globe. (Wallace, 1860: 173-174).

Se dio cuenta de que las islas orientales y occidentales del archipiélago pertenecen a las regiones más distintas y contrastantes entre todas las divisiones zoológicas del globo. Ni Sudamérica ni África, separadas por el vasto Atlántico, difieren tanto como las regiones Australiana e Índica, separadas por una distancia menor. Este contraste notable, tan abruptamente claro, no tiene parangón, y todavía resulta más sorprendente si se considera que las diferencias físicas y geológicas no coinciden con las diferencias zoológicas. Existe una clara homogeneidad geológica a lo largo de todo el archipiélago. Borneo se parece a Nueva Guinea, las Filipinas son la contraparte de las Molucas y el este de Java comparte con Timor y Australia el mismo tipo de clima árido. No obstante, a pesar de las semejanzas entre las condiciones físicas de las porciones oriental y occidental del archipiélago, las producciones zoológicas son completamente diferentes.

Michaux (en Smith, 2002) ha hecho notar que Wallace excluyó de su análisis a las plantas y los insectos, grupos

que no apoyaban esta división. Ello, más que un sesgo intencional o un uso selectivo de evidencia en una personalidad de integridad intelectual excepcional como lo fue Wallace, evidencia más bien su intención de resaltar una discontinuidad tan extraordinaria que no se invalidaba en nada por el hecho de no presentarla ciertos grupos. Lo que puede añadirse es que también indica la importancia que en ese entonces le asignaba Wallace a las divisiones de Sclater, tanto que simplemente omitió a los grupos que no se adecuaban a ellas por considerarlos como meras anomalías secundarias. Poco antes de que se publicara su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo, Wallace ya le había escrito una carta a Sclater. En ella, además de expresarle su total acuerdo con el sistema de regionalización que había elaborado, le daba a conocer su propuesta de límites entre las regiones faunísticas:

My dear Mr. Sclater, — Your paper on "The Geographical Distribution of Birds" has particularly interested me, and I hope that a few remarks and criticisms thereon may not be unacceptable to you. With your division of the earth into six grand zoological provinces I perfectly agree, and believe they will be confirmed by every other department of zoology as well as botany. (Wallace, 1859, en Smith, 2002: 1).

Sin embargo, algunas de las porciones del archipiélago no podían asignarse tan claramente ni a la región de la India ni a la de Australia. Wallace encontró que las Filipinas son parcialmente parecidas y parcialmente distintas a ambas. Si bien son deficientes en los variados mamíferos de la región Asiática, no contienen marsupiales, lo cual asemejaría más a este grupo de islas con la región de la India. Sin embargo, las Filipinas contienen algunos grupos de aves de ambas regiones así como unos cuantos géneros propios. Concluyó que hay que ubicar a esta porción del archipiélago dentro de la región de la India, aunque sin perder de vista que son deficientes en sus rasgos zoológicos más distintivos.

No obstante, hay una aclaración que hace puntualmente Wallace: el hecho de que las Filipinas posean algunas formas aisladas de la región Australiana, no implicaría de modo alguno que estas islas sean una transición entre las regiones de la India y de Australia. Si bien es cierto que las dos porciones del archipiélago comparten algunas formas en común, ya sean específicas o genéricas, ello no prueba ninguna transición, pues son tan escasas que no hacen sino resaltar la distinción absoluta y original entre las dos regiones.

But it may be said: 'The separation between these two regions is not so absolute. There *is* some transition. There *are* species and genera common to the eastern and western islands.' This is true, yet (in my opinion) proves no transition in the proper sense of the word; and the nature and amount of the resemblance only shows more strongly the absolute and original distinctness of the two divisions. The exception here clearly proves the rule. (Wallace, 1963: 175).

Distinguió tres casos de formas compartidas entre las dos regiones: 1) especies idénticas, 2) especies representativas o estrechamente relacionadas, y 3) especies de géneros propios y aislados. Después de revisarlos con detalle, se preguntó por qué habiendo una estrecha vecindad entre las dos regiones no se ha llegado a una homogenización completa, a una mezcla completa, a pesar de las grandes capacidades dispersorias de los animales y de los varios modos de dispersión pasiva que han tenido tanto tiempo para actuar, y llega a la misma conclusión a la que había alcanzado Lyell casi tres décadas antes:

But after reading Lyell on the various modes of dispersion of animals, and looking at the proximity of the islands, we shall feel astonished, not at such an amount of interchange of species (most of which are birds of great power of flight), but rather that in the course of ages a

much greater and almost complete fusion has not taken place. (Wallace, 1860: 175)³.

¿Cómo era posible entonces que habiendo una isla en medio del estrecho, llamada Nousabali, que facilitaba la dispersión de los organismos entre Bali y Lombok, y que a pesar que las tribus aborígenes hubieran llevado a lo largo de los años especies de una a otra no se hubieran mezclado los organismos de las dos regiones?

Wallace recurrió a un experimento mental para argumentar en contra de la supuesta transición: si el océano Atlántico se estrechara hasta que África y Sudamérica quedaran separadas por una distancia próxima, seguramente se daría un intercambio faunístico. Sin embargo, produciría una mezcla fortuita de faunas esencialmente distintas, y no una transición gradual y natural entre ambas regiones.

Queda claro entonces que para el Wallace de este período, la dispersión solo puede explicar los casos de excepción, pero de ningún modo puede explicar los patrones fundamentales de distribución zoológica, es decir, las regiones biogeográficas. Podría decirse que la dispersión tiende a desdibujar las divisiones primarias, aunque hasta donde podía verse, de manera ineficaz. Los primeros trabajos que Wallace realizó durante su viaje al Archipiélago Malayo revelaron claramente su rechazo a la idea de que los patrones

3 Sin embargo, el propio Lyell dudó de que la discontinuidad fuera tan marcada. Así se lo manifestó a Wallace en una carta. Le aclaraba que treinta años atrás, suponía que las formas indígenas, las cuales ya estaban bien adaptadas a cada estación de una región, impedían la invasión de las formas inmigrantes provenientes de provincias extranjeras. Sin embargo, Darwin y Hooker le habían hecho repensar el asunto, pues afirmaban: "...that continental species which have been improved by a keen and wide competition are most frequently victorious over an insular or more limited flora and fauna. Looking therefore upon Bali as an outpost of the great Old World fauna, it ought to beat Lombok, which only represents a less rich and extensive fauna, namely the Australian." (Lyell a Wallace. marzo 19, 1867; en George, 1964, p. 20, Part III).

de distribución pudieran explicarse por meras dispersiones al azar. Él consideró como improbables las hipótesis de migraciones transoceánicas, las cuales sólo podían explicar un número muy reducido de casos.

Dentro del Archipiélago Malayo, el caso más extraordinario de distribución faunística que encontró Wallace fue el de las Célebes, que sobre todo destacan por su gran número de especies propias. Esa singularidad zoológica notable incluye, entre otras formas, una especie de mono cinocéfalo, una babirusa, un antílope, una especie de ave del género *Scissirostrum* y otra del género *Coracias*; las formas relacionadas con todas ellas no se encuentran en las regiones circundantes ni de Australia ni de la India, sino en la lejana región Etiópica. Este caso de distribución disyunta se le reveló a Wallace como uno de los más extraordinarios y anómalos dentro de la distribución zoológica. Era como si las formas peculiares de las Célebes no se ciñeran a su famosa 'ley que ha regulado la introducción de nuevas especies', como si violaran el enunciado central de dicha ley, según el cual, todas las especies surgen en un espacio y tiempo que coincide con formas preexistentes relacionadas... a menos que se recurriera a la audaz conjetura de viejos continentes hundidos:

Facts such as these can only be explained by a bold acceptance of vast changes in the surface of the earth. They teach us that this island of Celebes is more ancient than most of the islands now surrounding it, and obtained some part of its fauna before they came into existence. They point to the time when a great continent occupied a portion at least of what is now the Indian Ocean, of which the islands of Mauritius, Bourbon⁴, &c. may be fragments, while the Chagos Bank and the Keeling Atolls indicated its former extension eastward

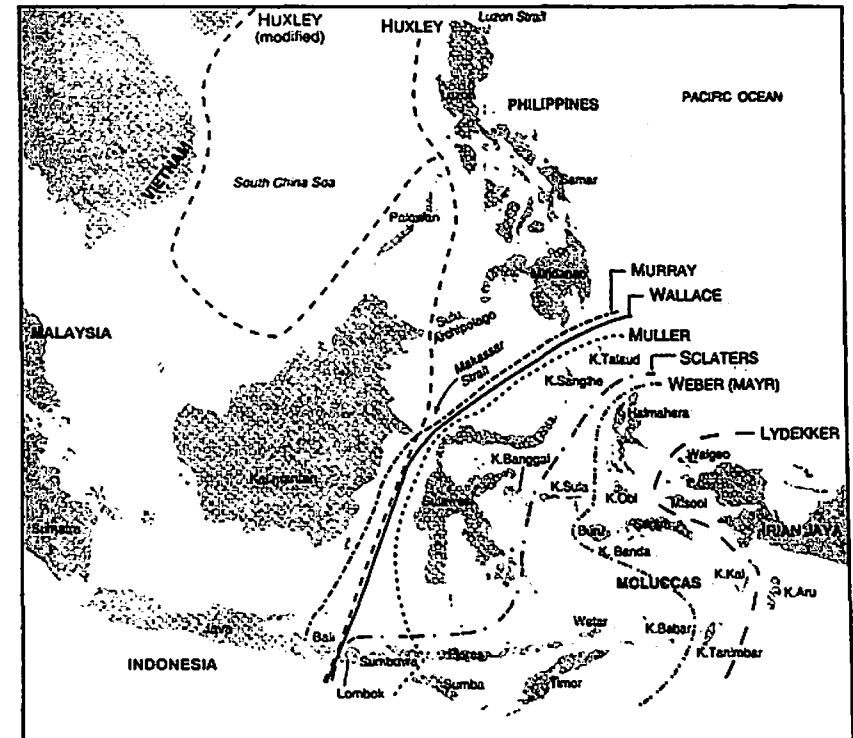


Figura 19. Mapa de la Línea Wallace y demarcaciones posteriores de los límites entre las regiones Australiana y Oriental.

4 Nota del editor: Actualmente conocida como Réunion

to the vicinity of what is now the Malayan Archipelago. The Celebes group remains the last eastern fragment of this now submerged land, or of some of its adjacent islands, indicating its peculiar origin by its zoological isolation, and by still retaining a marked affinity with the African fauna. (Wallace, 1860: 177-178).

En la carta ya mencionada que Wallace le envió a Sclater, se lee:

Now look at the map of the Archipelago, and consider that Borneo and Java have species in common by hundreds, Borneo and Celebes by *units*, and we shall be forced to believe that the two former have been connected at no very distant epoch, while the two latter have been ever separated, or at least during a long geological epoch, and probably more widely than at present. Here then is the key to the problem: — Sumatra, Java, Borneo, and the Philippines are parts of Asia broken up at no distant period (an elevation of 50 fathoms would in fact join them all again); Celebes, Timor, the Moluccas, New Guinea, and Australia are remnants of a vast Pacific continent in part marked out by coral islands (see Darwin), but broken and separated at a more distant period, as shown by the fewer species common to the several islands, and the number of distinct subfaunas into which the region is divided. Celebes is in some respect peculiar, and distinct from both regions, and I am inclined to think it represents a very ancient land which may have been connected at distant intervals with both regions, or perhaps with some other continent forming a direct connexion with Africa. It may also at one time have had a connexion with the Philippines. All this is indicated by a peculiar genus of Ruminants in Celebes (*Anoa*), by a genus of Apes found in Celebes, the Philippines, and Borneo, more nearly allied to the African Baboons than to any of the Archipelagian species, by the extraordinary *Babirusa* of Celebes, a type of more African than Indian form, and by several anomalous and peculiar birds and some

Hymenoptera of Celebes determined by Mr. Smith to be identical with African, as others with Indian and Chinese species. Here is a wide and most interesting field of research, in which I have long been working, and which I hope by the assistance of my collections to do much to elucidate. (Wallace, 1859, en Smith, 2002: 4).

Así, la primera explicación que Wallace dió a los casos de discontinuidad biogeográfica fue la existencia de vastas porciones terrestres actualmente desaparecidas. A partir de la distribución actual de los animales, Wallace dedujo que han ocurrido grandes cambios en la superficie terrestre, que fueron la causa de extinciones y reemplazos de especies, aunque ya no profundiza ni detalla cómo es que han ocurrido esos cambios geológicos. También dedujo, a partir de la marcada singularidad zoológica de las Célebes, que este grupo de islas es más antiguo que las islas de alrededor, y concluyó que al menos una parte de la fauna de las Célebes ya estaba allí antes de que las islas circundantes existieran.

Como queda de manifiesto, hasta esta etapa Wallace no tuvo prurito alguno para conjeturar la existencia de continentes antiguos. No sólo supone la existencia de un continente Índico antiguo, sino también la de un gran continente Pacífico:

The great Pacific continent, of which Australia and New Guinea are no doubt fragments, probably existed at a much earlier period, and extended as far westward as the Moluccas. The extension of Asia as far to the south and east as the Straits of Macassar and Lombok must have occurred subsequent to the submergence of both these great southern continents, and the breaking up and separation of the islands of Sumatra, Java, and Borneo has been the last great geological change these regions have undergone. (Wallace, 1860: 178).

Wallace puso como evidencia a favor de esta hipótesis el que solo una porción menor de las especies de aves y mamí-

feros de las Célebes se encuentran también en Java o Borneo (20 de 100 y 1 o 2 de 12 o 15, respectivamente). En contraste, de las aves y mamíferos que habitan Borneo, al menos tres cuartas partes, si no es que cinco sextos de las especies, también habitan Java, Sumatra o la Península Malaya.

Además en este artículo, Wallace expuso su argumentación más contundente en contra de la dispersión como explicación de los patrones biogeográficos:

Now, looking at the direction of the Maccasar Straits running nearly north and south, and remembering we are in the district of the monsoons, a steady south-east and north-west wind blowing alternately for about six months each, we shall at once see that Celebes is more favourably situated than any other island to receive stray passengers from Borneo, whether drifted across the sea or wafted through the air. The distance too is less than between any of the other large islands; there are no violent currents to neutralize the action of the winds, and numerous islets in mid-channel offer stations which might rescue many of the wanderers, and admit, after repose, of fresh migrations. Between Java and Borneo the width of sea is much greater, the intermediate islands are fewer, and the direction of the monsoons *along* and not *across* the Java sea, accompanied by alternating currents in the same direction, must render accidental communication between the two islands exceedingly difficult; so that where the facilities for intercommunication are greatest, the number of species common to the two countries is least, and *vice versa*. But again, the mass of the species of Borneo, Java, &c., even when not *identical* are *congeneric*, which, as before explained, indicates *identity* at an earlier epoch, whereas the great mass of the fauna of Celebes is widely different from that of the western islands, consisting mostly of genera, and even of entire families, altogether foreign to them. This clearly points to a former total diversity of

forms and species, - existing similarities being the result of intermixture, the extreme facilities for which we have pointed out. In the case of the great western islands a former more complete identity is indicated, the present differences having arisen from their isolation during a considerable period, allowing time for that partial extinction and introduction of species which is the regular course of nature. If the very small number of western species in Celebes is all that the most favourable conditions for transmission could bring about, the complete similarity of the faunas of the western islands could never (with far less favourable conditions) have been produced by the same means. And what other means can we conceive but the former connexion of those islands with each other and with the continent of Asia? (Wallace, 1860: 179).

Después agregó:

Now looking at these phenomena of distribution, and specially at those presented by the fauna of Celebes, it appears to me that a much exaggerated effect, in producing the present distribution of animals, has been imputed to the accidental transmission of individuals across intervening seas. (Wallace, 1860: 180).

Como puede apreciarse, en los primeros años de estancia en el Archipiélago Malayo, a Wallace le quedaba muy claro que *la dispersión no puede ser la causa de los patrones distribucionales*. Incluso bajo las mejores circunstancias, la dispersión ejercía un efecto extremadamente pequeño en la distribución zoológica.

Años antes, Forbes había hecho el mismo razonamiento: si la dispersión no puede explicar las discontinuidades biogeográficas, entonces tuvo que haber habido unión entre las áreas disyuntas. Las especies solo podían colonizar tierras nuevas si había continuidad. Sin embargo, a diferencia de Wallace, sostuvo una interpre-

tación abiertamente creacionista sobre las áreas de endemismo:

The specific identity, to any extent, of the flora and fauna of one area with those of another, depends of both areas forming, or having formed, part of the same specific centre, or on their having derived their animal and vegetable population by transmission, through migration, over continuous or closely contiguous land, aided, in the case of alpine floras, by transportation on floating masses of ice. (Forbes, 1846: 350; cursivas en el original).

Así es que antes de que Wallace desarrollara sus modelos biogeográficos, la idea de la dispersión como factor de poca importancia en la distribución orgánica era común entre aquellos que sostenían la tesis de que existían áreas de creación diferentes. A pesar de que Forbes creía que las especies se originaban por creación sobrenatural, se oponía a la doctrina de las creaciones múltiples. Cada especie había sido creada de una sola vez y en una sola área. Entre las variantes del creacionismo, la doctrina de las creaciones alotópicas y alocrónicas era la menos parsimoniosa de las versiones, pues requería no una, sino múltiples intervenciones divinas.

Wallace recurrió a un elemento geológico, además del biogeográfico, para sustentar sus hipótesis extensionistas. La baja profundidad del mar de Java, del estrecho de Malasia, del golfo de Siam y de la parte sur de China, apoyaban la hipótesis de una conexión anterior entre todas estas áreas. En cambio, el mar profundo que rodea a las Molucas indicaba que este grupo de islas se había separado en un período mucho más remoto.

Él esgrimió el caso de las Célebes como el que más claramente refuta a las explicaciones dispersionistas, pues a pesar que estas islas presentan las condiciones más favorables para la transmisión de organismos, contienen un porcentaje extremadamente pequeño de formas derivadas de Borneo

y Java. Comparó a las Célebes con Gran Bretaña, separada del continente por una distancia aproximadamente igual a la que existe entre Borneo y las Célebes, y razonó que si se mostró tan claramente la insuficiencia de la dispersión en el caso de las Célebes, igualmente tendría que serlo en el caso de la Gran Bretaña, por lo que la identidad casi completa entre las especies británicas y europeas tendría que explicarse de otra forma, y con la misma consistencia con la que explicó que la particularidad faunística de las Célebes indicaba un período de aislamiento pronunciado, la semejanza faunística entre Gran Bretaña y Europa la explicó como el resultado de una separación muy reciente.

La afirmación que Gran Bretaña había estado unida con el continente no parecía tan aventurada, pues a fin de cuentas se trataba de una isla continental; pero decir lo mismo de las Canarias y Madeira, que son islas oceánicas cuatro veces más distantes de Europa y África que Borneo de las Célebes, resultaba una hipótesis temeraria. Sin embargo, Wallace no dudó en afirmarlo con base en el alto porcentaje de especies de insectos y fanerógamas continentales que presentaban estas islas, a pesar que ya conocía la opinión de Darwin a este respecto. En una carta enviada a Lyell, a mediados de 1856, Darwin le comentó:

I am sorry you cannot give any verdict on continental extensions; & I infer that you think my arguments of not much weight against such extensions: I know I wish I could believe.-

I have been having a good look at Maury (which I once before looked at) & in respect to Madeira & co., I must say that the chart seems to me against land-extension explaining introduction of organic beings. Madeira, the Canaries & Azores are so tied together that I sh^d. have thought that they ought to have been connected by some bank if changes of level had been connected with their organic relation. The azores (sic) ought too to have

shown, more connection with America. I had sometimes speculated whether icebergs could account for the greater number of European plants & their more northern character on the Azores compared with Madeira; but it seems dangerous until boulders are found there... About Atlantis, I doubt whether the Canary islands are as much more related to the continent as they ought to be if formerly connected by continuous land. (Darwin, julio 8, 1856, en Burkhardt, 1998: 157-158).

Wallace observó que en cambio las Galápagos, separadas de Sudamérica por una distancia comparable a la que separa Madeira de Europa, prácticamente no comparten especies idénticas con el continente, a pesar de tener una superficie mayor a Madeira y, por tanto, mayor probabilidad del arribo accidental de inmigrantes. La ausencia de identidad específica indicaba que las Galápagos se habían originado en medio del océano, o bien, de haber estado alguna vez unidas a Sudamérica, habría sido hace tanto tiempo que los procesos continuos de extinción y sustitución de especies habrían alterado sensiblemente a las especies originales, produciendo así su fauna peculiar. Sin embargo, a pesar de la pobreza y el carácter azaroso de la fauna de las Galápagos, tenía una semejanza innegable a nivel genérico con la fauna de Sudamérica.

Wallace hizo notar que la geología puede revelar únicamente una porción de la historia de la Tierra, pues solo se puede estudiar la geología de la tierra emergida. En cambio, la distribución orgánica puede revelar la historia oculta de los océanos. La semejanza faunística entre áreas puede indicar dónde y cuándo existieron continentes así como cuál fue la distribución general de tierras y océanos en épocas geológicas pasadas. Hasta este período, Wallace está dispuesto a aceptar que la geografía puede haber pasado por cambios grandes.

Entre las grandes islas de la Sonda, Wallace encontró que Java posee más aves e insectos característicos que Sumatra

o Borneo, de lo cual concluyó que Java se separó antes que las otras del continente. Borneo le sigue a Java en 'individualidad orgánica', en tanto que Sumatra es casi idéntica en sus formas animales a la Península de Malasia. Dedujo así el orden en que se fueron separando de la porción continental⁵. Señaló que las cadenas montañosas de Sumatra y Java son la *vera causa* del hundimiento de la zona, y que tomando en cuenta la poca profundidad del mar más la similitud faunística del área, la conclusión irremediable es que en tiempos geológicos recientes Asia se extendía hacia el SE mucho más allá de sus límites actuales, incluyendo a las islas de Sumatra, Java y Borneo. Así, resulta claro que Wallace, en este periodo, sostuvo una correspondencia entre genealogía y distribución, entre sistemática y biogeografía.

Los patrones que más llamaron la atención de Wallace son dos: 1) las biotas insulares, y 2) las distribuciones disyuntas. En el primer caso, las especies propias y únicas de islas como Madagascar, Mauricio, las Molucas, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, las islas del Pacífico, Juan Fernández, las islas de las Indias Occidentales y muchas otras, no tienen nada de extraordinario ni de misterioso⁶, sino que son el resultado necesario de las bien conocidas leyes de extinción, modificación y reemplazamiento a las que están sujetas las especies.

En cambio, el caso de áreas separadas con especies idénticas o muy semejantes, le resultaba más difícil de explicar. Sin embargo, después de haber analizado la distribución

5 Resulta notable la similitud entre la explicación de Wallace mediante una secuencia de separaciones con las explicaciones que desarrollaría la biogeografía cladista de Nelson y Platnick (1981) un siglo después. Si se representara gráficamente la reconstrucción histórica que hizo Wallace, se obtendría algo parecido a un cladograma de áreas.

6 Como ya se había mencionado, el mismo Lyell, a menudo tan estricto en su apego al modelo de explicación por leyes naturales, sugirió que la biota de la remota isla de Santa Elena parecía haber sido producida por una creación especial (Lyell, II, p. 118-119).

orgánica del Archipiélago Malayo, concluyó que en todos los casos de islas que contienen una fauna rica y variada, ya sea con especies idénticas o cercanamente relacionadas con las del país vecino, *necesariamente hay que inferir que ha ocurrido una ruptura en un tiempo geológicamente reciente, y que este razonamiento puede aplicarse tanto a islas continentales como a islas oceánicas* (esto es vicarianza). Pone como aval al Dr. Hooker, quien había aplicado ese mismo razonamiento "de la manera más convincente" para mostrar que en el pasado Nueva Zelanda y otras islas australes estuvieron unidas con el extremo sur de América y abona en apoyo de su tesis un notable argumento: la congruencia de patrones entre grupos diversos de organismos: "Siempre que una clase de animales o plantas muestra relaciones entre dos áreas, también las mostrarán otras"; "Las aves y los insectos nos enseñan las mismas verdades"⁷.

Wallace le envió *On the zoological...* a Darwin, pidiéndole que lo remitiera a la *Linnean Society*. En una carta fechada el 9 de agosto de 1859, Darwin le respondía que su artículo le había parecido 'admirable'. Sin embargo, le comentó que si bien estaba de acuerdo con aceptar sus ideas cuando se trataba de islas continentales, estaba en total desacuerdo con su explicación sobre la colonización de islas oceánicas y que rechazaba las grandes extensiones continentales de Forbes:

I differ wholly from you on colonisation (sic) of oceanic islands, but you will have everyone else on your side. I quite agree with respect to all islands not situated far in ocean. I quite agree on little occasional intermigrations between lands when once pretty well stocked with

7 La congruencia de patrones de distribución entre grupos con capacidades de dispersión totalmente distintas fue el argumento central que emplearía Croizat en su acerba crítica a la biogeografía neodarwinista. La panbiogeografía afirma que la congruencia de patrones revela una historia compartida de los grupos involucrados, elemento que la biogeografía cladística heredaría.

inhabitants, but think this does not apply to rising & ill-stocked lands. Are you aware that *annually* birds are blown to Madeira, to Azores, (& to Bermuda from America). – I wish I had given fuller abstracts of my reasons for not believing in Forbes' great continental extensions; but it is too late, for I will alter nothing. I am worn out & must have rest. – (Darwin, agosto 9, 1859, en Burkhardt, 1998: 204).

Ya antes le había expresado esa misma opinión en la carta en la que felicitaba a Wallace por teorizar sobre la biogeografía, refiriéndose al artículo *On the law...* (Wallace, 1857)⁸. Le dijo que aún no había tenido la oportunidad de leer su artículo sobre las islas Arú (Wallace, 1858) pero que estaría dispuesto a admitir su doctrina de la subsidencia; que incluso él mismo había estado dispuesto a señalar en el mapa original de su trabajo sobre los arrecifes de las islas Arú las zonas de subsidencia, aunque después se retractó:

But I can see that you are inclined to go much further than I am in regard to the former connections of oceanic islands with continent." (Darwin, diciembre 22, 1857, en Burkhardt, 1998: 184).

Después lamentó que desde que el pobre E. Forbes propuso esta doctrina, otros la hayan seguido afanosamente. Le comentó que ya había discutido detalladamente desde hacía un año la anterior conexión entre las islas antárticas, Nueva Zelanda y Sudamérica con Hooker y Lyell, aunque ninguno de los dos tomaron mucho en cuenta sus argumentos. Sin

8 Por cierto que llama la atención que a pesar de los cánones baconianos de su época, que el propio Darwin afirmaba seguir, se confiese ahora como un creyente de la especulación teórica: "I am extremely glad to hear that you are attending to distribution in accordance with theoretical ideas. I am a firm believer, that without speculation there is no good & original observation.... for so very few naturalists care for anything beyond the mere description of species." (pp. 183-184). Así como afirmó ser inductista, Darwin también afirmó haberse guiado por ocurrencias geniales. Gould analizó este supuesto dualismo de Darwin entre el inductismo y el 'eurekaísmo', concluyendo que, en realidad, siguió una vía intermedia.

embargo, continuaba, por una vez en su vida se había atrevido a desafiar la casi sobrenatural sagacidad de Lyell. Se despidió de Wallace manifestando su admiración por el beneficio que su trabajo ha hecho a "la buena causa de las ciencias naturales" y deseándole el mejor éxito para sus teorías:

except that on oceanic islands, on which subject I will do battle to the death (Darwin, diciembre 22, 1857, en Burkhardt, 1998: 185).

Otra de las piezas que empleó Wallace en la articulación de este primer modelo fue la relación entre la divergencia biológica y la profundidad del océano. Ya Darwin había hecho notar esta relación con anterioridad. Entre 1831 y 1836 había estudiado con gran detalle la información sobre el Archipiélago Malayo, particularmente la profundidad del océano entre diversas islas. Las aguas someras indicaban unión en un pasado reciente y, por ende, relaciones genealógicas estrechas entre las especies; en cambio, las aguas profundas eran indicio de que habían existido barreras antiguas que impedían la migración así como de relaciones genealógicas distantes entre las especies. En el *Notebook B*, que comenzó a escribir durante la segunda mitad del año de 1837, Darwin especuló sobre la idea de que las diversas especies de esta región hubieran surgido como resultado de repetidas elevaciones y subsidencias de las islas del Archipiélago Malayo.

Darwin consultó una carta alemana con medidas de sondeos marítimos de la Región Malaya que apareció en 1839, y se percató que había aguas profundas entre Borneo y las Célebes, Bali y Lombok, Ceram y Nueva Guinea, y entre Gilolo y las Filipinas. Precisamente tres de estas localidades quedarían situadas sobre la línea que Wallace establecería después. En los ensayos que elaboró Darwin, el primero conocido como *Esbozo a lápiz*, en 1842, y el *Ensayo* de 1844, aparecen como temas centrales las regiones faunísticas, la

profundidad del agua y las elevaciones y subsidencias. Si bien Darwin no precisó el límite entre las regiones Oriental y Australiana, dejó clara la idea de que el factor crítico era la profundidad del océano (Camerini, 1993: 716). Quien sí había separado las islas de los mares someros de esta región en dos grupos, uno situado en la plataforma asiática y otro en la australiana, había sido Sir George Windsor Earl en un trabajo sobre la estructura física del Archipiélago Malayo (Earl, 1845). Cada isla participaba del carácter mineral, vegetal y animal del continente al que se ligaba. Darwin reconoció en una carta enviada a Wallace que el trabajo de Earl había sido muy importante para él. Parece que fue de ese trabajo del que sacó la correlación entre los sondeos y la distribución orgánica. Era la profundidad de las aguas más que las barreras visibles lo que explicaba los patrones de distribución de los mamíferos (Camerini, 1993: 717).

En este primer modelo está implícita la noción de que la historia de la biota y la historia de la Tierra están indisolublemente unidas.⁹ Admitió cambios importantes en la disposición de tierras y océanos como causa de la geografía de los seres organizados. El artículo sobre la zoología del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860) representa la versión más clara y estructurada de este primer modelo extensionista, que también presentaría, aunque ya con ciertas reservas, en el libro *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869).

Después de tres años del artículo sobre la zoología del Archipiélago Malayo, apareció otro trabajo que trataba ahora el tema de la geografía física de esta región, ese mundo de islas tan mal representado en los mapas a pesar de su extensión y diversidad, comparable a las otras regiones prima-

9 Michaux (en Smith, 2000) ha hecho notar que esta relación sería retomada hasta un siglo después por Léon Croizat como fundamento de la panbiogeografía.

rias de la Tierra. El objetivo que se propuso era tratar las relaciones generales del mundo orgánico con las condiciones presentes y pasadas de la superficie terrestre. Afinó la nomenclatura y propuso llamar a la porción oeste la región Occidental o Indo-Malaya mientras que a la porción este la llama región Oriental o Austro-Malaya. Primero describió las áreas volcánicas y no volcánicas, las selváticas y las áridas, así como los climas y las estaciones secas y húmedas de las distintas partes del archipiélago, para luego entrar al meollo del tema: la interpretación biogeográfica. Retomó de Lyell el principio actualista de la uniformidad de procesos: la geología nos enseña que la superficie de la Tierra y la distribución de tierra y agua cambia lentamente en todas partes, y los restos fósiles prueban que ocurrieron cambios correspondientes en el mundo orgánico. Encontró que en distintas partes del archipiélago han ocurrido elevaciones y subsidencias:

The range of islands south of Sumatra, a part of the south coast of Java, and of the islands east of it, the west and east end of Timor, portions of all the Moluccas, the Ké and Aru islands, Waigiou, and the whole south and east of Gilolo consist in a great measure of upraised coral-rock, exactly corresponding to that now forming in the adjacent seas. In many places I have observed the very surfaces of the upraised reefs, with the great masses of coral standing up in their natural position and hundreds of shells, so fresh-looking that it was hard to believe they had been more than a few years out of the water; and, in fact, it is very probable that such changes have occurred within a few centuries. (Wallace, 1863: 222).

Así, reiteró la concepción de su trabajo previo: el mundo físico y el biológico cambian de forma concertada. Lejos está todavía de concebir una superficie terrestre fija y permanente, un escenario inerte sobre el cual los organismos mudan de forma y lugar, como Darwin derivaba de su principio o mecanismo de selección natural.

También dedujo, a partir de la extraordinaria forma de las Célebes, que este grupo de islas ha sufrido una subsidencia, y que en el pasado probablemente tuvo una superficie tan grande como Borneo, en el tiempo en que Borneo estaba justo surgiendo del océano. No es improbable, afirmó, que estas dos islas hayan tomado alternadamente cada una la forma de la otra mediante elevaciones y hundimientos sucesivos de unos cuantos cientos de pies.

Mantuvo aún su tesis extensionista:

Now, in all cases where we have independent geological evidence, we find that those islands, the productions of which are identical with those of the adjacent countries, have been joined to them within a comparatively recent period, such recent unity being in most cases indicated by the very shallow sea still dividing them; while in cases where the natural productions of two adjacent countries is very different, they have been separated at a more remote epoch - a fact generally indicated by a deeper sea now dividing them. (Wallace, 1863: 227).

La razón de que ocurra esta relación inversa entre similitud faunística y tiempo es que las especies son mudables. Cuando quedan separadas por una subsidencia, las dos poblaciones resultantes siguen siendo idénticas al principio, pero después, por los mismos procesos naturales que siempre han operado, unas especies se extinguen y otras surgen. Wallace explicó que la *vera causa* de las subsidencias son las elevaciones de cadenas volcánicas, que deben ser compensadas por depresiones adyacentes:

...the existence of the extensive range of volcanoes in Sumatra and Java, which have poured out vast quantities of subterranean matter and have built up extensive plateaux and lofty mountain ranges, thus furnishing a '*vera causa*' for a parallel line of subsidence. (Wallace, 1863:228-229).

Repitió la reconstrucción de la historia geológica de la porción Indomalaya que había presentado antes en *On the zoology...*, con base en el grado de individualidad orgánica: dado que Java es la que presenta formas más particulares de organismos, debió ser la primera isla en separarse del Continente Asiático; le siguió Borneo y después Sumatra, cuyas producciones orgánicas son prácticamente las mismas que las de la Península Malaya.

A partir de la semejanza faunística de las islas orientales del archipiélago con Australia, insistió de nuevo sobre la existencia anterior de un continente Austral o Pacífico:

The inference that we must draw from these facts is undoubtedly that the whole of the islands eastwards from Java and Borneo do essentially form a part of a former Australian or Pacific Continent, from which they were separated, not only before the Western Islands were separated from Asia, but probably before the extreme south-eastern portion of Asia was raised above the waters of the ocean. (Wallace, 1863: 231).

Incluso consideró posible que haya existido una unión entre el Viejo y Nuevo Mundo mediante un lento levantamiento del lecho del Atlántico. Wallace cerró este trabajo resaltando la importancia del conocimiento biogeográfico, que permite reconstruir la geografía de épocas pasadas, revelándonos:

...the existence of those ancient lands which now lie buried beneath the ocean, and have left us nothing but these living records of their former existence. (Wallace, 1863: 234).

La inflexión

En 1864 apareció otro artículo de Wallace, *On some anomalies in zoological and botanical geography*. Este trabajo es

particularmente importante porque marca el punto de inflexión en sus ideas biogeográficas, esto es, el giro que da desde la posición extensionista que venía sosteniendo hasta una concepción claramente permanentista de la superficie terrestre, la misma que había defendido Darwin. Desde el principio del trabajo, declaró su adhesión al modelo biogeográfico que había presentado Darwin en *On the origin...*, quien constantemente se había rehusado a aceptar la hipótesis sobre cambios grandes en la superficie terrestre. La razón principal que aducía Darwin era la ausencia de evidencia, como puede apreciarse en una carta que le envió a Lyell:

I have been particularly glad to see Wollaston's letter. The news did not require any breaking to me; for though as a general rule I am much opposed to the Forbesian continental extensions, I have no objection whatever to its being proved in some cases. Not that I can admit that W. has by any means proved it; nor, I think, can anyone else, till we know something of the means of distribution of insects- - But the close similarity or identity of the two Faunas is certainly very interesting. (Darwin, abril 13, 1857, en Burkhardt, 1998: 170-171).

Wallace se propuso un doble objetivo: analizar algunas anomalías notables que presentaban ciertos grupos y discutir un sistema de regionalización de las divisiones primarias de la Tierra que fuera de aplicación general. Su intención fue resolver casos problemáticos con el fin de que sirvieran como modelos de investigación biogeográfica, así como proponer un sistema general y común de regiones cuyo propósito era evitar la confusión que inevitablemente surgiría si cada naturalista propusiera su propio sistema.

Encontró que la falla principal de las propuestas sobre regionalización, tanto zoológicas como botánicas, había sido el delimitar las regiones primarias mediante latitud y longitud, así como el número excesivo de propuestas. Entre ellas,

la de Swainson (1835) le pareció la mejor aproximación por ser más natural, aunque aún cargaba con graves defectos, como el del lastre de su sistema quinario metafísico y el de supeditarse a una clasificación artificial de las razas humanas, que le hacía juntar a América del Norte y América del Sur en una sola región, sin distinguir sus diferencias faunísticas notables. En cambio, volvió a elogiar abiertamente el trabajo de Sclater, quien:

...has succeeded in marking out upon the globe those divisions which not only represent accurately the great facts presented by the distribution of birds, but seem also well adapted to become the foundation for a general system of Ontological regions. (Wallace, 1864: 112).

Puso como prueba de las bondades del sistema de Sclater su aceptación general, y señaló que lo único que le faltó fue precisar los límites entre las regiones.

El planteamiento que hizo Wallace de buscar la relación entre diferentes áreas para saber cuáles están más relacionadas entre sí, directamente se inscribía sobre la línea de investigación que había propuesto Sclater. Lo que Wallace intentaba ahora era justamente poner a prueba su sistema de regiones, analizando qué tanto se adecuan grupos de organismos diferentes a las divisiones ornitológicas de Sclater.

Señaló que, de acuerdo con los trabajos de autores diversos, en general son válidas para reptiles, anfibios (con la excepción de las serpientes de Japón, que tienen afinidades tropical-asiáticas, mientras que sus batracios se relacionan más bien con los de la región Paleártica), mamíferos y 'conchas terrestres'. Sin embargo, a diferencia de su trabajo sobre la zoogeografía de la región Malaya, en el cual había omitido a los insectos y las plantas, grupos que no se adecuaban al patrón de aves y mamíferos, ahora los reconoció como grupos importantes, cuyas distribuciones no se correspondían con las regiones de Sclater. Así, por ejemplo,

mientras que los mamíferos y las aves de las Molucas y Nueva Guinea son de afinidad claramente australiana, su entomofauna se asemeja a la de la India; tampoco los insectos de la porción austral de Sudamérica se relacionan con las formas vecinas neotropicales.

Si bien Wallace en términos generales aceptó las ventajas de la regionalización de Sclater, también ahora admitió que había anomalías, entendiendo como tales los casos de grupos de organismos cuya distribución no coincide con las regiones ornitológicas de Sclater. Elaboró entonces explicaciones sobre varios casos de discrepancias partiendo de la premisa de que en principio pueden explicarse como el resultado obvio del proceso de evolución por selección natural. Esta tesis la habían estado sosteniendo Darwin y Wallace desde años atrás y contrastaba marcadamente con la antigua y extendida doctrina que entendía a las regiones biogeográficas como el producto de creaciones separadas. Las causas de las anomalías, según la nueva versión de Wallace, podían explicarse de una manera muy simple:

- 1º. La tendencia de las especies a difundirse por sí mismas sobre áreas amplias, convirtiéndose algunas de ellas en especies dominantes.
- 2º. La existencia de barreras que dificulten o impidan esa difusión.
- 3º. El reemplazamiento progresivo de especies por formas relacionadas que continuamente surgen en el mundo orgánico.
- 4º. Los cambios correspondientes en la superficie, que han provocado la destrucción de barreras viejas y también han creado otras nuevas.
- 5º. Cambios de clima y de las condiciones físicas, que frecuentemente favorecen la difusión y el incremento de un grupo, mientras que conducen a la extinción o el decremento de otro.

Puede verse que en esta explicación apareció ya, claramente, la dispersión a través de barreras como el proceso fundamental en la conformación de los patrones de distribución. Ello resulta notoriamente contrastante con los trabajos previos, en los que asignaba a la dispersión un papel meramente subsidiario. Asimismo, Wallace introdujo otro concepto al cual no se había referido en sus trabajos previos, que era el de las faunas dominantes. Lo extraordinario del cambio era afiliarse al mecanismo de selección natural como factor de explicación de los patrones que había observado, y que ahora desechaba recurriendo a un modelo de explicación que deducía del mecanismo darwinista. El cuándo y dónde que él había descubierto los hacía secundarios y los supeditaba al cómo de Darwin.

Wallace primero explicó las discrepancias del caso de Japón, cuyas serpientes son de la India mientras que sus batracios son paleárticos. Supuso que Japón estuvo unido con el norte de Asia (de hecho casi lo está mediante dos cadenas de islas), de donde provinieron sus aves, mamíferos y batracios. No llegaron serpientes del norte de Asia simplemente porque allí no las había, pues estos organismos no se distribuyen en latitudes tan frías. En un período posterior, Japón pudo haberse unido con el sur de Asia mediante las islas Loo-choo y Madjicosima, de donde llegaron las serpientes de la India. Éstas pudieron establecerse fácilmente al no encontrar competidores en Japón; en cambio, los mamíferos, batracios y aves de la India se encontraron con sus congéneres paleárticos que rechazaron la invasión. De esta manera, las serpientes de Japón son un caso excepcional que no invalida ubicar a este país en la región Paleártica.

Otro caso, que en principio considera mucho más difícil de explicar, es el de los insectos de la porción australiana del Archipiélago Malayo. Por un lado, Australia posee formas y géneros totalmente peculiares de escarabajos lamelicornios, bupréstidos y curculiónidos. En cambio, Wallace se percata

de que en Nueva Guinea y las Molucas hay pocos lamelicornios, además de que sus bupréstidos y curculiónidos son afines a los de la India más que a los de Australia.

Esta discrepancia la explicó por dos causas a las que anteriormente les había negado importancia: 1) las condiciones físicas del entorno, en particular la vegetación y el clima, factores de los cuales, afirmó, los insectos son altamente dependientes, y 2) la gran capacidad de dispersión que tienen estos organismos, que les permiten superar barreras de agua, a diferencia de los vertebrados. Es decir, que al explicar la distribución de los insectos, Wallace le asignó peso mayor a las *estaciones* que a las *habitaciones*, a las condiciones que hoy llamaríamos ecológicas que a las históricas. Con estos elementos elaboró una narración explicativa: Australia es la porción más antigua de esta región, lo que dedujo de su gran riqueza en formas peculiares. Sus insectos están adaptados a un clima seco y una vegetación arbustiva. Posteriormente, cuando surgieron las islas Molucas y Célebes y se cubrieron de selvas húmedas densas, los insectos australianos no pudieron colonizarlas por estar adaptados a otras condiciones, de tal suerte que fueron sustituidos por formas ya adaptadas a condiciones similares que llegaron mediante dispersión desde la India. En cambio, los mamíferos australianos, sí fueron capaces de adaptarse a estas nuevas condiciones.

Sin embargo, Wallace encontró que hay otros grupos de insectos más antiguos cuya distribución se adapta bien a las divisiones de Sclater y coincide con la distribución de los vertebrados. Esta entomofauna ancestral fue superada y desplazada por inmigrantes competitivamente superiores. A pesar de que los elementos alóctonos sean excesivos, Wallace mantuvo la validez del sistema de regiones de Sclater, argumentando que la ubicación de estas áreas debe hacerse con base en los elementos aborígenes.

Los insectos de la porción austral de Sudamérica son otro caso de distribución anómala, ya que tienen poca relación

con sus vecinos de la América tropical. Las mariposas de Chile por ejemplo, se asemejan más bien a las de la región Neártica. En cambio, ciertos grupos de coleópteros muestran afinidades diversas. Algunos se asemejan tanto a formas australianas como neotropicales, mientras que otros más se relacionan con formas norteadas. Además, lo poco que se conoce de otros grupos de insectos apunta hacia resultados diferentes. Wallace concluyó que, en general, existen muchas formas de insectos que no se adaptan a las regiones de Sclater.

Se percató de un cierto patrón de afinidades entre el sur templado de Sudamérica y la región templada del norte que se cumple tanto para insectos como para plantas, el cual explicó como resultado de la glaciación, que permitió a las formas norteadas cruzar el ecuador y establecerse en las latitudes templadas de América del Sur. Posteriormente, al calentarse el clima, estos grupos pudieron persistir solamente en los extremos templados de América. Dicho de otra manera, las condicionantes climáticas y paleoclimáticas han sido determinantes en la distribución geográfica de estos grupos.

Así, después de poner a prueba el sistema de regiones de Sclater, lo que Wallace encontró es que diferentes grupos indican diferentes relaciones entre las áreas, esto es en distintos tiempos. Comenzaron a surgir cada vez más anomalías. Entonces es cuando empezaron a aparecer tensiones en sus ideas biogeográficas. La dispersión ya no puede pasarse por alto como un factor menor, pues puede alterar sensiblemente las regiones naturales. Sin embargo, a pesar de asignarle un papel mucho más importante, mantuvo su apoyo a las regiones de Sclater.

Con todo, Wallace pareció resistirse a renunciar por completo a su extensionismo inicial. Al referirse a las afinidades entre los insectos y plantas de las tierras meridionales, apuntó:

A great part of the southern portion of America is of more recent date than the central tropical mass, and must have had at one time a closer communication than at present with the antarctic lands and Australia, the insects and plants of which finding a congenial climate, established themselves in the new country, being only feebly opposed by the few northern forms which had already or soon after migrated there. (Wallace, 1864: 120).

No obstante, en seguida reconsideró y razonó que los *Opossum* americanos, aunque tienen una clara afinidad con los mamíferos de Australia, son un caso aislado, por lo que no constituyen evidencia suficiente para indicar una continuidad terrestre. Es más probable suponer que los marsupiales se extendían por todas partes durante el Eoceno, y de ellos los *Opposum* son los remanentes que sobrevivieron en América.

Así, Wallace introdujo ahora elementos importantes, ausentes en sus trabajos previos, como modeladores de los patrones biogeográficos: la capacidad de dispersión, la influencia paleoclimática, la selectividad de las barreras, las condiciones locales y la capacidad competitiva, en vez de solo grandes y antiguas extensiones terrestres. El tono de su explicación cambió sensiblemente; ahora era más casuístico. Así, por ejemplo, explicó la singularidad de la entomofauna del sur templado de Sudamérica por selectividad de barreras:

This difference in the adaptive capacity of groups, combined with an unequal power of diffusion, will cause that various kinds of barriers to be sometimes more and sometimes less effective. For example, when a mountain range has attained only a moderate elevation it will already completely bar the passage of many insects, while mammalia, birds, and reptiles, more capable of sustaining different conditions, will readily pass over it. On the other hand, an arm of the sea, or even a wide

river, will completely isolate most mammals and many reptiles, while insects have still various means of passing it. (Wallace, 1864: 121).

Al final del artículo, Wallace se suscribió al modelo permanentista. Su conclusión es que las regiones de Sclater no superaron la prueba empírica, aunque siguen siendo válidas en general:

Taking the various facts and arguments now brought forward into consideration, it appears evident that no regions (be they few or many in number) can be marked out, which will accurately represent the phenomena of the geographical distribution of all animals and plants. The distribution of the several classes, orders, and even families, will differ, because they differ in their diffusibility, their variability, and their mode of acting and reacting on each other, and on the external world. At the same time, though the details of the distribution of the different groups may differ, there will always be more or less general agreement in this respect, because the great physical features of the earth – those which have longest maintained themselves unchanged – wide oceans, lofty mountains, extensive deserts – will have forbidden the intermingling or migration of all groups alike, during long periods of time. The great primary divisions of the Earth for purposes of Natural History, should, therefore, correspond with the great permanent features of the earth's surface – those that have undergone least change in recent geological periods. Later and less important changes will have led to discrepancies in the actual distribution of the different groups, but these very discrepancies will enable us to interpret those changes, of which they are the direct effects, and very often the only evidence. (Wallace, 1864: 122).

En su artículo anterior sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860), había afirmado que la divi-

sión que había hecho Sclater de esta región era válida para cualquier rama de la zoología. Ahora, después de revisar las anomalías, las regiones de Sclater que tanto había ponderado, no eran ya las divisiones ontológicas de la superficie terrestre, sino más bien, artefactos convencionalmente convenientes. Si se mantienen es porque coinciden con los rasgos permanentes de la superficie terrestre, y si bien representan la mejor aproximación de las divisiones primarias de la Tierra para los propósitos de la Historia Natural, parecen ser incorrectas para grupos con grandes capacidades de difusión y poca adaptabilidad a los cambios de condiciones. Hizo la misma recomendación que había hecho Sclater: continuar el estudio de la distribución de grupos menos conocidos, particularmente de las plantas, para probar si cada región tiene su flora particular indígena o bien si se ha modificado excesivamente por las oleadas sucesivas de invasiones de elementos extranjeros. Recomendó poner especial atención en la distribución de géneros relacionados para ver el grado de acuerdo o discrepancia que guardasen respecto con la distribución de los grupos mejor conocidos. Adquirido ese conocimiento, se podría evaluar con más fundamento si las regiones de Sclater siguen siendo las mejores.

Como se ha podido ver, es en este trabajo donde aparece sorpresivamente la defensa de la tesis que afirma la permanencia de los principales rasgos de la superficie terrestre. A partir de entonces, se convirtió en uno de los enunciados fundamentales de su modelo biogeográfico.

Aunque Wallace siguió aceptando las regiones de Sclater, ya no lo hizo tanto porque fueran las divisiones naturales, sino porque representaban la mejor solución de compromiso entre los rasgos permanentes de la Tierra y las capacidades diferenciales de difusión de los organismos.

On the physical geography of the Malay Archipelago fue leído ante la *Royal Geographical Society* en la reunión del 8 de junio



Figura 20. Wallace a los 39 años después de sus viajes al Amazonas y a Indonesia; allí recolectó varias decenas de miles de ejemplares en más de 10 años.

de 1863, y publicado ese mismo año en el *Journal* de la sociedad. El trabajo *On some anomalies in zoological and botanical geography* fue leído con otro título (*On the geographical distribution of animal life*) el 31 de agosto de 1863 en la reunión de la sección de zoología y botánica de *The British Association for the Advancement of Science* y publicado *in extenso* en enero del siguiente año (Smith, 2002). En menos de tres meses Wallace había cambiado su modelo biogeográfico.

En 1864, el mismo año en que se publicó *On some anomalies ...* apareció también un artículo de Sclater sobre los mamíferos de Madagascar (Sclater, 1864). Al igual que Wallace, Sclater se proponía explicar una anomalía: la distribución de los lemúridos. Comenzó estableciendo que es bien conocido el hecho de que las diferentes partes del mundo están caracterizadas por poseer grupos especiales de vegetales y animales (la ley de Buffon), y que, como regla general:

... tracts of land as are most nearly contiguous have their Faunae and Florae most nearly resembling one another; while *vice versa*, those that are farthest asunder are inhabited by most different forms of animal and vegetable life. When any exception to this rule occurs, and two adjacent lands possess dissimilar forms, or two regions far apart exhibit similar forms, it is the task of student of geographical distribution to give some reason why this has come about, and so to make the "exception prove the rule. (Sclater, 1864: 213).

Madagascar está separada de la costa oriental de África por unas 200 millas, con islas en medio, mientras que está muy alejada de la India y América. De acuerdo con la ley de la distribución (que no es sino la ley de Wallace), continúa Sclater, la fauna de Madagascar debería de ser del mismo tipo que la africana. Sin embargo, los numerosos grupos de mamíferos característicos de la región Etiópica, como ruminantes, paquidermos, proboscídeos, monos y grandes carnívoros, están completamente ausentes en Madagascar, y

su lugar es ocupado por miembros de la familia inferior de los lemures. En esta isla de fauna peculiarísima, existe el mayor número de especies de lemures; otras más habitan África y el escaso resto ocurre en el sureste de Asia. En Madagascar existen además unas especies raras de insectívoros que se relacionan con el género *Solenodon*, el cual se halla confinado a las Indias Occidentales, separadas de Madagascar por todo el Continente Africano y el vasto océano Atlántico. Para explicar el origen de la fauna malgache, que no se adapta a la ley general, Sclater propuso que:

1. Madagascar y las Islas Mascareñas deben haber estado aisladas durante mucho tiempo, según se deduce de su peculiarísima fauna.
2. Debe haber existido una conexión de tierra anterior entre Madagascar y la India.
3. También debe haber existido una conexión terrestre entre Madagascar y el Nuevo Mundo.

De esta manera, Sclater concluyó:

To conclude, therefore, granted the hypothesis of the derivative origin of species, the anomalies of the Mammal-fauna of Madagascar can best be explained by supposing that, anterior to the existence of Africa in its present shape, a large continent occupied parts of the Atlantic and Indian Ocean stretching out towards (what is now) America on the west, and to India and its islands on the east; that *this continent was broken up into islands, of which some became amalgamated with the present continent of Africa, and some possibly with what is now Asia* – and that in Madagascar and the Mascarene Islands, we have existing relics of this great continent, for which as the original focus of the “*Stirps Lemurum*”. I should propose the name Lemuria! (Sclater, 1864: 219). [cursivas nuestras]

Como se podrá apreciar, la estructura de esta explicación narrativa es prácticamente la misma que había empleado

Wallace para el caso de las Célebes en su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Sin embargo, si bien Sclater seguía propugnando a favor de hipótesis extensionistas, ahora Wallace abogaba por la tesis de la permanencia de océanos y continentes.

Posteriormente, Wallace escribiría su libro clásico, *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), en el que incluyó buena parte de las ideas que había desarrollado en los trabajos previos. La obra refleja los conflictos y tensiones entre sus concepciones extensionista y permanentista. Mantuvo aún como uno de los hechos más notables de la distribución orgánica la marcada separación que existe entre las porciones oriental y occidental de la región, así como su tesis movilista de la superficie terrestre, destacando los cambios importantes que había sufrido la geografía física de la región, que sin duda habían afectado la distribución de la vida:

Es un hecho ya aceptado en general que la distribución actual de las cosas vivas sobre la superficie de la tierra es primordialmente el resultado de las últimas series de cambios que ésta ha sufrido. La geología nos enseña que la superficie de la Tierra y la distribución de tierra y agua están cambiando lentamente en todas partes. (Wallace, 1997 (1890): 38).

Afirmó que la diferenciación biótica de las islas ocurre en función del tiempo transcurrido desde que emergieron y de la profundidad del océano que las separa de tierra firme. No hay que perder de vista, advirtió Wallace, que la reconstrucción de las secuencias de separaciones basadas en mera distancia geográfica pueden ser engañosas. Así por ejemplo, la fauna de Sumatra tiene mayor afinidad con la de Borneo que con la de Java, a pesar de que entre Sumatra y Java hay menor distancia que entre Java y Borneo.

Pero ahora le concedió más importancia a la dispersión, que antes había desdeñado, y añadió como tercer factor los

medios de diseminación de los organismos, "que de forma tan excelente expusieron Lyell y Darwin". Concluyó que ha ocurrido una subsidencia del archipiélago, que primero atribuyó a la gran cantidad de material expelido de los volcanes y después, en una nota al pie de página (p. 42) de la última edición (1890), al depósito de materiales provenientes de las erupciones volcánicas.¹⁰

Vale resaltar dos puntos: 1) En *The Malay Archipelago*, Wallace atribuyó los cambios en la disposición de tierras y mares solamente a movimientos verticales de pequeña escala. Ya no hizo referencia a grandes subsidencias o elevaciones de los océanos. Las áreas de tierra emergida pueden aproximarse entre sí por levantamientos de piso oceánico somero así como por un aumento en la depositación de material en los bordes continentales producido por actividad volcánica; 2) existe una relación directa entre profundidad del océano y tiempo de aislamiento.

Wallace de nuevo expuso el caso de las Célebes, destacando que a pesar de la posición central de este grupo de islas en el archipiélago, entre las Filipinas, Borneo, las Molucas y las islas del grupo Timor, inesperadamente no concentra toda la riqueza del archipiélago, sino que por el contrario, son pobres en sus producciones naturales y contienen una alta proporción de formas endémicas. Su marcada individualidad y las relaciones inesperadas que muestran sus formas peculiares con regiones distantes resulta de lo más sorprendente. También mantuvo la interpretación que ya había dado a estos singulares hechos de distribución en su trabajo sobre la zoogeografía del archipiélago (Wallace, 1860): las Célebes constituyen un grupo muy antiguo y su alto grado de individualidad implica una diferenciación que

10 A este respecto, se ha señalado que si bien las ideas geológicas sustentadas por Wallace actualmente ya solo son de interés histórico, sus ideas biogeográficas siguen siendo discutidas (Michaux, 2000).

llevó mucho tiempo. Incluso volvió a referirse al mítico continente de Lemuria, ideado por Sclater, para explicar la notable distribución de los lemúridos, que se distribuyen en Madagascar, África, la península de la India y el Archipiélago Malayo. Sin embargo, es de destacar que en el pie de página de la décima edición (Wallace, 1997 (1890): 318) se retracta abiertamente, afirmando que postular la existencia de Lemuria es innecesario y remitiendo al lector a la explicación que había dado en su libro *Island Life* (Wallace, 1880).

Cuando escribió su gran obra sobre la zoogeografía insular, Wallace ya había virado completamente en sus concepciones. Allí se refiere a Lemuria como un 'supuesto' continente, cuya hipotética existencia no explica los hechos actuales de distribución, pues además de lemúridos, vivérridos e insectívoros, África y el sur de Asia deberían compartir otros grupos, como monos, ardillas, antílopes, venados, zorros y osos. En todo caso, tendría que haber existido antes de que aparecieran los grupos superiores de mamíferos, quizá en el Mioceno temprano. La explicación que dio Wallace en la última versión de su modelo fue que los grupos compartidos entre Madagascar y el sur de Asia llegaron del norte, del mismo modo en que llegaron varios grupos superiores, los cuales ya existían al menos desde el Mioceno tardío en Europa, que entonces gozaba de un clima subtropical (Wallace, 1902: 424). En el caso de las aves de afinidad surasiática que habitan el oriente de Madagascar, exploró la posibilidad de que llegaran vía islas intermedias entre África y el sureste asiático, ahora subsumidas, de cuya existencia antigua como evidencia había quedado una serie de bancos arrecifales someros separados por grandes profundidades. En este libro, que fue su último trabajo importante sobre biogeografía, la hipótesis de Lemuria le parecía a Wallace tanto insuficiente como innecesaria para explicar los hechos actuales de distribución, siendo:

a good example of the survival of a provisional hypothesis which offers what seems an easy solution of

a difficult problem, and has received an appropriate and easily remembered name, long after it has been proved to be untenable. (Wallace, 1902: 427).

Sin embargo, a pesar de las aclaraciones *a posteriori* de Wallace, insertadas como pies de página, *The Malay Archipelago* sigue siendo una crítica contra la explicación dispersionista. Después de analizar la fauna de Sumatra razonó que, con excepción de los murciélagos, no podrían haber llegado por dispersión otros mamíferos, como monos, roedores e incluso carnívoros, pues aun en el caso de los que son grandes nadadores, como los osos, el admitir tantos casos de dispersión resulta francamente excesivo frente a la hipótesis más simple y más sencilla de una antigua unión entre las islas de la Sonda y el continente asiático. Su conclusión fue clara:

Parece que estos hechos afirman con absoluta certeza que en algún período anterior ha habido una conexión entre todas estas islas y el continente y el hecho de que la mayoría de estos animales comunes a dos o más de las islas muestre poca variación o ninguna, sino que con frecuencia son absolutamente idénticas, indica que la separación debió ser reciente en términos geológicos, es decir, no anterior al nuevo Plioceno, cuando los animales terrestres comenzaron a asimilarse a los que existen en la actualidad. (Wallace, 1997 (1890): 174-175).

Ni siquiera la distribución de los propios murciélagos, que son los mamíferos con mayor capacidad de alcanzar islas lejanas, puede explicarse por dispersión, ya que si ésta fuera la causa, se esperaría "una uniformidad de especies casi perfecta en toda la región" (Wallace, 1997 (1890): 175), lo cual no ocurre, pues cada isla presenta especies de murciélagos casi tan distintos como los demás grupos de mamíferos. Por tanto –concluyó Wallace– la única causa suficiente de la distribución orgánica en el archipiélago es que haya habido una conexión antigua de todas las islas de la Sonda

con el continente. Para ello bastaría con que hubiera ocurrido una elevación de tan sólo 300 pies.

Cuando comparó la mastofauna de las tres islas mayores de la porción indomalaya, Sumatra, Java y Borneo, citó varios casos de especies de mamíferos (elefante, oso, tapir) que son comunes a Sumatra y Borneo pero no se encuentran en Java. Aún más, destacó que este patrón se presenta en diferentes grupos, incluidos mamíferos, aves e insectos. Sin embargo, el tigre se encuentra en Sumatra y Java pero no en Borneo y esta excepción a la regla la explica por dispersión (ya antes Lyell había consignado la gran habilidad natatoria de los tigres) o bien por su posible extinción en Borneo. De cualquier forma, queda claro que es el cambio geológico y no la dispersión lo que "explica la distribución activa de la vida animal en estos países, distribución que muchas veces presenta fenómenos tan extraños y contradictorios que, si no se toman en cuenta esos cambios, no podemos siquiera imaginar cómo ha podido tener lugar." (Wallace, 1997: 182). Resulta así que durante la primera parte de su viaje al Archipiélago Malayo, Wallace veía a la dispersión como un proceso subsidiario, al que sólo recurrió para explicar los casos que se salían del patrón general¹¹.

En *The Malay Archipelago* también se mantuvo la refutación a la tesis del determinismo ecológico de corte linneano (Llorente *et al.*, 2000), repitiendo casi textualmente lo que había dicho en *On the physical geography...* (Wallace, 1863), como puede apreciarse en el siguiente párrafo:

Hay que destacar además –y se trata de un punto muy interesante relacionado con las teorías sobre la dependencia de las formas especiales de vida, respecto

11 Un siglo después, los biogeógrafos vicariancistas (*v. gr.* Nelson y Platnick, 1984) verían a la dispersión y a la extinción como factores de 'ruido' biogeográfico, que podían enmascarar el reconocimiento de patrones biogeográficos.

a las condiciones externas— que esta división del archipiélago en dos regiones, caracterizada por una sorprendente diversidad en sus productos naturales, no corresponde de ningún modo a las principales condiciones físicas o climáticas de la superficie. La gran cadena volcánica atraviesa ambas partes y no parece producir ningún efecto en la integración de los productos de ambas. Borneo se parece mucho a Nueva Guinea, no sólo en su enorme tamaño y ausencia de volcanes sino en la variedad de su estructura geológica, en la uniformidad de su clima y en el aspecto general de la vegetación selvática que cubre su superficie. Las Molucas son la contraparte de las Filipinas en estructura volcánica, suma fertilidad, selvas frondosas y terremotos frecuentes; y Bali, con el extremo oriental de Java, tiene un clima casi tan seco y un suelo casi tan árido como el de Timor. Aun así, entre estos grupos de islas que se corresponden, contruidos como si siguieran el mismo modelo, sometidos al mismo clima y bañados por los mismos océanos, existen los mayores contrastes posibles cuando comparamos sus producciones animales. La antigua doctrina que defiende que las diferencias o similitudes en las diversas formas de vida que habitan los diferentes territorios se deben a diferencias o similitudes físicas equivalentes en los mismos territorios, en ningún otro caso se encuentra ante una contradicción tan palpable y directa. Borneo y Nueva Guinea, tan parecidas físicamente como pueden serlo dos territorios distintos, son zoológicamente tan extremos como dos polos opuestos; en tanto que Australia, con sus vientos secos, abiertas planicies, desiertos pedregosos y clima templado, produce a pesar de todo aves y cuadrúpedos que están estrechamente relacionados con los que habitan las selvas calientes, húmedas y exuberantes que cubren las llanuras y montañas de Nueva Guinea. (Wallace, 1997: 46-47).

Entonces es la historia geológica y no las condiciones físicas la que explica principalmente los patrones de distribu-

ción orgánica. Apuntó que incluso las razas humanas coinciden con esta línea divisoria, distinguiéndose cada una por características físicas, mentales y morales totalmente distintas: del lado occidental, los malayos; del oriental, los papúas, aunque en el caso de la especie humana, la separación no es tan marcada debido a que el hombre se puede desplazar mejor que los animales y a que las razas superiores tienen el poder de asimilar o desplazar a las inferiores; aquí comenzaba a introducir las premisas de razas o especies dominantes que desplazan a las débiles, como se deducirá a partir del mecanismo de selección natural.

En Java, Wallace quedó impresionado al encontrar que la vegetación del cono extinto del pangerango era notablemente similar a la vegetación europea. Le pareció que ello no podía explicarse por dispersión de las semillas, ni por haber sido transportadas por aves y menos aún por la extravagante idea de las creaciones separadas. Wallace lo explicó por causa del último período glacial, cuando la flora ártica se extendía mucho más hacia el sur. Posteriormente, cuando subió la temperatura, las especies adaptadas a condiciones frías se fueron retrayendo hasta quedar confinadas a la región templada y a las cumbres montañosas de los países meridionales.

Sin embargo, como se verá más adelante, en la última versión de su modelo terminó por explicar las similitudes florísticas de los picos montañosos mediante la dispersión de las semillas y no por los cambios climáticos causados por las glaciaciones. Curiosamente, la ecología de la dispersión y de la colonización fueron sustituyendo los aspectos históricos, fueran climáticos o tectónicos.

Si bien medio siglo antes Augustin De Candolle había establecido la primera clasificación regional de la superficie terrestre con base en la distribución de los grupos vegetales, Wallace consideró que las plantas no son adecuadas para el

análisis biogeográfico. Según él, ello se debe a su gran capacidad de dispersión, que les permite distribuirse de manera más extensa que los animales; además, presentan otro inconveniente mayor: sus relaciones genealógicas son menos conocidas que las de los animales. Wallace propuso entonces otra regla para la biogeografía: los organismos que más se acerquen a las formas superiores de la naturaleza y menos se dispersen, serán más adecuados para delimitar regiones. De aquí que sean los mamíferos y las aves los grupos idóneos. Los insectos, que dependen en mayor grado del clima y la vegetación y que poseen modos de dispersión más eficaces, son menos adecuados para ese fin, aunque no tanto como las plantas, que incluso se mezclan entre regiones adyacentes.

Hay un punto que merece destacarse en estas ideas: en el comentario de Wallace está implícito el reconocimiento de que sólo los grupos restringidos a una región son adecuados para hacer reconstrucciones históricas de la geografía. Es interesante hacerlo notar, pues esta idea supone concebir a las regiones zoológicas como individuos históricos *sensu* Hull (1975)¹² y contrasta con la que sostuvo posteriormente al concebirlas como meras construcciones artificiales, convenientes para propósitos didácticos.

Al referirse a la estrecha relación entre las aves y los mamíferos de Australia y Nueva Guinea, Wallace denotó con particular claridad su concepción de la clasificación de las regiones biogeográficas en un sentido genealógico, mientras que rechazó el determinismo ecológico según el cual la

12 Los *individuos* se contraponen a las *clases*. Estas últimas se distinguen principalmente por no tener una acotación espacio-temporal y por estar definidas *intensionalmente*, es decir, mediante una serie de atributos que son necesarios y suficientes para pertenecer a la clase; los individuos históricos, por su parte, sí tienen una acotación espacio-temporal y son distinguibles por su singularidad histórica (De Queiroz y Donoghue, 1988), además de tener una definición *extensional*.

distribución espacial de los organismos se explica por las condiciones del entorno:

Cuando tomamos en cuenta la asombrosa disimilitud de ambas regiones en todas las condiciones físicas que alguna vez se supuso que determinaban las formas de vida –Australia con sus abiertas planicies, desiertos pedregosos, ríos secos y clima templado y variable; Nueva Guinea, con sus frondosas selvas, uniformemente caliente, húmeda y siempre verde–, esta gran similitud en sus productos es casi pasmosa y apunta de modo inconfundible a un origen común. (Wallace, 1997: 626).

Wallace reconoció que por muy diversos que sean los efectos del clima y por muy desiguales que sean los medios de dispersión, nunca llegarán a borrar por completo las divisiones naturales.

En síntesis, se puede afirmar que el viaje de Wallace al Archipiélago Malayo fue fundamental para el desarrollo teórico de la biogeografía. Durante los primeros años sostuvo que la explicación de la distribución de los organismos terrestres debe buscarse en los episodios de separación y unión de porciones terrestres, provocados respectivamente por hundimientos y levantamientos del piso oceánico o por cambios paleoclimáticos; en cambio, los episodios de dispersión eran de poca importancia como causa de la distribución espacial de la vida¹³. Estas ideas tienen su expresión más clara en sus trabajos sobre la zoología y la geografía física del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860; 1863) y también se reflejan en buena parte de *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869), con la excepción de las notas y los comentarios en ediciones posteriores, los cuales translucen ya el

13 Dicho de otra manera (inevitablemente presentista), en el tiempo en que Wallace escribía *The Malay Archipelago*, consideraba más importante a la vicarianza que a la dispersión como explicación de los patrones biogeográficos.

abandono de su posición extensionista. Sin embargo, a partir de su artículo sobre las anomalías biogeográficas (Wallace, 1864), cambió sustancialmente su modelo. Al no admitir ya más las extensiones terrestres como explicación de las distribuciones disyuntas, asignaba ahora a la dispersión y a las condiciones físicas una importancia que antes había negado como factores causales de los patrones de distribución orgánica.

Las concepciones más importantes expresadas por Wallace durante su primer etapa en el Archipiélago Malayo son, de manera resumida:

1. La superficie terrestre ha sufrido cambios importantes, principalmente levantamientos y hundimientos. Del estudio de la distribución animal, una conclusión es clara: lo que es ahora tierra antes ha sido mar, y lo que es hoy mar antes fue tierra, y estos cambios han acontecido muchas veces. La posición relativa de mares y continentes puede haber variado sensiblemente a lo largo del tiempo.
2. La tierra y los animales evolucionan conjuntamente.
3. Las formas orgánicas no están distribuidas de manera azarosa, sino en regiones bien delimitadas.
4. La afinidad faunística entre diferentes áreas indica antiguas conexiones terrestres.
5. El patrón actual de distribución terrestre es resultado primariamente de: a) de las barreras que aíslan y de las conexiones que unen; y secundariamente de b) o secundariamente de las capacidades dispersorias de los organismos.
6. Es la historia geológica y no las condiciones físicas la causa de los patrones de distribución.
7. La dispersión es del todo insuficiente para explicar el hecho de que existan regiones de endemismo claramente discernibles; más bien, este fenómeno tiende a desdibujarlas, aunque con poca eficacia.

8. Las regiones biogeográficas son entidades naturales, es decir, válidas para cualquier grupo de animales; los patrones espaciales de distribución de distintos grupos de organismos son coincidentes.
9. La dispersión solo es una explicación válida para: a) los casos aislados que se salen del patrón general; y b) las islas oceánicas, es decir, aquellas que nunca han estado unidas a un continente.
10. El estudio de la distribución orgánica es la clave para la reconstrucción histórica de los cambios que ha sufrido la geografía.

Sin embargo, a partir de su artículo *On some anomalies...* (Wallace, 1864), sus ideas se transformaron notoriamente, pues sostuvo que:

1. La dispersión es un fenómeno fundamental en la conformación de los patrones biogeográficos.
2. Las condiciones físicas también son importantes, en tanto que favorecen la proliferación de ciertos grupos y la extinción de otros.
3. Las capacidades diferenciales de competencia, difusión y adaptación de los distintos grupos de organismos son factores que moldean los patrones biogeográficos.
4. la superficie terrestre ha permanecido esencialmente constante en sus rasgos principales a través de los períodos geológicos.
5. la distribución de muchos grupos de organismos, especialmente los que poseen grandes capacidades dispersorias, no se adapta al sistema de regiones biogeográficas.

Referencias

- Brackman, A. C. 1980. *A delicate arrangement: The strange case of Charles Darwin and Alfred Russel Wallace*. Time Life Books, Nueva York.
- Browne, J. 1995. *Charles Darwin. Voyaging. Volume I of a Biography*. Pimlico, Londres. 605 p.
- Burkhardt, F. (ed.). 1998. *Charles Darwin's letters. A selection 1825-1859*. Canto. Cambridge University Press, Cambridge. 249 p.
- Camerini, J. R. 1993. Evolution, biogeography, and maps. An early history of Wallace's line. *Isis*, 84: 700-727.
- De Beer, G. 1964. *Biology before the Beagle*, pp. 3-10. En: Appleman, P. (comp.). 1970. *Before Darwin: conventional scientific opinion on the fixity of species*. Norton Critical Editions.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue. 1988. Phylogenetics systematics and the species problem. *Cladistics*, 4: 317-338.
- Earl, G. W. 1845. On the physical structure and arrangement of the islands in the Indian Archipelago. *J. Roy. Geogr. Soc.*, 15: 358-365.
- Forbes, E. 1846. On the Connexion between the distribution of the existing Fauna and Flora of the British Isles and the geological changes which have affected their area. *Mem. Geol. Surv. England and Wales*, 1, 336-432.
- George, W. 1964. *Biologist philosopher: A study of the life and writings of Alfred Russel Wallace*. Abelard-Schuman. (ciudad?)
- Hull, D. 1975. Central subjects and historical narratives. *History and Theory*, 14: 253-274.
- Llorente, J.; N. Papavero y A. Bueno. 2000. Síntesis histórica de la biogeografía. *Revta. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(91): 255-278.
- Michaux, B. 2002. En: página web: <http://www.wku.edu/~smithch/index1>.
- Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series No. 119 (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co., Burlington, North Carolina.
- Papavero, N. y J. Llorente (Eds.). 1994. *Principia Taxonomica, Vol. V. Wallace y Darwin*. UNAM, Fac. de Ciencias, México. 147 p.

- Papavero, N., D.M. Teixeira, J. Llorente-Bousquets. 1997. *História da Biogeografia no Período Pre-Evolutivo*. Ed. Pléiade, FAPESP, São Paulo, Brazil. 258 p.
- Sclater, P.L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *Jour. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Sclater, P. L. 1864. The mammals of Madagascar. *The Quarterly Journal of Science*, 1: 213-219.
- Smith, C. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch>.
- Van Osterzee, P. 1997. *Where worlds collide. The Wallace line*. Cornell University Press, Ithaca y Londres. 234 p.
- Wallace, A. R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species. *Ann. Mag. nat. Hist.* 2d. Ser., 16: 184-196 (trad. de Schmidt, W.; A. Bueno y J. Llorente en: Papavero y Llorente (ed.). 1994. *Principia Taxonomica, Vol. V. Wallace y Darwin*. UNAM, Fac. de Ciencias).
- Wallace, A. R. 1857. On the natural history of the Aru islands. *Ann. & Mag. N. Hist. Ser. 2. Vol. xx. Suppl.* pp.
- Wallace, A. R. 1858. Note on the Theory of Permanent and Geographical Varieties. 1858. *Zoologist*, 16: 5887-5888.
- Wallace, A. R. 1859. Letter from Mr. Wallace concerning the Geographical Distribution of birds. *Ibis*, I(4): 449-454. En: C. Smith. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch>.
- Wallace, A. R. 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Proc. Linn. Soc. (Zool.)*, 4: 172-184.
- Wallace, A. R. 1863. *On the physical geography of the Malay Archipelago*. *J. Roy. Geogr. Soc.*, 33: 217-234.
- Wallace, A. R. 1864. On some anomalies in Zoological and Botanical Geography. *Edinburgh New Philos. Jour.*, 19: 1-15.
- Wallace, A. R. 1867. The reign of law. *Quart. Jour. Sci.* 4(16): 471-488.
- Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago: The land of the Orangutan and the bird of paradise*. Macmillan, Londres.
- Wallace, A. R. 1870. *Contributions to the Theory of Natural Selection. A series of essays*. Macmillan & Co., Londres & Nueva York. 384 p.
- Wallace, A. R. 1902. *Island Life*. (3a. ed.). MacMillan and Co., Londres. 545 p.

Wallace, A. R. 1997 (1890). *Archipiélago Malayo*. (Versión al español de Isabel Vericat). Colección Cien. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México. 669 p.

CAPÍTULO III

LA CONSOLIDACIÓN DEL MODELO PERMANENTISTA, *THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF ANIMALS*

Ya convertido al permanentismo, Wallace escribió su obra clásica de biogeografía, *The geographical distribution of animals* (Wallace, 1876), en la que popularizó las regiones zoogeográficas propuestas anteriormente por Sclater. Darwin pensaba que el desarrollo de un sistema general de la zoogeografía ilustraría excelentemente la gran utilidad de la teoría evolutiva como guía para la investigación científica.

Las regiones zoológicas habían sido un paso muy importante para Darwin en el desarrollo de su teoría. Aunque usó el concepto de regiones e incluso un mapa de las regiones mastozoológicas desde la formulación temprana de su teoría sobre la descendencia, las regiones en sí mismas fueron perdiendo importancia en sus escritos posteriores a *On the origin...* Su interés se dirigió a los procesos de selección natural, el origen de las adaptaciones y el significado evolutivo de ciertos patrones, como las distribuciones alpinas disyuntas, más que en el patrón general de regiones (Camerini, 1993: 717-718). Sin embargo, ahora les volvía a asignar importancia. Disculpándose por no poder llevar a cabo tan ingente trabajo, invitó a Wallace para que realizara una obra general sobre zoogeografía. Desde su aparición, *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876) ob-

tuvo el apoyo irrestricto de Darwin, a pesar de que entre ambos había diferencias respecto a varios puntos de la teoría evolutiva. Darwin la reconoció como una obra no sólo estratégica, sino además brillante, que reforzaba sólidamente la teoría de la descendencia con modificación y constituía la base de todo el trabajo futuro sobre biogeografía. Hooker la calificó como el trabajo más importante sobre distribución, junto con la *Geographie Botanique* de Alphonse de Candolle.

En el prefacio, Wallace declaró que esta obra intenta resumir la información existente sobre los hechos de la distribución y explicarlos con base en las leyes establecidas de la física y del cambio orgánico. Estableció que su interés era el conocimiento de las causas de la distribución actual y pasada, y que el impulso que lo llevó a la realización de ese proyecto, que había permanecido latente durante varios años, fue la persuasión del Prof. Newton, del Dr. Sclater y del mismo Darwin.

Wallace emprendió la revisión de los problemas de distribución orgánica a nivel mundial. Lo acreditaban para esta empresa su enorme experiencia de campo, que incluía el conocimiento directo de Europa, Sudamérica, Malasia y parte de las islas de Australasia, así como la toma directa de datos geológicos. Pero aun con esos antecedentes extraordinarios, no dejaba de ser una empresa formidable. Wallace reconocía que para su realización había enfrentado grandes dificultades, principalmente la escasez de información sobre muchos grupos, la ausencia de trabajos sistemáticos generales y una excesiva confusión en las clasificaciones. Al cerrar el prefacio, Wallace declaró su decidida adhesión al modelo biogeográfico de Darwin, al manifestar la aspiración de que su obra sea la continuación de los capítulos 11 y 12 de *On the origin of species*.

Durante los siete años que transcurrieron entre la publicación de *The Malay Archipelago* (Wallace, 1869) y *The*

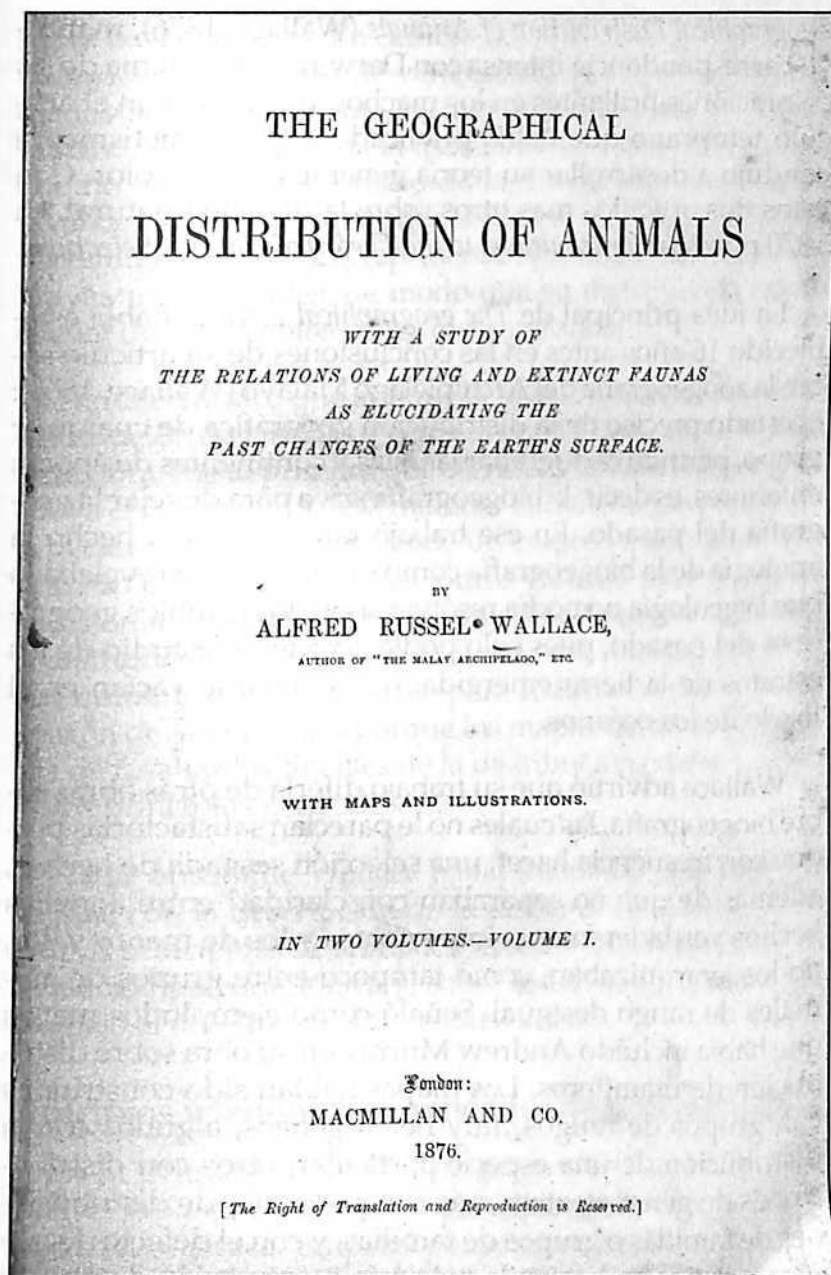


Figura 21. Frontispicio de The Geographical Distribution of Animals.

Geographical Distribution of Animals (Wallace, 1876), mantuvo correspondencia intensa con Darwin sobre el tema de las coloraciones brillantes en los machos, que junto con el artículo temprano que había publicado sobre mimetismo, le condujo a desarrollar su teoría general sobre el color. Con estos dos artículos mas otros sobre la selección natural, en 1870 publicó: *Contributions to the Theory of Natural Selection*.

La idea principal de *The geographical ...* ya la había establecido 16 años antes en las conclusiones de su artículo sobre la zoogeografía del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860): el estado preciso de la distribución geográfica de cualquier grupo, permite cartografiar las islas y continentes de épocas anteriores, es decir, la biogeografía sirve para develar la geografía del pasado. En ese trabajo también había hecho la apología de la biogeografía como disciplina que revelaba lo que la geología no podía resolver sobre los cambios geográficos del pasado, pues solo podía acceder al estudio de los estratos de la tierra emergida, no de los que yacían en el fondo de los océanos.

Wallace advirtió que su trabajo difería de otras obras sobre biogeografía, las cuales no le parecían satisfactorias porque con frecuencia hacen una selección sesgada de hechos, además de que no separaban con claridad entre aquellos hechos verdaderamente importantes y los de menor valor, no los jerarquizaban, como tampoco entre grupos de animales de rango desigual. Señaló como ejemplo los mapas que había incluido Andrew Murray en su obra sobre distribución de mamíferos. Los mapas habían sido construidos con grupos de rangos muy heterogéneos, algunos con la distribución de una especie particular, otros con distribuciones de géneros, otros más con porciones de distribuciones de familias o grupos de familias, y con el defecto de que en ocasiones no hacían la más mínima mención de grupos importantes. En la opinión de Wallace, eso no ayudaba a establecer los fundamentos de la ciencia de la distribución

sobre bases seguras. En cambio advirtió que él solo había trabajado con familias de vertebrados terrestres bien estudiadas taxonómicamente, incluyendo todos sus géneros y tomando en cuenta toda la información disponible. Aclaró que no abordaría el estudio de la distribución orgánica a nivel de especies, porque además de que por su gran número resultaría impráctico, representan las modificaciones evolutivas más recientes, de modo que su distribución no da cuenta de los cambios geográficos pasados.

También aclaró que aunque la revisión sistemática de la distribución de familias y géneros quedó hasta la parte final de la obra, fue lo primero que escribió y la base sobre la que apoya el tratamiento de la materia. Tal aclaración parece ser la declaración de principios de un empirista conciente que primero parte de los hechos 'puros y duros' para construir su sistema. Presentó, además, un esbozo provisional sobre la distribución de los mamíferos extintos y aclaró que tuvo que quitar los mapas, no solo para reducir el costo y la extensión de la obra, sino porque los mapas tienen la desventaja de resaltar los detalles de la distribución en detrimento de los principios generales.

Nadie antes que Wallace había intentado una obra tan amplia, con la descripción de la distribución actual de los grupos principales de animales terrestres, incluyendo la información paleontológica y, sobre todo, nadie lo había hecho bajo el enfoque evolutivo darwiniano.

Principios y fenómenos generales de la distribución

En la primera parte de *The geographical distribution of animals*, Wallace estableció los principios generales de la distribución orgánica. Empezó por retomar la distinción conceptual de De Candolle y dejó asentado que las especies de plantas y animales diferentes no están esparcidas de manera uniforme. A medida que se aumenta la distancia, aun

cuando las condiciones sean prácticamente las mismas, las especies tienen más diferencias. A escala local, las especies cambian según sean los tipos diferentes de suelo o de vegetación. Sin embargo, a una escala espacial más amplia, llamó la atención de que, aunque las condiciones externas sean prácticamente las mismas, los conjuntos de especies sean diferentes (la ley de Buffon). El primer tipo de cambios constituyen las *estaciones* y se dan a escala local; los cambios a escala geográfica son los de los *hábitats*¹. El área total en que habita un tipo particular de animal puede incluir varias estaciones, pero raramente más de un hábitat. Sin embargo, puede haber estaciones tan amplias que incluyan el área de distribución de muchas especies, como las selvas del Amazonas, los desiertos del norte de África, los Andes o los Himalaya. Hay además otra particularidad: a medida que se viaja, se encuentran especies similares a las del área de donde se partió y otras totalmente distintas. Las primeras son las *especies representativas* y las segundas pertenecen a *tipos* distintos. Las primeras representan modificaciones recientes y deben haberse originado en o cerca del área en que ocurren; las segundas representan cambios más antiguos.

If we have been observant during our several journeys, and have combined and compared the facts we have collected, it will become apparent that the change we have witnessed has been of two distinct kinds. In our own and immediately surrounding districts, particular species appeared and disappeared because the soil, the aspect, or the vegetation, was adapted to them or the reverse. The marshes, the heaths, the woods and forests, the chalky downs, the rocky mountains, had each their

1 Aquí es donde Wallace abrevia el término habitaciones, original de Augustin de Candolle (1820). Aunque no menciona de forma directa a de Candolle, es claro que Wallace adopta sus conceptos, probablemente a través de Lyell y hace un cambio menor, contrayendo el término *habitations* por el de *habitats* (con un sentido diferente al que en la actualidad tiene en ecología).

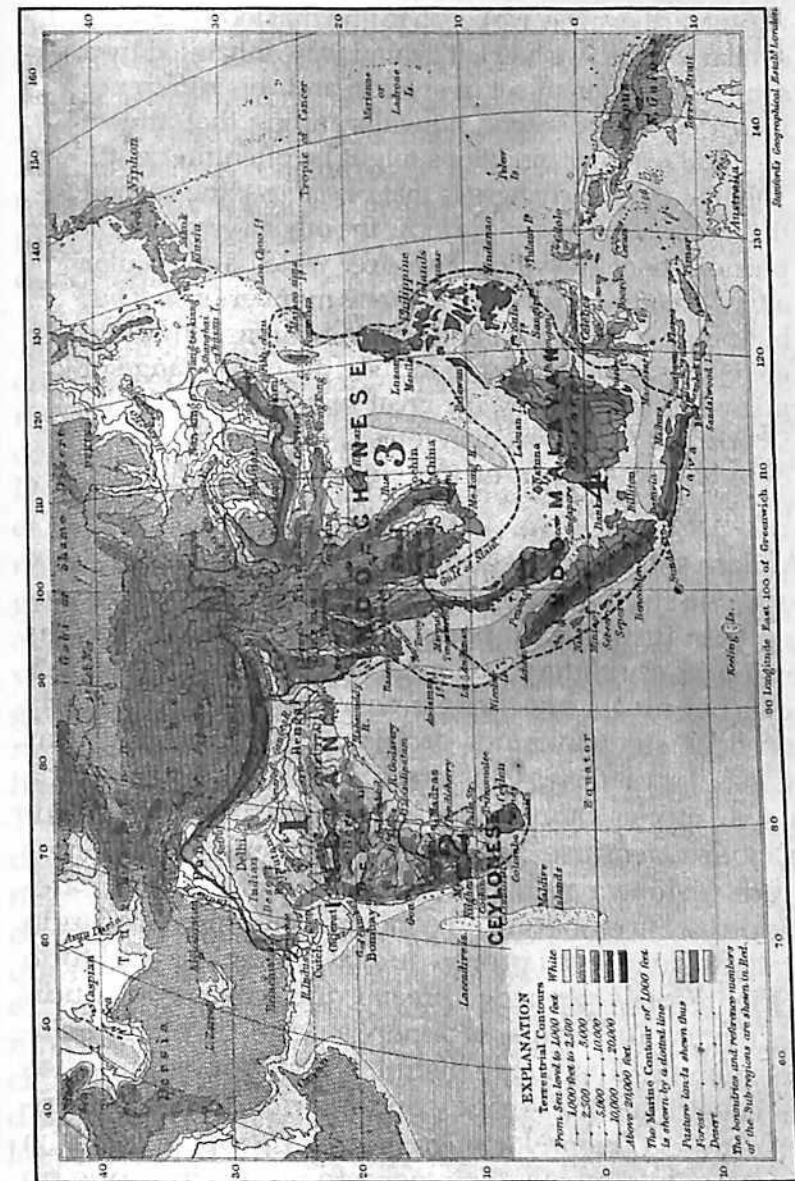


Figura 22. Mapa de la región Oriental según Wallace.

peculiar inhabitants, which reappeared again and again as we came to tracts of country suitable for them. But as we got further away we began to find that localities very similar to those we had left behind were inhabited by a somewhat different set of species, and this difference increased with distance, notwithstanding that almost identical external conditions might be often met with. The first class of changes is that of *stations*; the second that of *habitats*. The one is a local, the other a *geographical* phenomenon. The whole area over which a particular animal is found may consist of any number of *stations*, but rarely of more than one *habitat*. Stations, however, are often so extensive as to include the entire range of many species. Such are the great seas and oceans, the Siberian or the Amazonian forests, the North African deserts, the Andean or the Himalayan highlands. (Wallace, 1876: 4).

Wallace señaló que según una opinión muy antigua y que todavía sostienen algunos, los diferentes tipos de animales están distribuidos por el globo de acuerdo con las diversidades del clima y la vegetación. Reconoció que ciertamente hay muchos hechos a favor de esta creencia. Cada región tiene sus habitantes propios. Las montañas y las marismas, las planicies y los precipicios rocosos, cada una tiene sus especies animales, y si no se indaga con más agudeza, podría pensarse que ésta es causa suficiente de por qué cada región y país tienen sus propios animales y carecen de otros. Sin embargo, un conocimiento más profundo y detallado demuestra pronto que tal creencia es del todo insuficiente, pues se puede apreciar que países con condiciones físicas muy similares tienen, a pesar de ello, poblaciones animales totalmente distintas. Así, por ejemplo, las partes ecuatoriales de África y Sudamérica, el sur de África y Australia o bien Norte América y Europa, cada una tiene faunas totalmente distintas; esto no era más que un rechazo, con mayor evidencia, a la visión linneana de la distribución de las especies.

Es frecuente encontrar especies distintas, aunque relacionadas, a ambos lados de una barrera que impide su migración. Así ocurre, por ejemplo, a ambos lados de los Andes o de las Rocallosas con las especies de aves, mamíferos e insectos. Otras barreras efectivas son los brazos de mar, el clima y la vegetación. Los naturalistas, sostuvo Wallace, finalmente han concluido que las especies surgen por cambios evolutivos lentos y la noción vieja de que cada especie fue creada en el lugar en que habita es cada vez más difícil de sostener.

Al abundar más sobre los principios, Wallace, siguiendo en parte a Lyell y en parte a Darwin, indicó que las características de la superficie terrestre están cambiando lenta y continuamente, acompañadas de un cambio en las especies. De ello resulta que la distribución actual de los animales no es sino el resultado de incontables revoluciones tanto en la naturaleza orgánica como inorgánica y las diferencias más grandes en las producciones de la naturaleza se deben al aislamiento mayor producido por las barreras más efectivas. Por tanto es evidente que el estudio de la distribución geográfica de los animales puede ayudar a develar la historia pasada de nuestro planeta, permitiendo conocer cuáles han sido los rasgos más estables y los más recientes de la Tierra o dónde hubo islas o continentes ahora sumergidos, de cuya existencia no hay más evidencia que las producciones vegetales y animales que migraron a las tierras adyacentes. El estudio de la distribución podría indicar no solo qué tierras se han sumergido, sino dar algún juicio sobre su extensión y el tiempo transcurrido desde que se sumergieron. Otro principio importante para entender la distribución orgánica es considerar el poder de multiplicación y dispersión de los seres orgánicos, así como la naturaleza de las barreras que limitan su extensión.

De lo anterior puede apreciarse que las bases que estableció Wallace pueden resumirse en los principios de De

Candolle y de Lyell. De este último toma la idea del cambio permanente de la Tierra y sus habitantes, aunque a diferencia de Lyell, Wallace discriminó explícitamente entre rasgos mudables y permanentes de la superficie terrestre. Pero ahora Wallace agregó otro principio fundamental: la evolución orgánica que él y Darwin habían propuesto. No hay hasta aquí nada que no hubiera dicho ya en el *Archipiélago Malayo*. Sin embargo, ahora apareció un cambio notable respecto a sus concepciones anteriores, pues hizo un ataque directo a las concepciones extensionistas. Así, razonó que estos principios nos permitirán:

...to see the bearing of many facts in the distribution of animals that would otherwise be insoluble problems; and what is hardly less valuable, will teach us to estimate the comparative importance of the various groups of animals, and to avoid the common error of cutting the gordian knot of each difficulty by vast hypothetical changes in existing continents and oceans – probably the most permanent features of our globe. (Wallace, 1876: 9).

Los medios de dispersión y migración de los animales

El segundo capítulo de *The geographical distribution of animals* comienza planteando el principio malthusiano de la enorme capacidad de multiplicación que tienen los seres vivos. Al usar el mismo razonamiento que había empleado Darwin, Wallace explicó que de no haber un freno, la Tierra quedaría literalmente abarrotada en poco tiempo. Los animales se dispersarían por todas partes debido a que tienen la tendencia a vagabundear y a que han desarrollado medios de dispersión para remontar los obstáculos naturales que se les presentan. Ello lo ilustró con varios ejemplos, como el de los elefantes que pueden trepar por las rocas y escarpadas laderas del monte Adam en Ceilán o los tigres que atraviesan incluso brazos de mar y son capaces tanto de soportar el severo frío de Tartaria como el calor de Bengala.

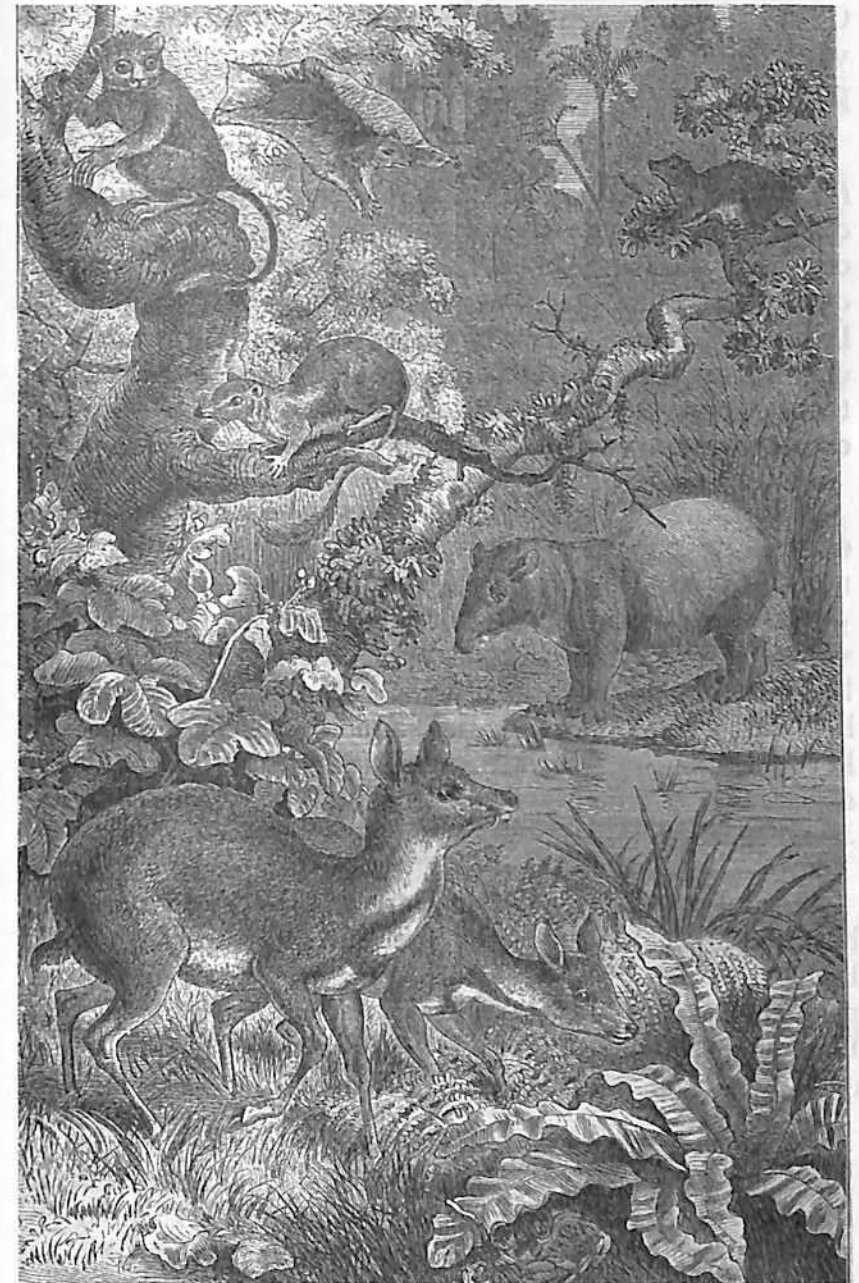


Figura 23. Mamíferos característicos de Borneo.

Ciertamente otros mamíferos están más limitados en sus vagabundeos, como los monos y lemures, que dependen por completo de los espacios arbolados.

Al igual que Lyell en sus *Principles ...* y que Darwin en *On the Origin...*, Wallace destacó las grandes capacidades dispersoras de cuadrúpedos, moluscos, peces e insectos, y consignó casos sorprendentes de dispersión. Refirió un caso que llama la atención por lo insólito: cuando mencionó a las llamadas 'balsas', es decir, porciones de tierra desprendidas de los ríos durante las tormentas, aduce que los árboles erectos que llevan consigo podrían actuar como velas de embarcaciones, propulsándolos a mayor distancia.

Wallace concibió a la migración como una mera exageración del instinto de vagabundear en busca de comida que muestran todos los animales. De esta forma, la dispersión ya no es un acontecimiento fortuito y ocasional, sino el resultado de un instinto natural constante y omnipresente en los animales. No escatimó elogios a Darwin por sus contribuciones al conocimiento de las capacidades dispersoras de los organismos: "We are indebted to Mr. Darwin for experiments on the power of land shells to resist sea water ..." (Wallace, 1876: 31).

Sin embargo, al propio Mr. Darwin le había costado trabajo aceptar a la dispersión azarosa como proceso causal de la distribución orgánica, según se desprende de su correspondencia. Además de la carta ya citada que le envió a J. D. Hooker (en Burkhardt, 1998: 168-169), expresó sus dudas en otra carta dirigida a Wallace años atrás:

One of the subjects on which I have been experimentising & which cost me much trouble, is the means of distribution of all organic beings found on ocean islands; & any facts on this subject would be most gratefully received: Land-Molluscs are a great perplexity to me. (Darwin, mayo 1, 1857, en Burkhardt, 1998: 173).

Cambio geográfico y cambio orgánico

En el tercer capítulo, Wallace presentó argumentos contrarios a las hipótesis extensionistas: dado que la tierra emergida constituye apenas 1/36 del volumen de mares y océanos, es poco probable que en el pasado la cantidad de superficie terrestre haya sido sensiblemente mayor que la actual. En cambio, es posible que gran parte de la tierra haya estado sumergida, lo que habría provocado un mayor aislamiento entre las áreas emergidas. Retomó un argumento fáctico y otro metodológico de Lyell para establecer las premisas permanentistas básicas: 1) los océanos someros casi siempre están cerca de porciones continentales, y 2) es mucho más sencillo suponer modificaciones de tierras y mares sobre la disposición actual que suponer elevaciones o hundimientos de continentes enteros. Con estas bases basta para explicar en general los hechos de distribución orgánica, es decir, la ocurrencia de formas particulares en áreas que actualmente no están aisladas. Ya no requirió entonces especular sobre la existencia de continentes hipotéticos como Lemuria o Pacífica.

Al preguntarse sobre el lugar de origen de los edentados, con representantes en Sudamérica y el Viejo Mundo, Wallace se refirió irónicamente a aquellos que crean continentes para explicar casos de distribución:

...and to those who would create a continent to account for the migration of a beetle, nothing would seem more probable than that a South Atlantic continent, then united parts of what are now Africa and South America. There is however, so much evidence for the general permanence of what are now the great continents and deep oceans, that Professor Huxley's supposition of a considerable extension of land round the borders of the North Pacific Ocean in Mezozoic times, best indicates the probable area in which Edentata types originated, and thence spread over much of the Old World and South America. But while in the latter country it flourished and

increased with little check, in the other great continents it was soon overcome by the competition of higher forms, only leaving a few small-sized representatives in Africa and Asia. (Wallace, 1876: 156).

Wallace confrontaba así al tipo de extensionismo que proponía que partes continentales hoy disgregadas, eran como un rompecabezas que antes componían una sola pieza. No había mecanismo imaginado que llevara a pensar en esos casos.

Después afirmó que la solidez del sistema lyelliano radica en que una misma causa se apoya por diferentes evidencias. Así, la disminución de la temperatura desde el Mioceno está apoyada tanto por evidencia geológica (los depósitos formados por glaciares) como paleontológica (fósiles de organismos adaptados a climas fríos).

Luego consideró diferentes factores que han afectado la distribución de los animales. Un cambio físico desencadena una serie compleja de cambios en clima, vegetación y relaciones entre organismos. Así por ejemplo, en Sudáfrica la mosca tse tse no permite que vivan especies introducidas como ganado, caballos y perros, aunque no afecta a cebras, antílopes ni asnos. Sólo después de conocer el efecto de estos factores, además del registro fósil, se podría determinar el lugar de origen y las migraciones de los principales géneros y familias. Fósiles, barreras, cambios geográficos, asociaciones ecológicas y migraciones eran los ingredientes que Alfred R. Wallace utilizaba en su nuevo modelo geográfico. Bajo el punto de vista de Wallace, el procedimiento para encontrar centros de origen es un asunto complicado². Fue

2 Posteriormente, los biogeógrafos dispersionistas de la primera mitad del siglo XX emplearon con poco rigor metodológico una serie de criterios distintos y a veces incluso contradictorios con el fin de localizar los centros de origen de diversos grupos. Solo por citar algunos, se podrían mencionar el área de máxima diversidad, el área de mayor abundancia, área de individuos de tamaño máximo, áreas indicadas por la convergencia de rutas migratorias y áreas con la mayor frecuencia de alelos dominantes (para mayor detalle, ver Cain, 1944; Bueno y Llorente, 1991)

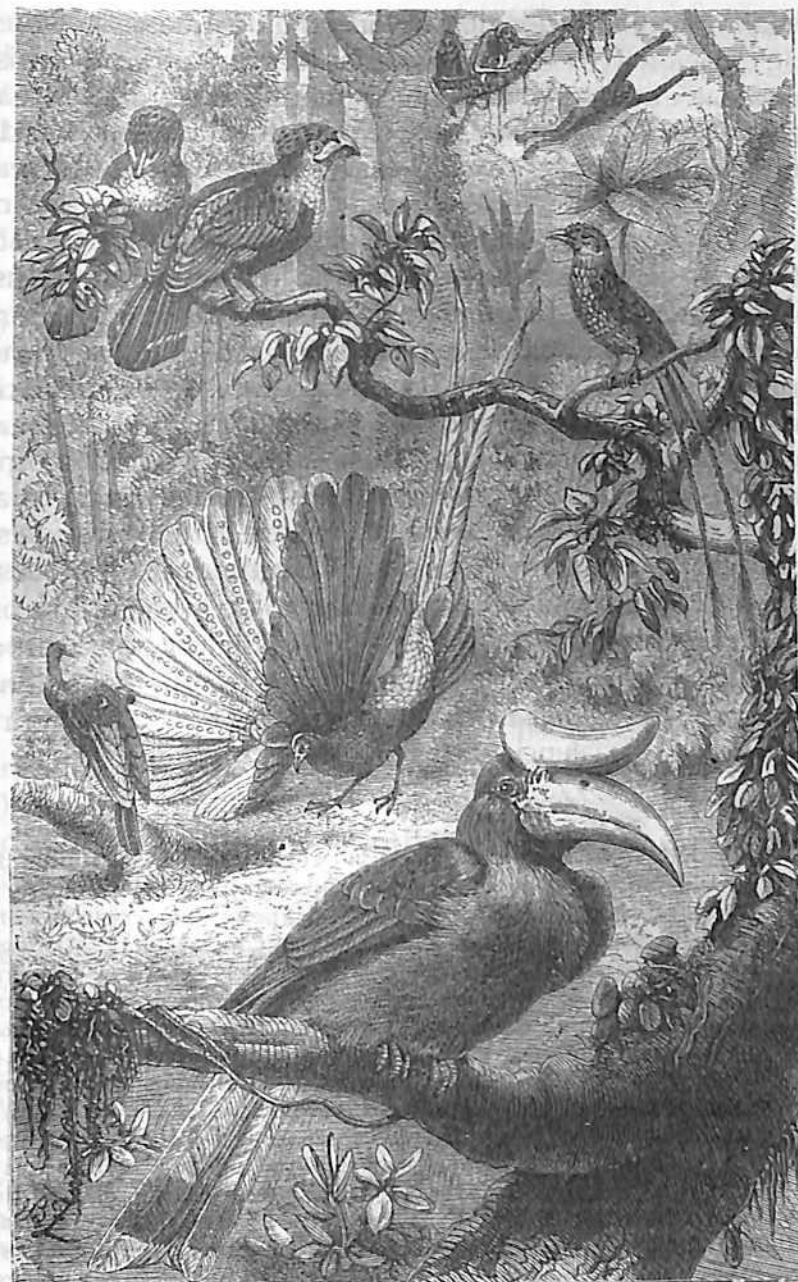


Figura 24. Aves características del bosque Malayo.

Wallace quien racionalizó el concepto de áreas especiales de creación. No es que haya ciertas fuerzas extrañas o misteriosas que operen allí, como sugería Forbes, sino áreas en donde el principio de selección natural ha actuado de manera más intensa. Así, el concepto de 'centro de creación' se convirtió con Wallace en el de 'centro de evolución'. A partir de Wallace, la biogeografía dispersionista llegó a establecer como protocolo de investigación la búsqueda de centros de origen y de rutas de dispersión. Pero el interés de fondo de esta indagación radicaba en un supuesto de la teoría evolutiva que postulaba la existencia de centros de evolución, bajo la premisa de que hay áreas con mayor importancia evolutiva, que han actuado como centros de radiación y suministro de especies. Es en estas áreas de generación y diversificación de grupos donde se ha dado con mayor intensidad y efectividad el proceso evolutivo. Esta tesis se inscribía dentro de la más pura ortodoxia darwinista del modelo de evolución por competencia, según el cual, las especies con mayor capacidad competitiva desplazan a las precedentes en una perenne lucha por la existencia³.

3 Esta idea se ha mantenido hasta las versiones más recientes del dispersionismo. Briggs (1984) hizo una renovada defensa de la importancia que tienen los centros de origen, a pesar de las críticas severas que había sufrido ese concepto (v. gr. Cain, 1944; Croizat et al., 1974). Briggs (1974) arguyó como evidencia empírica a favor de la expansión de faunas dominantes los casos de migraciones en un solo sentido. Su interés, más que descubrir dónde surgieron por primera vez los diferentes taxones, es encontrar aquellas áreas donde ha ocurrido la parte más importante de su historia evolutiva. La localización de esas áreas tendría una importancia relevante para el estudio del proceso de evolución. La tesis de Briggs es que existen diferencias entre los procesos de especiación que ocurren en el centro y en la periferia de las áreas de distribución. La formación de especies nuevas se ve afectada por el tamaño poblacional, relacionado a su vez con la cantidad de variación genética. Los ritmos de especiación son más lentos en las poblaciones grandes y centrales que en las pequeñas poblaciones periféricas, que además tienden a estar aisladas. Sin embargo, las variantes surgidas de manera continua y persistente en las poblaciones grandes son más exitosas.

El interés de Wallace por buscar centros de origen se puede entender como el resultado de su oposición al determinismo ecológico, tan común entre los naturalistas de ese tiempo. Dentro de la historia natural antigua no tenía importancia conocer el país nativo de una especie. Sencillamente se pensaba que cada especie ocurría en las áreas donde había las condiciones físicas para las cuales había sido creada y adaptada. De acuerdo con esta idea, era común que se incluyeran dentro de un mismo grupo a familias diferentes. Por ejemplo, dentro de las aves tropicales se agrupaban colibríes, homeros, tucanes y nectarínidos. Wallace se percató claramente de lo artificioso que resultaban este tipo de agrupamientos y ya desde su temprana expedición a los ríos amazónicos había señalado reiteradamente la importancia de registrar con la mayor precisión posible las localidades de recolecta.

Las regiones zoológicas

Wallace afirmó la necesidad de construir un sistema del arreglo espacial de los seres orgánicos con dos propósitos: 1) proporcionar subdivisiones convenientes, y 2) expresar adecuadamente los resultados de la investigación biogeográfica. De esta forma, al igual que Sclater, Wallace buscó elaborar un sistema de regiones zoológicas que reflejara "...the most natural primary divisions of the earth as regards its forms of animal life." (Wallace, 1876: 52). Ambos naturalistas coincidían en que las divisiones debían hacerse con base en el origen de los grupos, si bien con la diferencia de que mientras para Sclater el origen se explicaba por creaciones separadas de conjuntos de especies permanentes, para Wallace se debía a los procesos naturales de variación y selección. Las clasificaciones que se habían hecho hasta entonces eran de dos tipos: 1) geográficas (por continentes), y 2) climáticas (por paralelos o isotermas). Aunque cualquiera de ellas era mejor que no tener ninguna, razonaba Wallace,

tenían el defecto de no ser naturales, por lo que encubrían los fenómenos más interesantes de la distribución orgánica.

Wallace siempre le reconoció a Sclater el haber elaborado por primera vez una clasificación biogeográfica natural, con base en el conocimiento de las áreas reales de distribución de los grupos más importantes de animales y excluyendo cualquier criterio apriorístico. Sin embargo, ahora entendía que en principio era imposible obtener una clasificación zoogeográfica perfecta, debido a que las causas que habían conducido a las distribuciones actuales eran tan variadas y sus efectos tan complejos, que necesariamente habría anomalías e irregularidades que romperían la simetría de cualquier sistema rígido. Cualquier sistema propuesto en principio sería objetable por dos razones: 1) porque las regiones no pueden tener el mismo rango, y 2) porque no pueden ser igualmente aplicables a todas las clases de animales. Siempre habrá áreas intermedias que posean características de dos regiones bien marcadas, con pocas o incluso ninguna característica propia, y será difícil decidir a qué región pertenecen o bien si constituyen en sí mismas regiones primarias. Puede haber regiones que ahora sean claramente diferentes, pero que en épocas geológicas recientes hayan sido mucho más parecidas entre sí, y por tanto deberían considerarse una única región. Wallace planteó que un método para sortear estas dificultades es hacer divisiones binarias o dicotómicas, de lo más general a lo más particular. Sin embargo, su propósito era hacer la división de las regiones actuales. Si en el pasado hubo otras divisiones distintas, el querer tomarlas en cuenta para la clasificación actual sería completamente impráctico, pues solo produciría confusión.

Principios de clasificación biogeográfica

Wallace ponderó los criterios que desde el punto de vista práctico sería adecuado adoptar para construir una clasifici-

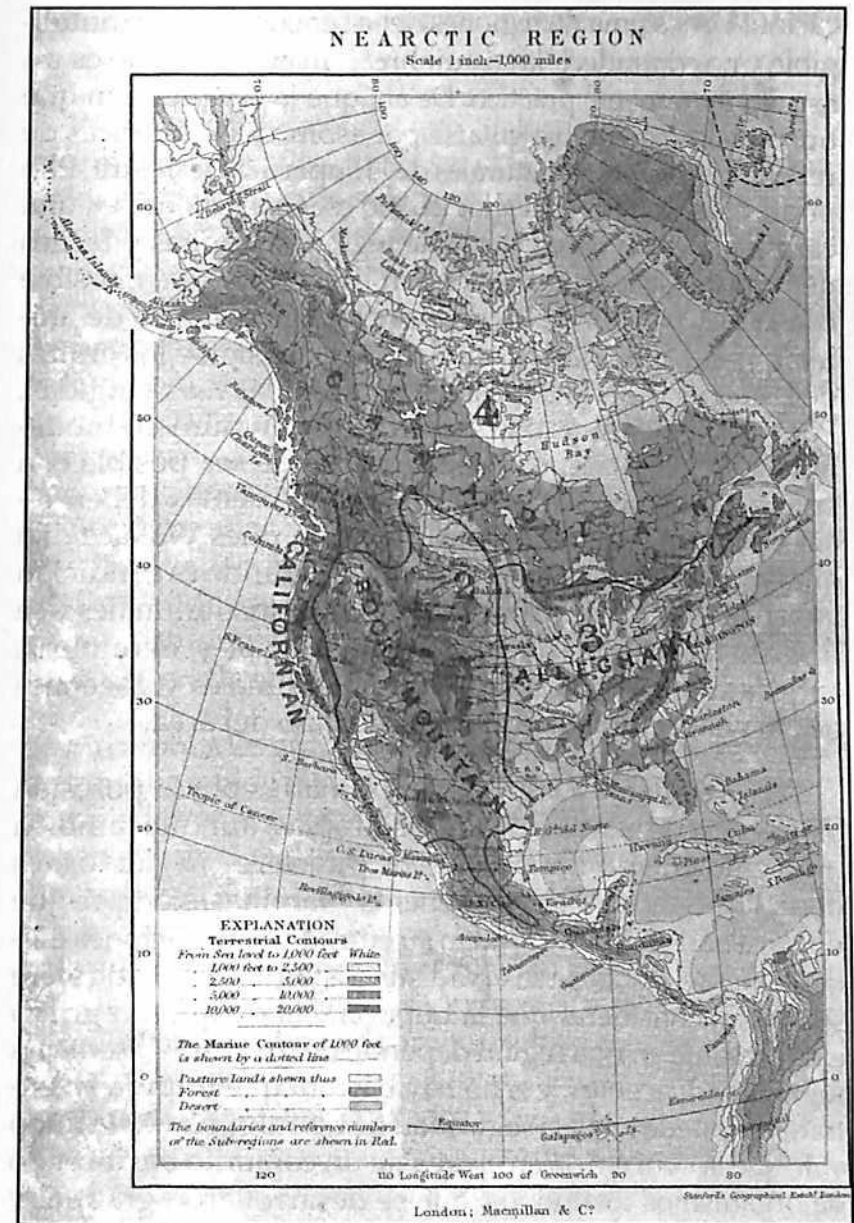


Figura 25. Mapa de la región Neártica según Wallace.

cación. Un sistema de regiones debe ser conveniente, inteligible y no contradecir la costumbre⁴, sin embargo, no es un asunto meramente práctico. De ahí que la clasificación que buscaba Wallace debía guiarse por aspiraciones teóricas de reflejar las divisiones naturales de la superficie terrestre. Ello podía tener sentido genealógico. Lo esencial es que sea una clasificación con un conjunto de regiones amplias y fáciles de recordar, que se correspondan hasta donde sea posible con la distribución de los grupos más importantes de animales; para determinar el número, la extensión y los límites de las regiones sería imposible seguir reglas fijas y rígidas. Por tanto, Wallace razonó, deben ser de un número moderado y deben corresponderse hasta donde sea posible con las divisiones geográficas reconocidas. Además deben tener un tamaño aproximadamente igual, pues Wallace dijo que hay razones para creer que un área grande es condición indispensable para el desarrollo de las formas animales y se ha visto que, siendo otras condiciones iguales, el número, variedad e importancia de las formas animales y vegetales tienen una relación directa con el tamaño del área.

Wallace definió a las regiones primarias por la posesión o presencia de géneros o familias propias, aunque también usó como criterio importante los caracteres negativos, es decir, la ausencia de ciertos géneros y familias, siempre que no haya barreras que impidan su entrada o condiciones evidentemente inadecuadas para su existencia. Esto adquiere sentido al considerar que la importancia de que un grupo esté presente en una región depende de que esté ausente en regiones adyacentes, y si no hay barrera que impida su entrada, se puede tener la seguridad de que alguna vez la hubo y de que la ocurrencia en el área de un conjunto balanceado de organismos distintivos, que se desarrollaron gradual y

4 Llama la atención que razones muy similares iban a aducir los taxónomos evolucionistas para justificar sus sistemas taxonómicos de clasificación; ver por ejemplo Mayr y Ashlock (1991).

lentamente, es ahora la barrera viviente la que mantiene a raya a los intrusos.

Wallace sabía entonces que cualquier sistema de clasificación biogeográfica puede ser objetado por no ser compatible con ciertos grupos de organismos. Ello se debe, según explicó, a las diferentes capacidades de dispersión que poseen, ya sea que se dispersen por sus propios medios o sean dispersados pasivamente. Hay un espectro que va desde los grupos con capacidades prácticamente ilimitadas de difusión, como hongos, líquenes y algunas plantas y animales de agua dulce, que precisamente por ello no tienen interés zoogeográfico, hasta organismos como los perezosos, los lemures y los caracoles terrestres, con capacidades realmente muy limitadas para alcanzar áreas nuevas y establecerse en ellas. Wallace reconoció, al igual que lo habían hecho antes De Candolle y Lyell, que los grupos de amplia distribución o cosmopolitas son irrelevantes para develar la historia de la geografía terrestre.

En cambio, los grupos más adecuados para mostrar los cambios que ha tenido la superficie terrestre también serán los más apropiados para definir las regiones zoológicas. Tales grupos deben cubrir el requisito de tener un buen registro fósil en el Terciario, para que puedan mostrar los cambios más recientes que han ocurrido en la superficie de la Tierra. Se requiere además que no se dispersen frecuentemente de manera accidental, ya que si estuvieran dispersos por muchas áreas, no permitirían descubrir las barreras que existieron en el pasado. Así también, deben ser grupos lo suficientemente organizados como para estar bien adaptados y no depender totalmente de otros grupos. Finalmente se requiere que sean grupos bien conocidos, con relaciones taxonómicas bien entendidas y representadas en una clasificación.

Wallace concluyó que el grupo de los mamíferos cubría todos estos requisitos. Las regiones formadas con base en la

distribución de este grupo de vertebrados mostrarían las características más permanentes de la geografía física, de la cual depende fundamentalmente la distribución de todas las formas de vida. Las discrepancias de distribución que pudieran mostrar otros grupos serían explicables por sus medios accidentales de dispersión o por condiciones especiales que afectan su perpetuación y mantenimiento en localidades particulares.

Lo que parece estar proponiendo Wallace son regiones que conceptualmente están definidas por su historia*, aunque operativamente se distinguen tanto por rasgos positivos, es decir, por ciertos grupos presentes, como por notas negativas, es decir, ciertos grupos ausentes. La dispersión es entonces un 'ruido' que enmascara la historia de las áreas. Wallace suponía que si cada especialista formara regiones zoológicas según el grupo de su especialidad, como lo había propuesto Sclater, no se llegaría a un sistema comprensible, adecuado ni completo. Por ejemplo, si un entomólogo hiciera sus divisiones con base en la distribución de escarabajos longicornios, los cuales dependen de la madera en putrefacción, seguramente encontraría que no se corresponden con las divisiones de otros grupos de escarabajos, como los Scarabaeidae, que dependen de los mamíferos herbívoros, ni tampoco con las distribuciones de los Carabidae y Staphylinidae, que viven en regiones más yermas. Si cada especialista formara sus propias regiones según la distribución de su grupo, no se lograría nada que fuera de alguna utilidad, sino que se obtendría más bien un sistema demasiado complejo que únicamente mostraría los hechos crudos de la distribución.

* Wallace al igual que Darwin no lograron discernir los diferentes componentes de la historia evolutiva o filogenia que generaban distintos tipos de relaciones: genealogía, divergencia, polaridad o dirección evolutiva, etc.



Figura 26. Escenario con aves características de la cuenca superior del Amazonas.

Con estas afirmaciones, la declaración que había hecho Wallace en el prefacio, sobre la necesidad de apegarse estrictamente a los hechos, parece quedar en entredicho. Resulta que los hechos no hablan por sí mismos, o al menos no son suficientes para hacer inteligible una clasificación de las regiones zoológicas. Los hechos desnudos requieren ser interpretados bajo principios teóricos, aunque también es necesario que las regiones sean aceptadas, al menos en parte, de manera convencional para evitar una confusión generalizada. Propuso para ello que las regiones fueran determinadas con base en la distribución de mamíferos y complementadas con la de otros vertebrados en aquellos casos que existieran lagunas de información.

Wallace hizo una revisión crítica de propuestas anteriores sobre clasificación zoológica. Citó el trabajo de Huxley, quien había propuesto una división en dos hemisferios, Arctogea en el norte (que incluía a África) y Notogea en el sur, arguyendo que las regiones Neártica, Paleártica, India y Etiópica se asemejaban más entre sí que cualquiera de ellas con Australia o Sudamérica. También había sugerido elevar a Nueva Zelanda al rango de una región primaria, al mismo nivel de Australasia, lo cual justificaba por el alto número de peculiaridades zoológicas que poseía; también refirió la clasificación propuesta por Andrew Murray, que incluía cuatro regiones basadas en la distribución de mamíferos, y que básicamente difería de la Sclater en que unía a América del Norte y América del Sur en una sola región Americana; la de Blandford, quien refutó la región India de Sclater, argumentando que la fauna de la India Británica había derivado de la africana; la de E. Blyth, con siete divisiones primarias y 26 subregiones; finalmente refirió la clasificación de Allen, basada en una supuesta 'ley de la distribución circumpolar de la vida'.

Wallace hizo una discusión más o menos minuciosa sobre estos trabajos. Opinó que algunas de las propuestas eran

inconvenientes porque definían áreas sin relación con las divisiones geográficas usuales o bien porque se formaban por áreas discontinuas; otras elevaban un archipiélago, como la Polinesia o incluso una isla, como Nueva Zelanda, al mismo rango que un continente (como antes lo había hecho Alphonse De Candolle); otras más no tienen siquiera mamíferos distintivos. Concluyó que ninguna de estas propuestas superaba la de Sclater.

Las razones que dio para adoptar las seis regiones de Sclater fueron: que tienen la ventaja de ser aproximadamente del mismo tamaño y con límites definidos de manera sencilla, lo que facilita el recordarlas. Otros sistemas proponían regiones que se interpenetran o que se extienden por tres cuartas partes de la superficie terrestre e incluso llegan a incluir áreas antípodas, por lo que las consideraba inconvenientes. Admitió que las regiones de Sclater no son todas exactamente del mismo rango y que algunas están más aisladas y caracterizadas por formas más peculiares que otras, aunque se acercan más a ser equivalentes en rango que cualquier otro sistema de clasificación que se haya propuesto. Además, en cuanto a igualdad geográfica, unidad o compactación y facilidad de definición, las regiones de Sclater eran claramente superiores.

Sobre las divisiones que propuso Allen, con base en un criterio climático, Wallace comentó que su llamada 'law of the distribution of life in circumpolar zones', referente a que la diversidad se incrementa de norte a sur, se aplica a generalidades y aspectos secundarios de la distribución*, pero no a los hechos biogeográficos más relevantes, como la limitación de grupos y familias a ciertas áreas. Hay que hacer notar que la crítica fuerte que hace Wallace al sistema de Allen es de fondo y va dirigida contra las clasificaciones

* Temas que hoy son tan importantes en los estudios de biodiversidad y macroecología.

ecológicas, que se basan en el modo de vida pasando por alto la historia geográfica y la genealogía de la vida:

The author continually refers to the 'law of the distribution of life in circumpolar zones', as if it were one generally accepted and that admits of no dispute. But this supposed 'law' only applies to the smallest details of distribution – to the range and increasing or decreasing numbers of *species* as we pass from north to south, or the reverse, while it has little bearing on the great features of zoological geography – the limitations of groups of *genera* and *families* to certain areas. It is analogous to the 'law of adaptation' in the organization of animals, by which members of various groups are suited for an aerial, an aquatic, a desert, or an arboreal life, are herbivorous, carnivorous, or insectivorous; are fitted to live underground, or in fresh waters, or on polar ice. It was once thought that these adaptive peculiarities were suitable foundations for a classification, - that whales were fishes, and bats, birds; and even to this day there are naturalist who cannot recognize the essential diversity of structure in such groups as swifts and swallows, sun-birds and humming-birds, under the superficial disguise caused by adaptation to a similar mode of life. (Wallace, 1876: 67).

En conclusión, Wallace quiso utilizar como criterio principal para formar las regiones la historia de las áreas, caracterizadas por el número de grupos propios que poseen, aunque también admitió los caracteres negativos (la ausencia de grupos). En ese sentido, *The Geographical Distribution of Animals* es esencialmente una amplia argumentación a favor de la realidad de las divisiones primarias, distinguibles por sus producciones características y que son resultado de una historia particular*. Redujo la terminología simplemente

* La biogeografía que Wallace proponía finalmente se podía reducir a una visión estadística que daba cierto peso a los componentes propios, pero no a la genealogía. Podría verse como equivalente a la formación de grupos parafiléticos que se forman al sustraer por amplia divergencia a algunos grupos.

a regiones y subregiones, aclarando que las primeras son las únicas naturales y las segundas se establecen por mera conveniencia. Las propiedades faunísticas que definen a las regiones resultan de períodos de aislamiento, y el hecho de que haya formas compartidas entre regiones, como por ejemplo entre la Paleártica y la Etiópica, refuerza su particularidad, pues a pesar de que después del aislamiento hubo intercomunicación e inmigración, ello no ha sido suficiente para borrar su identidad propia.

Finalmente Wallace presentó su clasificación, ordenada en 24 subregiones, cuatro por cada región, número además muy conveniente para su presentación tabular (ver Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Regiones y Subregiones de Wallace (1876)

Regiones	Subregiones	Observaciones
I. Paleártica	1. Norte de Europa	Transición con la Etiópica
	2. Mediterránea (o sur de Europa)	
	3. Siberia	
	4. Manchuria (o Japón)	
II. Etiópica	1. Este de África	Transición con la Paleártica
	2. Oeste de África	
	3. Sur de África	
	4. Madagascar	
III. Oriental	1. Indostán (o India Central)	Transición con la Etiópica
	2. Ceilán	
	3. Indochina (o Himalaya)	
	4. Indomalaya	
IV. Australiana	1. Austromalaya	Transición con la Oriental
	2. Australia	
	3. Polinesia	
	4. Nueva Zelanda	
V. Neotropical	1. Chile (o América Templada Sur)	Transición con la Australiana
	2. Brasil	
	3. México (o América Norte Tropical)	
	4. Antillas	
VI. Neártica	1. California	Transición con la Neotropical
	2. Montañas Rocallosas	
	3. Aleganía (o Este de los Estados Unidos)	
	4. Canadá	
		Transición con la Paleártica

Cuadro 2. Riqueza comparativa entre las regiones de Wallace (1876)

Riqueza Comparativa de las seis Regiones								
Regiones	Vertebrata		Mammalia			Aves		
	Familias	Familias propios	Géneros	Géneros propios	%	Géneros	Géneros propios	%
Paleártica	136	3	100	35	35	174	57	33
Etiópica	174	22	140	90	64	294	179	60
Oriental	164	12	118	55	46	340	165	48
Australiana	141	30	72	44	61	298	189	64
Neotropical	168	44	130	103	79	683	576	86
Neártica	122	12	74	24	32	169	52	31

Objeciones principales al sistema de regiones de Wallace

Wallace también incluyó en *The geographical...* las objeciones principales que se harían contra su sistema de clasificación. La primera era que Wallace había incluido a Japón dentro de la región Paleártica, a pesar que la herpetofauna japonesa tenía una marcada afinidad con la región Oriental. Se sabía que las serpientes, un grupo marcadamente tropical, no sobrepasaban los 62° de latitud norte. Wallace dio básicamente la misma explicación que ya había elaborado en su trabajo *On some anomalies in zoological and botanical geography* (Wallace, 1864), suponiendo una primera conexión de Japón con el norte asiático, que daba cuenta de las especies de batracios, aves y mamíferos que habitaban el archipiélago de Japón, así como de la ausencia de serpientes, que no ocurrían en la parte nororiental de Asia, la cual es notoriamente más fría que Europa. Posteriormente Japón se conectó con el sureste de Asia, de donde llegaron las serpientes desde la India. Éstas pudieron establecerse porque encontraron un área desocupada, mientras que los mamíferos, aves y batracios, que también habían llegado desde la India, se encontraron en Japón con una fauna paleártica bien establecida que resistió la invasión. De esta manera podía explicarse el hecho notorio de que solo las serpientes tuvieran un carácter tropical dentro de la fauna japonesa y se justificaba la inclusión de Japón en la región Paleártica.

También discutió de nuevo el caso problemático de los insectos de Sudamérica, que le había hecho notar Henry W. Bates. Algunas especies de la parte templada de Sudamérica tenían más afinidad con la región Australiana, especialmente con Tasmania y Nueva Zelanda, que con la entomofauna tropical propia de Sudamérica. Ello contradecía que la región Neotropical, compuesta por el sur de México, las Antillas, América Central y toda Sudamérica fuera una división natural. Ya anteriormente Hooker (1844-1860) había encontrado relaciones similares al estudiar la flora del hemisferio austral. Al abordar este caso problemático, Wallace señaló que había casos como el de algunas islas del Archipiélago Malayo donde se presentaban mezclas de razas de diferente origen en las que predominaban los elementos alóctonos. Sin embargo, en esos casos, el criterio adecuado para asignar dichas áreas dentro del sistema de regiones biogeográficas era el de considerar las especies más antiguas por ser éstas las especies aborígenes. Los estudios geológicos mostraban que la región templada de Sudamérica era más reciente que la tropical, de modo que sus primeros pobladores se difundieron desde la región tropical que ya existía. Por esa razón las aves, reptiles y mamíferos de la porción austral templada sudamericana no eran sino modificaciones o especies representativas de sus contrapartes tropicales. En cambio, el caso difícil de la entomofauna podía explicarse por la dispersión de poblaciones provenientes de la región Australiana. Grupos como insectos y plantas, con medios de dispersión tan eficientes, pudieron transportarse hasta Sudamérica y colonizarla, llegando con el tiempo a desplazar a las especies originales. Con recurso de las entomofaunas ancestrales, Wallace salvaba el estatus ontológico de la región Neotropical. Vale la pena hacer notar que siguió recurriendo a la dispersión sólo en los casos problemáticos que se salían del patrón general, aunque ahora ya no consideraba que tenía un efecto insignificante, como antes lo planteaba.

Quedaba por resolver un caso todavía más difícil: el de los marsupiales neotropicales relacionados con los australianos. Dado que los mamíferos no podían dispersarse a menos que hubiera una extensión terrestre, Wallace razonó que su presencia en Sudamérica no se podía explicar por migración a gran distancia, como en el caso de insectos y plantas. Al igual que en su artículo sobre las anomalías de la distribución (Wallace, 1864), desechó entonces la hipótesis de una extensa conexión terrestre en el pasado, porque si hubiese existido habría permitido el paso tanto de otros marsupiales como en general de cualquier clase de vertebrados terrestres, no tan solo de un grupo particular de marsupiales. Tendría que haber muchos grupos en Sudamérica que mostraran afinidades con la fauna de la región Australiana, lo cual no ocurría. Apareció entonces la explicación que se volvería paradigmática en la biogeografía dispersionista: los marsupiales se originaron en el norte, desde donde se distribuyeron por toda la Tierra. Así lo indicaba el hallazgo de restos fósiles de estos antiguos mamíferos en el Eoceno de Europa; a esta explicación va a recurrir frecuentemente. Su implicación directa es que las formas nuevas se originan en el norte y que mediante oleadas sucesivas se expanden hacia el sur. Algunas de las formas antiguas sucumbieron ante los grupos nuevos, competitivamente superiores, quedando como relictos en las regiones aisladas del sur.

La idea de oleadas sucesivas de grupos nortños que se difunden hacia el sur requería una geografía estable en sus rasgos generales. Así, le resultó conveniente para su sistema la tesis darwiniana de una superficie terrestre cuyos principales rasgos son permanentes. Por tanto, la distribución actual podía explicarse mediante dispersiones (o 'transmisiones', como a veces las denominó Wallace) a lo largo de las mismas conexiones terrestres que existen actualmente, acaso con modificaciones menores, pero no a través de grandes conexiones hipotéticas, de las cuales no hay evidencia clara. Como complemento del esquema aceptó algunos



Figura 27. Mamíferos característicos del bosque brasileño.

transportes ocasionales a gran distancia. Aquí Wallace le asignó mayor importancia a la dispersión que ocurría de manera gradual y continua, no a la dispersión que salvaba de una vez grandes distancias. Concibió a la dispersión como un proceso principalmente de expansión, al igual que lo había hecho Lyell, quien al hablar de los incesantes cambios que ocurren en la superficie terrestre, razonaba que debían haber causado cambios importantes en las estaciones, extinguiendo localmente a las poblaciones, de modo que solo por las capacidades de migración y expansión de los seres orgánicos, estas áreas se volvían a poblar. Vale recordar que para Lyell, la dispersión se entendía como un proceso cuyo fin no era aumentar las áreas de distribución de los organismos ni mezclar los habitantes de diferentes provincias, sino que servía para evitar las extinciones locales.

Taxonomía y Biogeografía

En la conformación del modelo dispersionista hay un aspecto que merece destacarse. Wallace consideró que ninguna investigación sobre las leyes y causas que determinan la distribución geográfica será satisfactoria a menos que se tenga un conocimiento aceptable de las afinidades entre los grupos. Dedicó el capítulo V de *The geographical...* a argumentar esta idea. Llamó la atención sobre el error al que puede inducir un parecido superficial entre los grupos, produciendo falsas anomalías de distribución. La regla general de la biogeografía es la distribución limitada, mientras que las distribuciones cosmopolitas o indefinidas son la excepción. Así, en principio habría que sospechar de la naturalidad de un grupo si muestra una distribución azarosa⁵. Como

5 Un caso que ilustra este argumento puede encontrarse en Futuyama (1986), autor de un libro estándar del neodarwinismo, en el que refiere el gran problema que anteriormente representaba explicar la extraña distribución de dos géneros de lacertilios de muy poca vagilidad, que se creía estaban estrechamente relacionados, el *Heloderma* (el escorpión o monstruo de

en ese entonces no se había desarrollado un método claro y explícito para establecer relaciones taxonómicas con base en la historia evolutiva (genealogía de los linajes), Wallace tuvo que recurrir a la autoridad de los especialistas, aclarando que en muchos grupos apenas se conocían las afinidades.

La segunda parte de *The Geographical Distribution of Animals* está dedicada a la distribución de los animales extintos. Su objetivo es reconstruir paso a paso los cambios en la distribución de las formas de vida principales y deducir a partir de ellos los cambios físicos que los han causado. Wallace razonó que en esa reconstrucción solo son de interés los fósiles relacionados con las familias y géneros actuales, pues son los únicos que dan información sobre el área de origen. Por esa razón restringió su análisis a los fósiles de mamíferos del Terciario. Descartó a las aves, que son inapropiadas por dos razones, primero, por presentar un registro fósil pobre y segundo, porque sus hábitos vagabundos dificultan el precisar las áreas en que surgieron.

Además de tomar a los fósiles como evidencia fáctica, Wallace se basó en un supuesto teórico para determinar la localidad de origen. Supuso, al igual que Darwin, que los grupos nuevos se originan en el área más extensa, que es donde se presentan las poblaciones más numerosas y, por tanto, las áreas donde existe la mayor cantidad de variación y la mayor probabilidad de que surjan formas nuevas con caracteres que les permitan eludir la competencia con sus predecesores. Wallace admitió que sus hipótesis sobre el lugar de origen de las familias de mamíferos debían tomarse con carácter provi-

Gila), con representantes en las zonas áridas del suroeste de Estados Unidos y en el Estado de Jalisco, México, y *Lanthanotus*, habitante de Borneo. Sin embargo, los análisis taxonómicos posteriores revelaron que la afinidad taxonómica era falsa. Dentro de los enfoques actuales de biogeografía histórica, la biogeografía de la vicarianza (Nelson y Platnick, 1981) exige también hipótesis cladísticas sólidas como requisito previo a la reconstrucción de la geografía del pasado. En cambio la panbiogeografía (Craw *et al.*, 1999) acepta que las relaciones biogeográficas, por sí mismas, sugieren relaciones taxonómicas.

sional, por la carencia de información paleontológica en varias de las regiones zoológicas. También admitió que la determinación del lugar de origen, basada principalmente en los estratos de mayor antigüedad en los que se han hallado fósiles de la familia y en algunos casos también por la mayor diversidad de géneros, es un asunto incierto, pues siempre existe alguna posibilidad de encontrar restos más antiguos en otras áreas. En un trabajo posterior en el que indagaba las áreas de origen de diversos grupos de animales (Wallace, 1879), volvió a expresar el valor relativo de los fósiles. Le pareció obvio que la edad geológica de los restos de cualquier tipo animal en un área dada no son indicio confiable del período de su primera aparición en esa área, ya que mientras que ese grupo no se vuelva más numeroso, habrá poca probabilidad de que sus restos se preserven o se descubran ⁶.

Los centros de origen nortños

Después de hacer una amplia revisión de la información paleontológica, Wallace encontró que con excepción de los camélidos, originarios de Norte América, prácticamente todas las demás familias surgieron en el Viejo Mundo. Declaró en seguida la superioridad de la fauna nortña: todos los principales tipos de vida animal parecen haberse originado en los grandes continentes templados del norte* :

6 A pesar que Wallace se percató claramente de las limitaciones de la información paleontológica, en la literatura taxonómica y biogeográfica posterior era común considerar a los fósiles como la 'prueba dura' para dirimir aspectos filogenéticos y biogeográficos (v. gr. Darlington, 1957; Simpson, 1961; Keast, 1977). Fue hasta el surgimiento del enfoque cladista que se hizo la misma crítica que Wallace había hecho un siglo atrás al uso del criterio paleontológico para determinar estados de carácter ancestrales y áreas de origen (v. gr. Patterson, 1981; Grande, 1985; Ridley, 1986).

* La interpretación que hacía de estos hechos, el origen de los grupos dominantes en áreas grandes y agrestes en el norte concordaba con la deducción que podía hacerse a partir del mecanismo de selección natural. Parecía una solución simple y elegante que concordaba con diferentes tipos de evidencia biogeográfica.

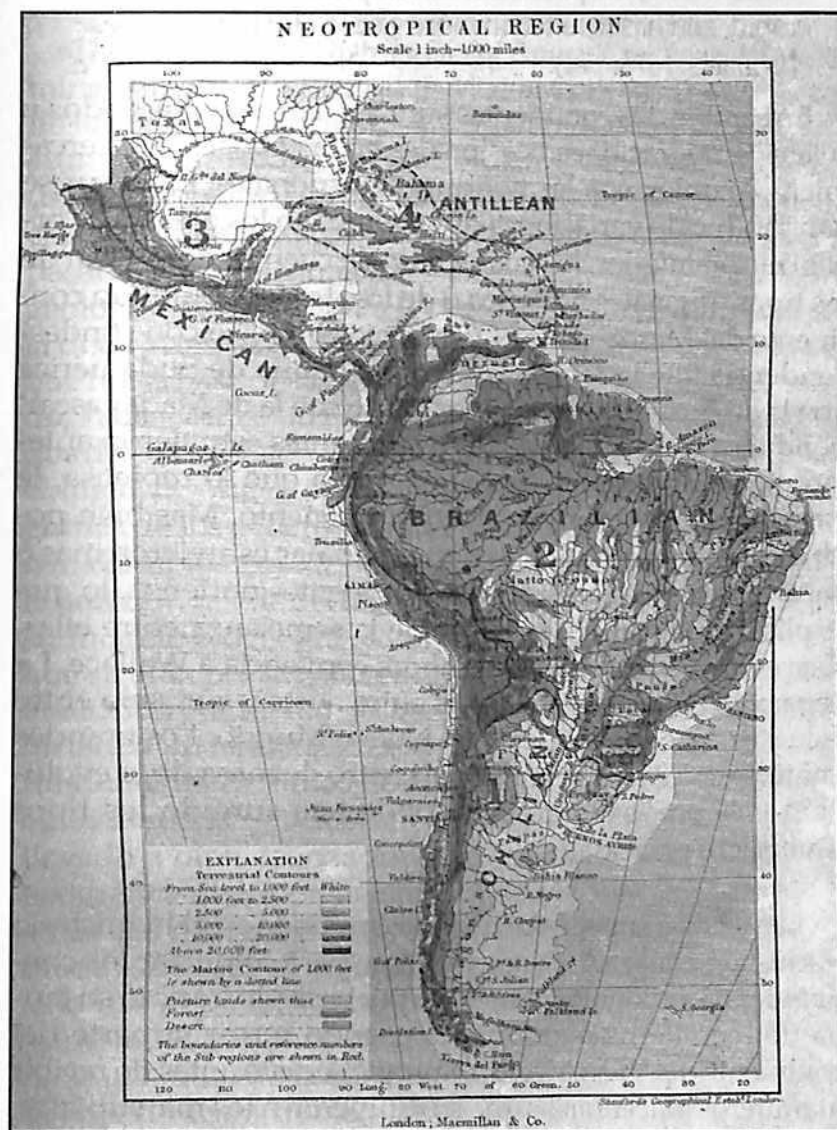


Figura 28. Mapa de la región Neotropical según Wallace.

In the northern, more extensive, and probably more ancient land, the process of development has been more rapid, and has resulted in more varied and higher types. (Wallace, 1876: 174).

En cambio, los continentes sureños han estado aislados y sujetos a migraciones ocasionales en las épocas de acercamiento o unión con las tierras septentrionales. En el sur se han producido variaciones divergentes en los grados de organización inferior, los cuales a fin de cuentas derivaron de los tipos originales norteños o de los de algún antiguo continente del Mesozoico o el Paleozoico. Explicó con condescendencia que la semejanza entre la fauna de Sudamérica con la de Australia, y en menor grado con la de Madagascar, condujo a creer que estas tierras distantes estuvieron anteriormente unidas. Sin embargo, ahora que lo repiensa, le parece una hipótesis con poco fundamento. Más bien podría pensarse que todas las tierras sureñas estuvieron más o menos cercanas a los grandes continentes norteños, lo que explicaría de manera más simple la semejanza entre ellas. Éste es el nuevo modelo que ahora convencía a Wallace. La separación fundamental no es entre norte y sur, sino entre este y oeste, entre el Viejo y el Nuevo Mundo. Los grandes continentes norteños forman el centro de masa de la evolución y es precisamente allí donde han surgido los tipos faunísticos principales.

Las formas superiores de vida, surgidas en el hemisferio norte, han emigrado sucesivamente para colonizar los continentes meridionales. Australia por ejemplo, recibió su fauna de mamíferos marsupiales cuando formaba parte del continente del Viejo Mundo, aunque se aisló antes de recibir mamíferos placentarios que sustituyeron a los marsupiales. Sudamérica, que una vez estuvo aislada de Norte América, desarrolló sus propios perezosos y armadillos y posteriormente se unió con Norte América, enviando sus megaterios al norte y recibiendo grandes gatos y mastodontes en el inter-

cambio. Generaba así escenarios y crónicas que concordaban con sus postulados.

The Geographical Distribution of Animals representó la culminación de los esfuerzos de Wallace por forjar una ciencia de la zoogeografía rigurosa y coherente. También es un resumen admirable de una enorme cantidad de datos distribucionales interpretados bajo una teoría unificada que explicaba los distintos rasgos zoológicos, tanto actuales como pasados, de los continentes e islas con base en la historia geológica, la evolución y la dispersión. Comprometido con la doctrina de la permanencia de los continentes y océanos, que fue la base de las seis regiones zoogeográficas del mundo, Wallace ideó un modelo en el que los agentes ya conocidos de la dispersión animal eran suficientes para determinar el lugar de origen probable y la subsiguiente historia geográfica de los géneros y familias más importantes, sin recurrir a cambios grandes en la geografía física. De acuerdo con lo anterior, puede decirse que Wallace terminó supeditando su modelo biogeográfico a su modelo evolutivo. Parecería que su afán por la coherencia, en especial por la teoría de la evolución por medio de la selección natural, determinó que hiciera a un lado aquellos hechos, aquella evidencia, aquel fundamento científico de verdad por correspondencia que en Sudamérica y sus primeros años en Indonesia lo habían llevado a otras teorizaciones. El estudio de la distribución geográfica de los organismos simplemente no podía desligarse del proceso de evolución, y el proceso evolutivo y el mecanismo que él defendía concordaba con su interpretación nueva de los hechos. Como lo afirmaría en su trabajo sobre la biogeografía de las islas (Wallace, 1880), no había ninguna rama de la Historia Natural sobre la cual la teoría de la evolución hubiera arrojado tanta luz como sobre la distribución geográfica de animales y plantas.

Ya bajo el nuevo modelo (continuidad-vicarianza), Wallace explicó los casos de distribuciones disyuntas no

mediante continuidad terrestre anterior, sino mediante dispersión, competencia y selección natural. Unos años después de *The geographical distribution of animals*, publicó un artículo para refutar a Sclater (Wallace, 1879). Según Sclater, la discontinuidad espacial entre formas genéricas y específicas contradecía el principio evolucionista según el cual la identidad de estructura era, sin excepción, una indicación de que descendían de un ancestro común. Afirmaba además que la distribución de las formas genéricas y específicas se ceñía a un canon de continuidad. Según Wallace, las disyunciones representaban los reductos de géneros que en un tiempo fueron competitivamente exitosos. Estas formas originalmente tuvieron un área de distribución amplia y continua, aunque después fueron desplazadas por otras especies más exitosas. Así, solo quedaron algunas de las especies del género antiguo en ciertos lugares donde la competencia no era tan intensa o donde las condiciones les eran excepcionalmente favorables. Wallace arguyó que en realidad las discontinuidades no son excepcionales, sino que más bien existe una gradación desde la continuidad completa del área ocupada por una especie o por un género hasta casos como el de la urraca azul de España, que tiene una forma representativa en Japón, sin especies relacionadas en toda la enorme extensión que las separa. Si bien se mira, son más comunes los casos de discontinuidad en mayor o menor grado que los casos de continuidad completa. Así, la discontinuidad de muchos géneros y grupos superiores, lejos de ser una violación al curso normal de la naturaleza, como pensaba Sclater, era el resultado inevitable del proceso natural de extinción. Aún más, los procesos de surgimiento, expansión y decaimiento al que se ven sujetas las especies no necesariamente deben cumplir esa secuencia, de modo que algunas especies antes de extinguirse pueden volver a florecer, complicando todavía más los patrones de distribución geográfica.

Ocurre que en casos como el de la urraca azul, que parecen excepcionales y únicos, siempre haya otras especies que

comparten la misma distribución disyunta. Ello sugiere que las condiciones físicas son similares en las áreas disyuntas. Es así que en su nuevo modelo, Wallace reevalúa y pondera el papel de las condiciones físicas. Ya no se requiere explicar las distribuciones discontinuas mediante continuidad previa (puentes o reunión de piezas), sino por expansiones de los géneros, extinción en la porción media del área de distribución y condiciones físicas favorables en los extremos. En el nuevo modelo, las 'anomalías' biogeográficas han sido asimiladas; cuando se interpretan a la luz de la teoría de evolución por selección natural y se postulan o aceptan nuevos escenarios y crónicas posibles, dejan de ser anomalías.

Los casos de formas distribuidas en el occidente de África con especies parecidas en el oriente de África o de Asia, lo explicó básicamente del mismo modo: todas estas formas tuvieron su origen en una fuente común situada en el norte, desde donde se difundieron tanto al suroeste asiático como al oriente de África; después de haberse expandido, fueron extinguidas por nuevas formas norteñas dominantes.

Esta idea del origen común entre los habitantes de los hemisferios norte y sur ya la había manejado Darwin por el tiempo de la publicación de *On the origin...* En una carta que le envió a Hooker, le decía:

The view that I should have looked at a perhaps most probable (though it hardly differs from yours) is that the whole world during the Secondary ages was inhabited by marsupials, araucarias (Mem. -Fossil wood of this nature in South America), *Banksia*, etc.; and that these were supplanted and exterminated in the greater area of the north, but were left alive in the south. (En Darwin, F., 1972: 453).

En el modelo nuevo, se abrió un abanico de explicaciones posibles: la distribución orgánica actual es el resultado de procesos de difusión, dispersión, extinción, condiciones

climáticas y competitividad diferencial. Pero si las áreas de distribución actuales de los diversos grupos de plantas y animales es multicausal, también se abre la perspectiva de explicaciones casuísticas. Cada especie, género, familia, en fin, cualquier taxón, tendría una historia espacial particular.

La explicación que da sobre la distribución de los lemúridos es muy diferente de la que había dado en su trabajo sobre la zoología geográfica del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860). Ya no recurre a continentes hipotéticos hundidos, sino a extinciones en áreas intermedias:

After what has been now advanced, the distribution of the lemurs (which forms Mr. Sclater's fifth case) will offer little difficulty. Every indication points to this being a group of great antiquity, and to its having been once very widely spread. Its still existing remnants are scattered from Sierra Leona to Celebes, and from Natal to Eastern Bengal and South China; and thirteen genera. Still more important is the proof of their extreme antiquity afforded by the recent discovery, in the Eocene deposits of the South of France, of a skull of an unmistakable lemur, allied to one of the still living forms of West Africa known as the 'Potto'; while several other fossils of the same age are also believed to belong to lemurine group. In North America, too, abundant remains have been found in the Lower Eocene deposits, which are believed to be intermediate between lemurs and the South American marmosets. This clear evidence both as to the antiquity and the wide range of the lemurs render it quite unnecessary to postulate any special changes of sea and land to account for their actual distribution. Inhabiting Europe in Eocene times, they were probably spread over the whole northern continent, and would as easily migrate southward into their present habitats as the hedgehogs, the civets, the chevrotains, or the porcupines, which have all a somewhat similar, but far more extensive distribution. Like the Centetidæ, the lemurs find

Madagascar best suited to them, more no doubt from the absence of competitive forms than from any peculiar physical conditions. On the great continents they are usually scarce, and are protected by their nocturnal habits and by frequenting dense forests. They thus continue to survive in the midst of creatures of a higher type and more recent origin than themselves, and, together with the opossums of America and some of the smaller marsupials of Australia, seem to have handed down to us a sample of the forms of life which flourished in the earliest tertiary or even in mesozoic times. (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 7-8).

Wallace elaboró entonces una solución de compromiso, admitiendo solamente cambios verticales de escala fina que, por un lado, no transgrede la tesis permanentista sustentada por Darwin y, por otro, puede explicar anomalías notorias. En este trabajo, Wallace resumió su explicación permanentista. Al referirse a la distribución zoológica y sus anomalías, concluyó:

... it has been shown, I trust, that the only mode of explaining the existing distribution of living things is by a constant reference to those comparatively slight but often important changes of sea and land, which the most recent researches show to be alone probable; and, what is still more important, by recognising the undoubted fact that every group of animals whose distribution is discontinuous is now more or less in a fragmentary condition, and has, in all probability, once had a much more extensive range, to which its present distribution may offer no clue whatever. Who would ever have imagined, for example, that the horse tribe, now confined to Africa and Asia, formerly ranged over the entire American continent, north and south, in great abundance and variety, or that the camel tribe, now confined to Central Asia and the Andean region of South America, formerly abounded in North America, whence in fact our existing camels were almost certainly derived? How

easy it is to imagine that analogous causes to those which have so recently exterminated the horses of America and Europe might have acted in a somewhat different direction, and have led to the survival of horses in South America and Africa, and their extermination elsewhere. Had this been the case, how strong would have been the argument for a former union of these two continents; yet we now know that these widely separated species would be merely the relics of a once dominant group which had occupied and become extinct in all the northern continents (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 9-10).

En síntesis, los casos anómalos de distribución zoológica que tanto habían intrigado a los estudiosos de la distribución orgánica, podían resolverse con base en tres principios generales planteados por Wallace: cambios evolutivos, geográficos y climáticos:

During the evolution of existing forms of animal life, we may picture to ourselves the production of successive types, each in turn increasing in variety of species and genera, spreading over more or less extensive regions of the earth's surface, and then, after arriving at a maximum of development, passing through various stages of decay, dwindling to a single genus or a single species, and finally becoming extinct. While the forms of life are thus, each in turn, moving on from birth to maturity and from maturity to decay and death, the earth's surface will be undergoing important physical changes, which will sometimes unite and sometimes separate contiguous continents or islands, leading now to the intermingling, now to the isolation, of the progressing or diminishing groups of animals. Again, we know that climates have often changed over a considerable portion of the earth, so that what was at one time an almost tropical region has become at another time temperate, and then even arctic; and these changes have, it is believed, been many

times repeated, leading each time to important changes, migrations, and extinctions of animal and vegetable life. It is by the combined effect of these three distinct sets of causes, acting and reacting on each other in various complex ways, that have been produced those curious examples of erratic distribution of species and genera which have been so long a puzzled to the naturalist, but which have now, it is believed, been shown to be the natural and inevitable results of the process of animal development, combined with constant changes in the geography and in the climate of the earth. (Wallace, 1879, en Smith, 2002: 9).

Wallace siguió apoyando el sistema de Sclater hasta el final. En su último trabajo sobre zoogeografía (Wallace, 1894), reafirmó lo que él consideraba la naturaleza esencial así como el propósito y la utilidad de las regiones zoológicas. Conoció al estudio de la distribución geográfica como una parte del estudio del problema de la evolución. Para él, la distribución de los seres organizados sobre la superficie terrestre sencillamente es ininteligible sin la premisa de la evolución. La intención principal del artículo era refutar dos críticas que le parecían no solo erróneas, sino potencialmente destructivas para el avance del estudio de la distribución:

1. Las regiones de Sclater no servían para ilustrar la distribución de todos los grupos de animales terrestres y por tanto se requerían conjuntos diferentes de regiones.
2. Para que un área alcanzara el *status* de región, era condición indispensable que poseyera grupos peculiares de rango superior a género, sin importar el tamaño del área en relación con otras regiones ni la pobreza de su fauna en conjunto.

Wallace hizo notar que la primera crítica implicaba que los especialistas de cada grupo deberían tener su propio sistema de regiones, y que cualquier otro sistema, construido según la distribución de otro grupo diferente, no les sería de

ninguna utilidad. Wallace demostró lo absurdo de esta postura tomando como ejemplo la distribución de los mamíferos, uno de los grupos mejor conocidos. Dentro de ellos, los edentados difieren totalmente de la distribución de los ungulados. En cuanto a los primeros, Sudamérica es más importante que todas las demás regiones juntas; sin embargo, es tan pobre en ungulados que aunque se juntara con Norte América, tendría muy poca importancia en comparación con cualquiera de las otras regiones. Así, el construir un sistema de regiones para cada orden de mamíferos no sólo sería inútil para aclarar los patrones de distribución, sino también para hacer comparaciones. Para Wallace fue claro que sin un sistema de regiones que sirviera como referencia general para todos los naturalistas, simplemente no se podría hacer biogeografía comparada. Ciertamente, el elaborar sistemas de regiones para cada grupo particular cancelaría la posibilidad de encontrar patrones generales de distribución.

Pero no solo por ello carecería de sentido elaborar sistemas particulares de regiones. Desde otro punto de vista práctico, es fácil imaginar lo absurdo que sería tener 50 o 100 sistemas diferentes, cada uno con sus propios nombres y límites. Ello impediría, según Wallace, cualquier estudio inteligente de la distribución orgánica, pues el interés principal e importancia que tiene esta materia deriva de su relación con la teoría de la evolución orgánica:

Laws of distribution can only be arrived at by comparative study of the different groups of animals, and for this study we require a common system of regions and a common nomenclature. (Wallace, 1894, en Smith, 2002: 4).

Los principios de la distribución ya han sido entendidos en términos generales; lo que resta, señalaba Wallace, es explicar las particularidades en los diferentes grupos y explicar las dificultades y anomalías. Las anomalías solo pueden

detectarse mediante la comparación de la distribución de diferentes grupos, mediante un sistema común de regiones.

En síntesis, puede decirse que las regiones de Sclater sirven a tres propósitos principales:

1. Permiten hacer estudios comparativos de la distribución orgánica.
2. Permiten la comunicación entre los naturalistas.
3. Permiten detectar anomalías.

Pero hay que destacar que Wallace no restringió a propósitos meramente utilitarios la ventaja de las regiones de Sclater. En este trabajo postrero las reivindicó como las divisiones naturales de la superficie terrestre, caracterizadas por arreglos particulares de plantas y animales, y definidas por barreras constantes y permanentes.

Como se ha visto en apartados precedentes, a lo largo de su extensa investigación sobre la distribución orgánica, Wallace pasó de asignarle a la dispersión un papel meramente subsidiario hasta considerarla como un fenómeno causal relevante de los 'patrones' actuales de distribución. Aquí, sin embargo, parecía volver a su antigua idea, a la tradición de De Candolle y Lyell, que consideraba a la dispersión como explicación solamente de los casos excepcionales:

Now the only real interest of the study of geographical distribution lies in its giving us a clue to the causes which have brought about the very divergent and often conflicting distribution of the various species, genera and higher groups, and by thus being able to explain most of the anomalies of distribution. These causes we can trace, in many cases, either to geographical or climatal changes in the past, which temporarily removed the barriers that now exist or interposed others that are now absent; or,

on the other hand, to the recent extinction of groups in certain regions where the formerly abounded; or, again, to the very different powers of dispersal possessed by different organisms, which enable some groups to spread easily where others are stopped by an insurmountable barrier. Now it is usually this last phenomenon, of varying powers of dispersal, that has led the students of certain groups to urge that the old-established regions do not serve their purpose. But when a group can more or less easily traverse the barrier between two regions, however permanent that barrier may be, the fact enables us to explain the exceptional distribution of that group, but it does not render the established regions less natural, or require a fresh set of regions, which would certainly not be natural in any broad sense, to explain them. (Wallace, 1894, en Smith, 2002: 5-6).

En los grupos que no se adaptan a las regiones de Sclater, siempre ocurre que una porción de especies e incluso de géneros, sí se limitan a las viejas regiones.

Sin embargo, al abordar la segunda crítica, es decir, que las regiones de Sclater no son del mismo rango, pues no todas poseen grupos peculiares a nivel de familias y órdenes, Wallace sostuvo que ello no era importante, pues no había que olvidar que el único propósito de estas divisiones era: "to facilitate the study of the geographical distribution of all land animals." (Wallace, 1894: 7 en Smith, 2002).

En síntesis, afirmó Wallace, las regiones deben ser tanto útiles como naturales en el mayor grado posible, para lo cual deben cumplir varias características:

1. Deben estar basadas en las grandes divisiones geográficas de la Tierra, pues hay buenas razones para creer que tales divisiones han sido estables y permanentes durante considerables períodos geológicos.

2. Deben ser ricas y variadas en *todos* los principales tipos de vida animal.
3. Deben tener un alto grado de individualidad, ya sea por la *posesión* de numerosas especies, géneros o familias propios, o bien por la completa *ausencia* de géneros o familias que sean abundantes y estén ampliamente extendidos en las regiones adyacentes.

Wallace concluyó que las regiones de Sclater son las que, en lo general, cumplen mejor con estos requisitos y que sólo están sujetas a modificaciones de detalle. El párrafo final resumió bien la concepción de las regiones como una solución de compromiso entre conveniencia y naturalidad:

Zoological regions are those primary divisions of the earth's surface of approximately continental extent, which are characterised by distinct assemblages of animal types. Though strictly natural, in the sense already pointed out, they have no absolute character as equal independent existences, since they may have been different in past ages, but are more or less conventional, being established solely for the purpose of facilitating the study of the existing geographical distribution of animals in its bearing on the theory of evolution. There is thus, in my opinion, no question of who is *right* and who is *wrong* in the naming and grouping of these regions, or of determining what are the *true* primary regions. All proposed regions are, from some points of view, natural, but the whole question of their grouping and nomenclature is one of convenience and of utility in relation to the object aimed at. (Wallace, 1894, en Smith, 2002: 8).

En el modelo final de Wallace una de las premisas básicas fue la permanencia de océanos y continentes. Después de la expedición del *Challenger*, había buenas razones para pensar que las cuencas oceánicas nunca se habían elevado para formar continentes, no al menos durante los últimos períodos geológicos. En una carta que Wallace envió a

Thiselton-Dyer a principios de 1881, le expresaba que, de haber conocido su escrito (se refería al trabajo de Thiselton-Dyer, *Geographical distribution of plants*) antes, lo habría citado en su último libro "in support of the view of the northern origin of the Southern flora by migration along existing continents." (en George, 1964). Le expresa su acuerdo por sostener la tesis permanentista:

It is intensely interesting to me, both because it so clearly brings on Darwin's views and so judiciously expounds his arguments – even when you intimate a difference of opinion – but especially because you bring out so clearly and strongly his views on the general permanence of continents and oceans, which to-day, as much as ever was insisting upon. I may just mention here that none of the people who still insist on former continents where now are deep oceans have ever dealt with the almost physical impossibility of such a change having occurred without breaking the continuity of terrestrial life, owing to the mean height of the land, and its area nearly six times the mean height of the land of the existing continents would be required to build up even *one small* continent in the depths of the Atlantic or Pacific! I have demonstrated this, with a diagram, in my "Darwinism" (Chap. XII), and it has never been refuted or noticed, but passed by as if it did not exist! (En George, 1964: 90).

Ya se ha dicho que Darwin se opuso constantemente a que se recurriera al cambio geográfico para resolver cada caso problemático de distribución orgánica. Siempre sostuvo la permanencia de los continentes y los grandes océanos, dando al geólogo norteamericano James Dwight Dana (1845) el crédito por haber sido el primero en afirmar que la forma general de los continentes y océanos había quedado definida desde los primeros tiempos de la historia geológica de la Tierra.

Medio siglo después, Thiselton-Dyer (1909) sostenía que la moderna investigación física tendía a confirmar este pun-

to de vista. El centro de gravedad no coincidía con el centro geométrico, de lo cual se deducía que la tierra quedó moldeada en un período primitivo de plasticidad. Bajo esta premisa, la dispersión se volvió cada vez más importante. Para Darwin, quien mantenía desde mediados del siglo XIX una posición permanentista, era por ello importante experimentar con la dispersión de semillas. Encontró que, contra la opinión corriente, las semillas podían resistir el agua salada y permanecer muchas horas en el buche de las aves sin perder su vitalidad. Tales experimentos tenían un linaje desde Lyell (1832) y observaciones de naturalistas desde el siglo XVIII.

Había una muy buena razón para que Darwin prefiriera la dispersión a gran distancia y rechazara los puentes terrestres. La primera era que requería una causa visible, una *vera causa* que pudiera explicar las distribuciones disyuntas y pudiera oponerse contra la extravagante doctrina de las creaciones múltiples. Si la dispersión no era una causa efectiva, razonaba Darwin, quienes admitían un solo centro de origen tendrían que admitir extensiones continentales. Sin embargo, antes de que se realizara la expedición del *Challenger*, Darwin había rechazado las hipótesis extensionistas porque, además de las propias distribuciones disyuntas, nadie había propuesto evidencia independiente que las apoyara.

Así, en la primera década del siglo XX, el modelo dispersionista, iniciado por Darwin y apuntalado por Wallace, finalmente había quedado establecido. En gran medida, su aceptación se debió a su gran poder explicativo. Thiselton-Dyer (1909) lo expresó sucintamente:

It explains how physical barriers separate and form botanical regions, how allied species become concentrated in the same areas, how, under similar physical conditions, plants may be essentially dissimilar,

showing that descent and not the surroundings is the controlling factor, how insular floras have acquired their peculiarities; in short, how the most various and apparently uncorrelated problems fall easily and inevitably into line. (Thiselton-Dyer, 1909: 8).

¿Cuáles eran las razones que habían permitido el afianzamiento de la tesis permanentista? La respuesta la había resumido Wallace en su libro *Darwinism* (Wallace, 1889). En el capítulo dedicado a la biogeografía, expresó con toda claridad su confianza en la teoría de la evolución para explicar cabalmente la distribución orgánica:

The theory which we may now take as established—that all existing forms of life have been derived from other forms by a natural process of descent with modification, and that this same process has been in action during pass geological time—should enable us to give a rational account not only of the peculiarities of form and structure presented by animals and plants, but also of their grouping together in certain areas, and their general distribution over the earth's surface. (Wallace, 1889: 338).

Este capítulo constituyó un resumen excelente de la versión final del modelo biogeográfico de Wallace. Expresó una concepción equilibrada que si bien privilegia a la dispersión, también aceptaba los cambios geográficos como causa de la distribución orgánica actual. Señaló que otro factor importante había sido el cambio climático, con calentamientos y enfriamientos globales, los cuales hay que tomar en cuenta antes de especular sobre migraciones posibles para explicar casos de distribuciones disyuntas. Es, en síntesis, el intento final que hizo Wallace por resolver la tensión entre sus ideas permanentistas y extensionistas.

Wallace planteó que para entender la distribución de los seres organizados, incluso los casos más problemáticos, era necesario conocer dos aspectos:

1. Cuál ha sido la naturaleza y los límites de los cambios que han ocurrido en la superficie de la Tierra; qué barreras han aparecido y cuáles han desaparecido, especialmente durante el período Terciario y finales del Secundario, cuándo aparecieron los grupos superiores de organismos.
2. Cuáles son los límites extremos de dispersión que poseen los grupos principales de animales y plantas.

Para decirlo en breve, se requería conocer tanto los cambios geográficos como las capacidades dispersoras de los organismos. Sin embargo, aclaró que los cambios geográficos no son ilimitados y refutó a Lyell, quien nunca pudo ser convencido completamente por Darwin sobre la permanencia y constancia de océanos y continentes. Si bien Lyell siempre rechazó los cambios abruptos o catastróficos, se mantuvo fiel a su creencia de que en un tiempo profundo, la acumulación de cambios lentos o graduales podían modificar notablemente los rasgos de la superficie terrestre. De esta manera, Lyell terminó afirmando en la última edición de sus *Principles* que:

Continents, therefore, although permanent for whole geological epochs, shift their positions entirely in the course of ages. (Lyell, 1872, en Wallace, 1889: 342).

Al respecto, Wallace comentó que esa había sido la opinión ortodoxa hasta que los sondeos oceánicos permitieron conocer la naturaleza del fondo marino. El profesor Dana fue el primero en dudar de esa tesis y Darwin, en su *Journal of Researches* (Darwin, 1845), había hecho notar que todas las islas de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, eran de naturaleza volcánica o coralina, excepto las Seychelles y St. Paul's Rock. Posteriormente se corroboró que tampoco éstas eran excepciones. Consideró un hecho comprobado por la exploración biogeográfica el que ninguna isla oceánica posee mamíferos ni anfibios aborígenes. Por ello, debe concluirse que nunca ninguna de las áreas ocupadas por océa-

nos ha estado ocupada por continentes, al menos en los períodos geológicos conocidos.

Después de la exporación del *Challenger* se demostró que los sedimentos terrestres acarreados hacia el mar por los ríos (con excepción de materiales flotantes como la piedra pómez) se depositan cerca de la costa a una distancia proporcional a su fineza. Grava y arena se depositan a unas cuantas millas de la costa, el limo hasta las 50 millas y los materiales más finos no sobrepasan, en los casos extremos, las 300 millas. Más allá de esa distancia, el piso oceánico está cubierto de un material lodoso producto de los restos de los organismos marinos. Además existe, esparcido por los fondos oceánicos, material expelido por los volcanes y rocas transportadas por icebergs. Así, en un estrecho cinturón que bordea los continentes, se encuentran rocas sedimentarias, con las mismas secuencias de estratos de los afloramientos terrestres, pero en cambio, en el piso oceánico no se ha encontrado nada similar. Puede entonces concluirse que el piso de las grandes cuencas oceánicas jamás ha sobresalido del nivel del mar, y que las formaciones marinas que pueden encontrarse expuestas sobre la tierra emergida, nunca se originaron en el fondo profundo, sino siempre cerca de los continentes.

Pero además de estas evidencias geológicas que refutan la tesis de la alternancia de mares y océanos sobre la superficie terrestre, existe un impedimento mecánico. La masa de agua es mucho mayor que la de tierra, de modo que si un continente se hundiera y por simple balance una masa igual de piso oceánico se elevara para compensar el hundimiento, nunca alcanzaría a sobresalir encima del nivel del mar.

Wallace precisó entonces los cambios que pueden aceptarse:

When we speak of the permanence of oceanic and continental areas as one of the established facts of modern

research, we do not mean that existing continents and oceans have always maintained the exact areas and outlines that they now present, but merely, that while all of them have been undergoing changes in outline and extent from age to age, they have yet maintained substantially the same positions, and have never actually changed places with each other. There are, moreover, certain physical and biological facts which enable us to mark out these areas with some confidence. (Wallace, 1889: 346).

We shall find on examination that this view of the general permanence of the oceanic and continental areas, with constant permanence of the oceanic and continental areas, with constant minor fluctuations of land and sea over the whole extent of the latter, enable us to understand, and offer a rationale explanation of, most of the difficult problems of geographical distribution; and further, that our power of doing this is in direct proportion to our acquaintance with the distribution of fossil forms of life during the Tertiary period. We must also take due note of many other facts of almost equal importance for a due appreciation of the problems presented for solution, the most essential being, the various powers of dispersal possessed by the different groups of animal and plants, the geological antiquity of the species and genera, and the width and depth of the seas which separate the countries they inhabit. (Wallace, 1889: 350).

Abordó los dos casos cruciales que ya había tratado en su artículo de 1864 para demostrar la hipótesis general de la difusión de las formas dominantes desde los continentes septentrionales hasta los australes: el de los marsupiales, completamente ausentes en Asia, Europa y África y presentes en Australia, Nueva Guinea y Sudamérica, y el de los tapires, que ocurren en Sudamérica y Malasia. El registro fósil reveló restos de marsupiales en el Eoceno tardío de Europa y Norte América, así como restos de tapires en el Mioceno y Plioceno

de Asia y Europa. Ello hizo innecesarias las hipótesis sobre puentes continentales, pues ambos casos pueden explicarse por difusión desde un centro de origen norteño. Estos dos casos resultaron pruebas cruciales de la difusión desde el norte, pues la capacidad de dispersión tanto de marsupiales como de tapires es de lo más limitada, de modo que si incluso ellos fueron capaces de difundirse, con mayor razón pudieron haberlo hecho otros grupos mejor dotados para dispersarse.

De nuevo criticó la hipótesis de Lemuria:

Yet nothing is more common than for students of this or that group to assert that the theory of oceanic permanence is quite inconsistent with the distribution of its various species and genera. Because a few Indian genera and closely allied species of birds are found in Madagascar, a land termed "Lemuria" has been supposed to have united the two countries during a comparatively recent geological epochs; while the similarity of fossil plants and reptiles, from the Permian and Miocene formations of India and South Africa, has been adduced as further evidence of this connection. But there are also genera of snakes, of insects, and of plants, common to Madagascar and South America only, which have been held to necessitate a direct land connection between these countries. These views evidently refute themselves, because any such land connections must have led to a far greater similarity in the productions of the several countries than actually exists, and would besides render altogether inexplicable the absence of all the chief types of African and Indian mammalia from Madagascar, and its marvelous individuality in every department of the organic world. (Wallace, 1889: 354).

Wallace apeló al principio del actualismo para preferir la concepción permanentista:

Having arrived at the conclusion that our existing oceans have remained practically unaltered throughout the Tertiary and Secondary period of geology, and that the

distribution of the mammalia is such as might have been brought about by their known powers of dispersal, and by such changes of land and sea as have probably or certainly occurred, we are, of course, restricted to similar causes to explain the much wider and sometimes more eccentric distribution of other classes of animals and of plants. In doing so, we have to rely partly on direct dispersal, afforded by the land organisms that have been observed far out at sea, or which have taken refuge on ships, as well as by the periodical visitants to remote islands; but very largely on indirect evidence, afforded by the frequent presence of certain groups on remote oceanic islands, which some ancestral forms must, therefore, have reached by transmission across the ocean from distant lands. (Wallace, 1889: 354-355).

Wallace interpretó entonces de otra manera la ausencia de ciertos organismos en ciertas áreas. No es que la dispersión sea un fenómeno de poca importancia o que no se hayan dispersado nunca, como lo pensaba en la etapa de su concepción extensionista, cuando se sorprendía de que las Célebes, que eran idóneas para recibir organismos por dispersión, no tuvieran formas de los alrededores. Ahora pensaba que la dispersión ocurría constantemente, por lo que la ausencia de especies en un área solo significa que no pudo adaptarse a las nuevas condiciones, pues existen las que él llama 'barreras orgánicas', es decir, las especies residentes impiden que se establezcan las especies invasoras. Puso como evidencia a favor los casos de las islas Azores y las Bermudas, con registros consignados de individuos vagabundos que arriban constantemente.

Ya en un artículo anterior, Wallace (1880b) había consignado 22 tipos de aves en las Azores, de los cuales solo uno era propio, mientras que todos los demás eran idénticos a los de aves europeas. Este hecho parecía a primera vista intrigante, dada la lejanía de las Azores respecto al continente europeo, pero los residentes de este archipiélago sabían bien

la razón: había migraciones continuas. Este pequeño grupo de islas está situado en un mar muy tormentoso, con vientos que soplan desde cualquier dirección, especialmente durante primavera y otoño. Los vientos dominantes provienen de América, aunque no se encuentra ninguna especie americana en las Azores. El hecho interesante, consignado por los habitantes, era que después de cada gran tormenta, invariablemente se veían algunas aves nuevas en las islas, que no se habían visto antes. Generalmente se les veía por poco tiempo y muy rara vez persistían. Pero también con las tormentas llegaban individuos de algunas de las especies residentes, manteniendo con ello la continuidad entre las especies continentales europeas y las del archipiélago. Una evidencia adicional de que estas islas habían sido pobladas por dispersiones era que los tres grupos que componen el archipiélago (occidental, central y oriental), tenían más especies europeas en el orden inverso, es decir, según su mayor cercanía con Europa.

Entonces Wallace le concedió a la dispersión un peso incluso mayor al que le había asignado Darwin. Al referirse a la distribución de ciertas especies de plantas que habitan tanto la región templada del norte como las montañas de los continentes australes, Darwin había buscado la causa en un cambio climático ocurrido en el pasado. El descenso de la temperatura permitió que las formas norteñas pasaran por las tierras bajas tropicales. Pero ahora era Wallace quien refutaba a Darwin con el mismo argumento con que éste había refutado anteriormente sus ideas extensionistas: no existe una partícula de evidencia a favor de que haya ocurrido un descenso de las temperaturas en las tierras tropicales; no existe evidencia alguna en Brasil de que haya ocurrido una glaciación; las supuestas morrenas y glaciares que habían encontrado Agassiz y Hartt habían resultado falsas.

Así, Wallace descartó la glaciación como causa de ciertas anomalías y las explicó por dispersión. De una concepción

inicialmente extensionista, Wallace terminó siendo más dispersionista que el propio Darwin.

Las formas que habitan montañas de la región templada del norte, tanto en América como en Asia y Europa, mas las formas relacionadas de los picos montañosos de los continentes meridionales son esencialmente el mismo caso de las islas oceánicas y por tanto también pueden explicarse por dispersión, sin necesidad de recurrir a la hipótesis del enfriamiento de la región tropical, que además, de haber ocurrido, hubiera tenido un efecto devastador, causando la extinción masiva de las formas tropicales. Si se han comprobado reiteradamente dispersiones de especies a las Azores y se considera que la distancia entre Europa y este archipiélago no excede la que existe entre el sur de África y Madagascar, no debería sorprender que haya especies similares en las montañas de estas dos áreas.

Además, Wallace razonó que la distribución de especies vegetales estrechamente relacionadas en picos montañosos distantes se debe a anemocoria y no a la ornitocoria. Si bien parece razonable suponer que las aves apartadas de los continentes por tormentas se verían en la necesidad imperiosa de aterrizar en cualquier isla que encontraran por azar, resulta absurdo pensar que al dispersarse por áreas continentales cruzaran de un solo vuelo las grandes distancias entre picos montañosos, cuando tendrían la posibilidad de bajar a tierra en cualquier tramo intermedio. Además, la probabilidad de que las aves dispersen semillas adheridas a su cuerpo es infinitesimal, mientras que la dispersión a la que están sujetas por causa de tormentas, huracanes o tornados es constante y regular, y por tanto, mucho más efectiva. Mientras que solo unas cuantas semillas podrían dispersarse ocasionalmente adheridas a las aves, las transportadas por el viento serían incontables.

Al final del capítulo, Wallace concluyó que mediante los principios que estableció se pueden entender todos los ca-

los principales de distribución. Aquellos aparentemente difíciles y las anomalías surgen por ignorancia de algunos de los factores esenciales que intervienen, como son el desconocimiento de la distribución del grupo en tiempos geológicos recientes o de los modos particulares de dispersión. Por ejemplo, mientras que se encuentran lagartijas prácticamente en todas las islas oceánicas, en cambio no se hallan batracios ni serpientes, y se ignora cómo es que las primeras se han dispersado superando la barrera del océano, que resulta insuperable para los otros grupos. Estableció así los lineamientos del programa de investigación que habrían de seguir los biogeógrafos neodarwinistas por cerca de un siglo.

La distribución orgánica en las islas

A Wallace siempre le llamó la atención la biogeografía de las islas. Probablemente ello haya influido en su viraje al modelo dispersionista, pues es claro que los procesos de dispersión y colonización son mucho más relevantes en este tipo de ecosistemas. Sin embargo, las islas constituyen una parte proporcionalmente muy pequeña de la superficie terrestre, además de que los problemas de distribución que presentan son particulares, de modo que centrarse en las islas dejaba de lado los aspectos más importantes de la distribución de los animales a nivel mundial.

En 1871 Wallace dio una conferencia en la *Entomological Society* sobre las entomofaunas de las islas, refiriéndose particularmente a los escarabajos de Madeira. Aunque no conocía directamente los insectos de esta isla, se había familiarizado con ellos por un trabajo de Wollaston que había pasado desapercibido. Wallace hizo una reconstrucción de la historia de la colonización de la isla siguiendo las ideas de Darwin. Su tesis era que muchas islas habían sido colonizadas por migraciones aleatorias a través del mar. Ya había abandonado su idea anterior, que explicaba las faunas insu-

lares por el contacto que alguna vez habían tenido las islas con los continentes.

Sus ideas sobre la biogeografía de las islas las expuso en su libro *Island life* (Wallace, 1880a) y de manera resumida en un artículo (Wallace, 1880b). Clasificó a las islas en tres tipos, según su origen: 1) islas continentales recientes, 2) islas continentales antiguas, y 3) islas oceánicas. Las islas continentales se han separado de un continente, ya sea en tiempos recientes o remotos; en cambio, las islas oceánicas nunca han estado unidas a un continente, sino que se han formado en medio del océano. Desde el punto de vista geológico, las islas continentales son similares a los continentes, con formaciones variadas que normalmente incluyen rocas estratificadas de diferentes edades. Las islas oceánicas por su parte son siempre o volcánicas o coralinas.

La diferencia entre las islas continentales recientes y antiguas es la profundidad del mar que las rodea. Las primeras están rodeadas por mares someros que no sobrepasan las 100 brazas; las segundas, por mares profundos, sin importar la distancia que las separa del continente. Por su parte, las islas oceánicas generalmente están en medio de los océanos y están rodeadas por mares muy profundos.

Cada uno de estos tipos de islas tiene características zoológicas particulares. Las islas continentales recientes siempre poseen los mismos animales que habitan el continente vecino, en especial mamíferos, aves y reptiles; contienen a los órdenes y familias más importantes y en general poseen las mismas especies o bien especies estrechamente relacionadas. Las islas continentales antiguas poseen un conjunto de animales diferentes a los del continente. Siempre poseen mamíferos, aves y reptiles, pero carecen de muchas de las familias y órdenes de los continentes mientras que poseen otros peculiares, ausentes en el continente. Las islas oceánicas no tienen mamíferos terrestres y los anfibios y reptiles tam-

bién están ausentes o si acaso pobremente representados. Poseen especies de aves que son parecidas a las del continente. Estos patrones se explican por un principio simple: el tiempo de aislamiento es proporcional a la cantidad de divergencia.

Esta clasificación y las descripciones de los tipos de islas permitieron discernir un punto importante dentro del modelo dispersionista: se podía aceptar la unión entre continentes e islas continentales en épocas anteriores por causa de movimientos exclusivamente verticales en ciertas áreas, tanto de subsidencia como de elevación (la posibilidad de movimientos horizontales ni siquiera se discutía). En cambio, la fauna y la flora de las islas oceánicas, que jamás habían estado unidas a continente alguno, sólo podían explicarse por dispersión a gran distancia, ya que al conocerse la naturaleza del sedimento de las cuencas oceánicas grandes, se rechazó tajantemente cualquier hipótesis sobre emersiones a gran escala que formaran puentes o de hundimientos de continentes enteros.

La tesis general que terminó de elaborar Wallace en *The geographical distribution of animals* la volvió a refrendar resumidamente al final de *Island Life* (1902, 3a. edición), obra que el propio Wallace presentaba como un suplemento de *The geographical distribution of animals*:

The other important theory...- that of the permanence of oceans and the general stability of continents (*sic*) throughout all geological time, is as yet very imperfectly understood, and seems, in fact, to many persons in the nature of a paradox. The evidence for it, however, appears to me to be conclusive, and it is certainly the most fundamental question in regard to the subject we have to deal with; since, if we once admit that continents and oceans may have changed places over and over again (as many writers maintain), we lose all power of reasoning on the migrations of ancestral forms of life,

and are at the mercy of every wild theorist who chooses to imagine the former existence of a now-submerged continent to explain the existing distribution of a group of frogs or a genus of beetles. (Wallace, 1902: 10).

Wallace se había comprometido con un sistema que requería continentes estables por los que pudieran haber migrado las razas superiores en sentido norte-sur. Su teoría general sobre la distribución la expresó sucintamente al final de la tercera edición de *Island Life*:

That theory is, briefly, that the distribution of the various species and groups of living things over the earth's surface, and their aggregation in definite assemblages in certain areas, is the direct result and outcome of a complex set of causes, which may be grouped as "biological" and "physical". The biological causes are mainly of two kinds - firstly, the constant tendency of all organism to increase in number and to occupy a wider area, and their various powers of dispersion and migration through which, when unchecked, they are enabled to spread widely over the globe; and, secondly, those laws of evolution and extinction which determine the manner in which groups of organisms arise and grow, reach their maximum, and then dwindle away, often breaking up in a separate portions which long survive in very remote regions. (Wallace, 1902: 531-532).

Después de dedicar gran parte de su vida al estudio de la distribución orgánica, propuso un enfoque integral:

In concluding a work dealing with subjects which have occupied my attention for many years, I trust that the reader who has followed me throughout will be imbued with the conviction that ever presses upon myself, of the complete interdependence of organic and inorganic nature. Not only does the marvellous structure of each organised being involve the whole past history of the earth, but such apparently unimportant facts as the

presence of certain types of plants or animals in one island rather than in another, are now shown to be dependent on the long series of past geological changes – on those marvellous astronomical revolutions which cause a periodic variation of terrestrial climates – on the apparently fortuitous action of storms and currents in the conveyance of germs – and on the endlessly varied actions and reactions of organised beings on each other. And although these various causes are far too complex in their combined action to enable us to follow them out in the case of any one species, yet their broad results are clearly recognisable ; and we are thus encouraged to study more completely every detail and every anomaly in the distribution of living things, in the firm conviction that by so doing we shall obtain a fuller and clearer insight into the course of nature, and with increased confidence that the “mighty maze” of Being we see everywhere around us is “not without a plan. (Wallace, 1902: 544-545).

Colonialismo y dispersionismo

El dispersionismo, como modelo de investigación en biogeografía histórica, surgió en pleno auge del imperio británico, durante un período de fuerte dominancia y expansión colonialista. No es casual, como ha hecho notar Craw (1992), que algunos de los términos adoptados por la biogeografía provengan del argot militar. ‘región’, por ejemplo, proviene del término latín *regere*, que significa mandar o reinar; ‘provincia’ deriva de la palabra latina *vincere*, que significa conquistar, y originalmente se refería a un territorio conquistado por el imperio romano. En el siglo XVIII, el naturalista alemán Johann Reinhold Forster, quien acompañó al capitán Cook en su segundo viaje de exploración a los mares del sur, atribuyó la miseria moral y material de los habitantes del extremo sur de América a un enfriamiento desigual de la superficie terrestre. El conde de Buffon, en su

Histoire naturelle, veía en el menor tamaño de los cuadrúpedos del Nuevo Mundo una evidencia de su degeneración, que tenía como causa posible el bajo nivel cultural de los aborígenes, quienes al no domesticar a sus animales, no los habían fortalecido. La empresa de cartografiar el mundo, así como el reconocimiento de sus recursos naturales a través de expediciones célebres, como las del *Resolution and Adventure*, la del *Erebus and Terror* o la del *Beagle*, llevaba un trasfondo ideológico implícito: el penetrar regiones vírgenes y delimitarlas con precisión, para poder así separar lo salvaje de lo habitable, lo primitivo de lo avanzado, lo incivilizado de lo civilizado (Craw, 1992).

Subyacente a los mapas delineados por los súbditos de la corona y de las rutas de dispersión seguidas por sus navíos, se escondió una profunda carga ideológica, en la cual la ciencia sirvió como un instrumento legitimador del colonialismo imperial. La mentalidad expansionista se manifestó variadamente con una retórica adornada de frases que bien podrían incluirse en una antología de la arrogancia:

El método más adecuado y productivo para recolectar escarabajos es aclarar los bosques de Auckland (Capitán Broun, entomólogo y primer gobernador de Nueva Zelanda (Craw, 1992).

Las producciones de la Gran Bretaña se sitúan mucho más alto en la escala del ser que las de Nueva Zelanda ... las producciones orgánicas de Nueva Zelanda ahora están cediendo ante las legiones de plantas y animales introducidos de Europa. (Charles Darwin, en Craw, 1992).

Si aceptamos la configuración de la Tierra como permanente, una dispersión continua y progresiva de las especies del centro a la circunferencia, es decir, hacia el sur, parece inevitable. Si un observador se colocara en algún punto en el Canal de San Jorge, desde el que fuera visible una mitad del globo, vería la mayor cantidad

posible de tierra extendiéndose bajo la forma de una especie de figura estrellada. La supremacía marítima de la raza inglesa quizá ha fluido desde la posición central de su morada. El que tal disposición haya facilitado una migración centrífuga de organismos terrestres es obvio de cualquier manera, y las condiciones climáticas que operan desde el polo suministrarían medios efectivos de propulsión. (Thiselton-Dyer, en Nelson, 1978).

Wallace a fin de cuentas se formó dentro de esta ideología. Creía honestamente en la superioridad biológica y moral de la raza blanca, en particular de la inglesa. Había visitado colonias holandesas en el Archipiélago Malayo y creía que los holandeses habían ejercido una dictadura paternalista, o como él mismo lo llamaba, un 'despotismo paternal' que había cambiado para bien las costumbres de esos pueblos bárbaros, que antes tenían como costumbre adornar sus casas con las cabezas disecadas de sus enemigos y ahora, bajo la dirección de los colonizadores holandeses, se habían vuelto gente industriosa y apacible. Sin embargo, satisfecho con el *laissez faire* de Adam Smith, prefería el liberalismo con que se gobernaba a las colonias inglesas, dejando a los aborígenes seguir siendo bárbaros e incivilizados antes que ejercer coacción alguna sobre ellos. Sólo se permitía valerse de la fuerza de la razón y la moral. Admitía, no obstante, que en el caso de razas con reconocida inferioridad mental, se justificaba ejercer cierto grado de despotismo por el propio bien de los indígenas. Eran como niños a los que, si se les dejara crecer con completa libertad, nunca aprenderían a comportarse con educación, por lo que era necesario ejercer cierto despotismo sobre ellos. Pensaba que los europeos tenían el derecho de gobernar pueblos salvajes así como el deber de mejorarlos, lo que justificaba implícitamente el despotismo e incluso la esclavitud.

Sin embargo, creía que los holandeses, desde un punto de vista práctico, habían tenido éxito mientras que los ingle-

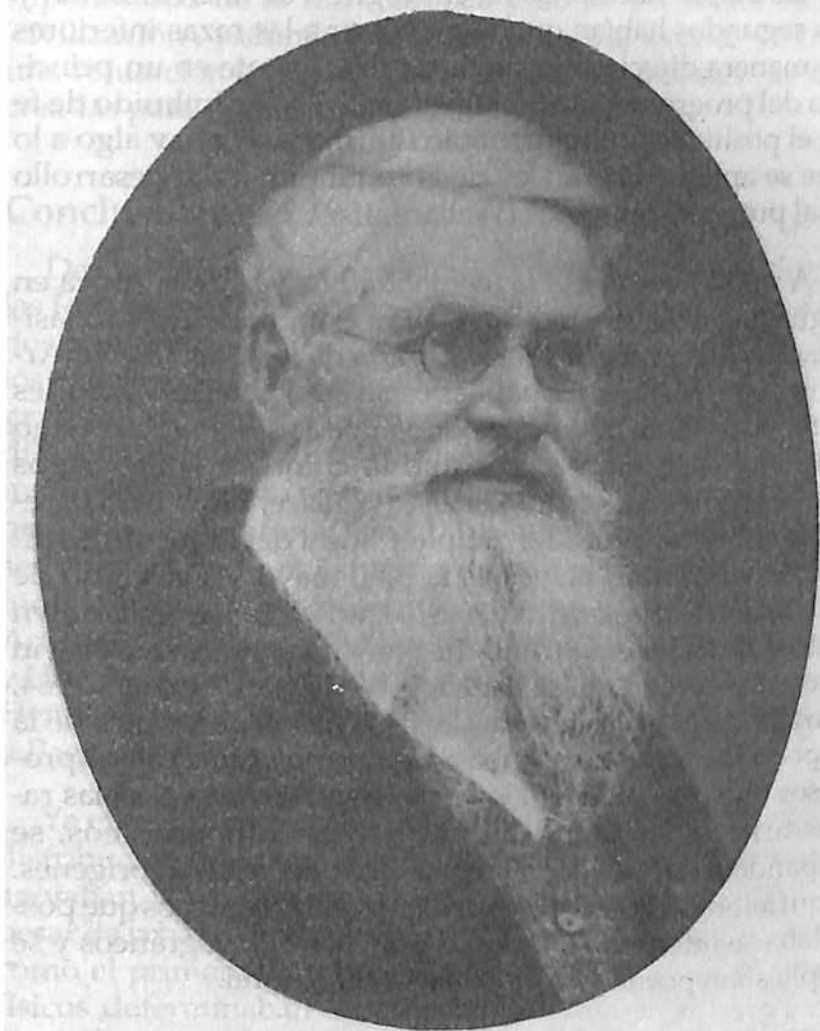


Figura 29. Wallace hacia 1889.

ses habían fracasado en su intento por civilizar a los pueblos bárbaros, debido a que los primeros no se habían saltado las etapas necesarias en el progreso de la civilización y los segundos habían querido civilizar a las razas inferiores de manera directa. Wallace creía firmemente en un principio del progreso tanto biológico como social. Imbuido de fe en el positivismo decimonónico afirmaba: "Si hay algo a lo que se aplique la gran ley de la continuidad del desarrollo es al progreso humano" (Wallace, 1869: 290).

A veces afloró en él la mentalidad racista de la época en algunos pasajes de sus trabajos. Por ejemplo, hizo una clasificación esquemática y jerarquizada de los pueblos del Archipiélago Malayo: los papúas están en el nivel más bajo; les siguen los bugis y después otros pueblos del archipiélago "de piel casi tan blanca como la china" y "con rasgos semi-europeos muy agradables." (Wallace, 1869: 296). Parecería haber un indicador simple y lineal del grado de civilización: entre más blanca es la piel, mayor es el grado de evolución de las razas humanas: "The Red Indian goes down before the white man, and the New Zealander vanishes in presence of the English settler." (Wallace, en George, 1964, Part III: 7). A fin de cuentas, la distribución geográfica de la especie humana se sujetaba a los mismos principios y procesos que operaban en las demás especies animales; las razas arias del septentrión, los bárbaros hiperbóreos, se expandían hacia el sur a expensas de las razas aborígenes. Aquí también aplicaba los principios biogeográficos que postulaba se interpretaban de los procesos biogeográficos y se explicaban por medio de la selección natural.

Es difícil conciliar estas expresiones ideológicas con las que manifiesta al describir embelesado al ave real del paraíso, la *Paradisea regia*, a la que calificó como una de las maravillas de la creación. Al reflexionar sobre esa "joya de la naturaleza" no accesible a la admiración humana por estar confinada a unas islas remotas, concluyó que paradójica-

mente se extinguirían con la llegada de la civilización. Wallace, el convencido creyente de la libre empresa, de la superioridad de la raza europea y de las bondades de la 'civilización', vislumbró su faceta siniestra, y concluyó con una refutación a la tesis bíblica de que las especies fueron creadas para el beneficio del hombre.

Conclusiones

Desde que se tuvo una visión global de la distribución de las formas orgánicas sobre la superficie terrestre, surgieron dos patrones que ineludiblemente atrajeron la atención de los estudiosos de la geografía de la vida. Uno era el de las grandes regiones de endemismo; el otro, las grandes disyunciones de grupos relacionados. Estos patrones permanentemente han ejercido una especie de fascinación sobre los biogeógrafos, y hacia la búsqueda de su explicación se ha canalizado el esfuerzo de varias generaciones de biogeógrafos bajo diferentes enfoques, desde Buffon, Augustin y Alphonse De Candolle, Sclater, Darwin, Wallace y Hooker, hasta Matthew, Cain, Darlington, Simpson, Mayr, Hennig, Croizat, Briggs, Nelson, Platnick, Humphries, Craw y Page, entre otros.

Ya en la primera mitad del siglo XIX los estudiosos de la distribución orgánica reconocían que los factores físicos no agotaban la explicación de los patrones biogeográficos, a pesar de la hagiografía neodarwinista que presenta a Darwin como el primero en refutar la creencia de que los factores físicos determinaban la composición biótica de las áreas. Tanto Darwin como Wallace retomaron una conclusión que había avizorado desde el siglo XVIII Buffon y desarrollada por Augustin De Candolle y el propio Lyell: la distribución orgánica no podía explicarse satisfactoriamente atendiendo solo a las condiciones ambientales. El concepto de *habitaciones*, acuñado por Augustin De Candolle, reconocía claramen-

te que el principal patrón biogeográfico era la existencia de regiones de endemismo y que los factores físicos eran insuficientes para explicar ese patrón.

Sin embargo, el concepto de regiones y de áreas de endemismo, provenientes tanto de la fitogeografía de De Candolle como de la zoogeografía de Sclater, estaban ligados a dos premisas: 1) el concepto metafísico de centros de creación, y 2) la permanencia de los continentes. Darwin admitió la segunda y rechazó la primera desde el inicio de sus trabajos transformacionistas. Por su parte, Wallace rechazó al principio las dos, aunque terminó apegándose a las ideas de Darwin. De esta manera, aceptando la permanencia de los rasgos principales de la superficie terrestre y rechazando la idea de que había centros independientes de creación, durante la segunda mitad del siglo XIX se modeló la influyente escuela dispersionista. Una de las hipótesis comunes a mediados del siglo XIX suponía la existencia de grandes puentes ahora subsumidos para explicar los casos de distribuciones disyuntas; otra más las explicaba directamente por creaciones independientes. Extensionismo y Creacionismo eran así las explicaciones a las que tuvo que enfrentarse el dispersionismo. En tanto que provenía de una tradición que tenía como valores la búsqueda de causas verdaderas, el actualismo y el empirismo, el enfoque dispersionista/permanentista no podía aceptar ni al creacionismo, con su carga metafísica de intervenciones divinas directas sobre la naturaleza, ni al extensionismo y sus puentes hipotéticos, que se postulaban sin evidencia geológica sólida y coherente.

El modelo de selección natural que elaboraron Darwin y Wallace prometía un valor heurístico tan grande, que a los biogeógrafos de la tradición dispersionista les resultó secundario estudiar patrones antes que procesos. Ya desde el tiempo en que concluía *On the origin...*, a Darwin no le importaban las regiones *per se* sino que su interés se centraba en las ba-

rreras que existían entre ellas como punto crítico de su explicación sobre la divergencia por separación geográfica (Camerini, 1993).

Bajo las premisas del cambio orgánico de Darwin y del cambio geográfico de Lyell, sería menester admitir que los conjuntos propios y particulares de cada región solo tendrían una constancia relativa y que el patrón actual de regiones biogeográficas se iría desdibujando a través de los milenios hasta reemplazarse por otros. El permanentismo, sin embargo, aunque por un lado limitaba el cambio geográfico, por otro permitía salvaguardar la estabilidad de las regiones de Sclater, siempre tan apreciadas por Wallace.

La explicación de los patrones biogeográficos mediante causas geológicas, *v. gr.* puentes hipotéticos, sirvió indistintamente tanto al creacionismo de Sclater y Forbes como al transformismo de Wallace y a su primera explicación sobre las distribuciones disyuntas. Sin embargo, al final estos dos enfoques llegaron a ser incompatibles. Por un lado, desde el extensionismo surgieron explicaciones vicariancistas, como la de Hooker, que fueron desestimadas por el enfoque dispersionista.⁷ En sus estudios de las floras australes, Hooker había llegado a la conclusión de que la similitud entre ellas podía explicarse por una disyunción primaria latitudinal que separó las floras de los hemisferios septentrional y austral, seguida de separaciones entre las tierras sureñas. Wallace (1876), siguiendo los principios darwinianos, rebatió vigorosamente esta idea, afirmando que cada una de las floras sureñas derivaba de dispersiones independientes de razas dominantes que procedían del norte. Ello implicaba que las relaciones florísticas eran más estrechas en un sentido norte-

7 El enfoque vicariancista resurgió aproximadamente un siglo después bajo un nuevo marco conceptual a partir de la importante obra de Léon Croizat (1958; 1964), quien demostró empíricamente que la capacidad de dispersión y colonización de los diversos grupos de plantas y animales no guarda relación alguna con los patrones biogeográficos principales.

sur que en un sentido latitudinal, y que las afinidades entre las floras sureñas que había encontrado Hooker sólo eran casuales, mientras que éstas mantenían verdaderas relaciones genealógicas con sus contrapartes norteñas. Más tarde se ha probado que su modelo negaba las relaciones genealógicas verdaderas entre las floras sureñas.

No obstante, las hipótesis puentistas requerían de una serie de supuestos gratuitos (véase la carta ya citada de Darwin a Hooker en Burkhardt, 1996: 135). Por otra parte, a la premisa permanentista del modelo dispersionista y a su ideal metodológico de buscar causas verdaderas, se le añadió, a partir de Darwin y Wallace, el principio de la selección natural como causa determinante de la distribución orgánica actual. El desarrollo de la explicación dispersionista/permanentista puede entenderse como una reacción contra la doctrina de la creación/diseño, con un rechazo explícito a: 1) las hipótesis extensionistas, de clara filiación catastrofista, 2) la idea de la adecuación perfecta entre organismos y sus circunstancias, 3) la concepción fijista de las especies, y 4) la idea de las creaciones múltiples e independientes, que en su versión extrema, consideraba que cada área de endemismo, ya fuera toda una región biogeográfica o una isla pequeña, era un centro de creación independiente. La emergencia del modelo dispersionista en la segunda mitad del siglo XIX significó una ruptura epistemológica (*sensu* Bachelard, 1968) respecto al modelo de creación/diseño que poca influencia tuvo en la Inglaterra decimonónica.

Desde el modelo de Lyell hasta el de Wallace, se puede apreciar una cierta continuidad de conceptos y creencias, así como el apego a un patrón distintivo de explicación mediante leyes. Estos rasgos le confieren una identidad propia. El modelo biogeográfico de Wallace se puede entender como la conclusión de un boceto que había delineado inicialmente Lyell y aunque tuvo influencia total Darwin.

El cambio en las concepciones biogeográficas de Wallace, desde su simpatía inicial por hipótesis extensionistas hasta su defensa decidida del modelo rival permanentista, se dio como consecuencia de su rechazo a las ideas creacionistas, su adhesión al modelo de explicación mediante leyes naturales y su apego a la tradición que buscaba *verae causae* como condición *sine qua non* para explicar los fenómenos naturales. En este cambio tuvo una influencia decisiva el desarrollo de la teoría evolutiva. La explicación sobre los patrones de la distribución fue asimilándose a la teoría transmutacionista de Darwin y Wallace. Más allá de la influencia personal de Darwin y de los meros datos de distribución, el cambio en las concepciones biogeográficas de Wallace parece explicarse mejor por su adhesión a la tradición de la *vera causa*. Al adoptar como propia la crítica que había hecho Darwin sobre la ausencia de evidencia fáctica de antiguas extensiones terrestres y de mecanismos que pudieran fragmentar los continentes, Wallace dimitió de su posición inicial y optó por las deducciones darwinistas.

Se ha afirmado que al adoptar el sistema de regiones de Sclater, Wallace se vio forzado a rechazar su concepción extensionista temprana para explicar los casos de distribuciones anómalas, es decir, disyuntas, ya que al sostener que había seis divisiones fundamentales de la tierra emergida, cada una con producciones naturales propias, no podía aceptar más que en el pasado hubieran existido grandes extensiones terrestres, puesto que ello implicaba que las regiones actuales no eran sino meras configuraciones temporales, mudables y pasajeras (Fichman, 1977). Wallace podía aceptar conexiones pequeñas entre islas separadas de continentes por distancias cortas y mares someros, que para establecerse sólo requerían cambios ligeros en el nivel de mar, pero ya no podía aceptar conexiones hipotéticas extensas, pues desdibujarían las regiones conspicuas de Sclater. Las divisiones primarias de la Tierra se correspondían con los grandes rasgos permanentes de la tierra emergida, que

se suponían eran los más estables, es decir, los que menos cambios habían sufrido durante los últimos períodos geológicos, por lo que la distribución de los distintos grupos solo podía cambiar en detalles. Sin embargo, frente a esta opinión, podría afirmarse que la razón principal por la que Wallace se deslindó de su posición extensionista inicial, fue su convicción de que la evidencia geológica descubierta por la exploración del *Challenger* refutaba fehacientemente las hipótesis de conectividad histórica.

El esquema global que finalmente elaboró Wallace sobre la distribución orgánica consistió en ciclos de surgimiento y expansión de grupos dominantes en las regiones septentrionales, que desplazaron a grupos anteriores de menor capacidad competitiva. A su vez, los nuevos grupos dominantes terminarían siendo desplazados por otros mejor adaptados a las circunstancias de su tiempo. En la versión final de modelo de Wallace, la biogeografía quedó subordinada a la evolución por selección natural y competencia. Al igual que a las faunas dominantes a las que apelaban, las ideas darwiniano-wallaceanas terminaron por desplazar a las ideas rivales y se consolidaron durante el siglo XX con autores neodarwinistas como Simpson, Darlington y otros, hasta la aceptación de la teoría de la tectónica de placas a finales de los sesenta, entre otros aspectos de importancia.

Nelson (1978) hizo la pregunta del por qué no se había seguido la propuesta de Sclater, quien había planteado que cada investigador, con el grupo de su especialidad, propusiera las regiones ontológicas en que se dividía la superficie terrestre. Sclater ciertamente planteó no solo eso, sino además, propuso que se investigara la relación entre las áreas: "...but little or no attention is given to the fact that two or more of these geographical divisions may have much closer relations to each other than to any tirad..." (Sclater, 1858: 131). Según la interpretación de Nelson, la biogeografía perdió el rumbo cuando el enfoque dispersionista desechó la

línea de investigación propuesta por Sclater, quien en su sistema resumía el patrón más importante de la distribución orgánica. Sin embargo, hay que decir que la revisión de la obra biogeográfica de Wallace revela que retomó directa y explícitamente la propuesta de Sclater, aunque encontró que había grupos, principalmente de plantas e insectos, que no se adecuaban a sus regiones ontológicas. No había un método robusto y evidencia para contender con tales preguntas. La convicción sobre la validez de las regiones de Sclater que mostró Wallace en sus trabajos sobre la zoología y la geografía física del Archipiélago Malayo (Wallace, 1860, 1863) fue aminorándose a medida que se encontraban cada vez más grupos cuya distribución no se adecuaba al sistema de regiones de Sclater. Así, puede decirse que más que abandonar la propuesta de Sclater, Wallace la refutó empíricamente y después la consideró un artefacto mezcla de naturalidad y conveniencia, que debía tomarse de referente en la investigación biogeográfica, más aún cuando coincidía con los rasgos principales y 'permanentes' de la geografía.

Ante la falta de evidencia a favor de la existencia de puentes hipotéticos en el pasado, la dispersión, que durante la primera etapa de construcción del modelo darwinista sólo servía para explicar las distribuciones anómalas, las raras distribuciones cosmopolitas y para repoblar las áreas cuando ocurrían extinciones locales, se había convertido entonces en una de las causas principales de los patrones biogeográficos. El mismo Lyell había ido cambiando su opinión tal vez movido por un principio de parsimonia: la dispersión resultaba menos especulativa que los puentes hipotéticos.⁸ La distribución orgánica ya podía entenderse

8 "McAndrew told me last night that the littoral shells of the Azores being European, or rather African, is in favour of a former continental extension, but I suspect that the floating of the seaweed containing their eggs may dispense with the hypothesis of the submersion of 1,200 miles of land once intervening. I want naturalist carefully to examine floating seaweed and pumice met with at sea. Tell your correspondents to look out. There

como el resultado de episodios múltiples, independientes y fortuitos de dispersión.

Wallace, que intelectualmente siempre fue heterodoxo, se cuidó mucho menos que Darwin de apegarse a los cánones prevaletentes de buena ciencia. Aunque se refirió explícitamente a la *vera causa*, al atribuir la subsidencia del área en las islas mayores del Archipiélago Indomalayo para la formación de cadenas volcánicas, en realidad empleó la expresión sin ninguna profundidad o rigor metodológico. Era bien sabido que un mismo efecto puede sugerir varias causas posibles (Martínez, 1997), de modo que el poder explicativo de los puentes para las distribuciones disyuntas no bastaba para aceptarse como *vera causa*. Las meras evidencias en favor de una hipótesis no la hacían epistemológicamente confiable. No hay nada que indique en Wallace un empleo de la *vera causa* como principio de indagación ni tampoco como principio de evaluación, *sensu* Guillaumin-Juárez (1997). Más que por demandas metodológicas, como la de evidencia independiente a la cual recurrió Darwin para desestimar las hipótesis puentistas, parece ser que Wallace viró de su posición inicial extensionista al permanentismo simplemente por razones de índole empírico. En particular, fueron dos hechos importantes los que influyeron en el giro de Wallace: 1) la naturaleza del fondo oceánico, de la cual se deducía que el fondo profundo de los mares nunca se había elevado para formar puentes ni continentes, y 2) la evidencia fáctica de las dispersiones, atestiguada recurrentemente por habitantes de islas oceánicas como las Azores y las Bermudas. La ausencia de una concepción genealógica clara, expresada en una metodología rigurosa, no le permitió cuestionar las relaciones históricas fundamentales de especies y biotas.

should be a microscopic examination of both these means of transport. Believe me ever truly yours." (Carta de Lyell a Wallace. May 32, 1867, en George, 1964, Part III: 24-25).

Los cambios que manifestó Wallace en sus concepciones biogeográficas contradicen la idea de que la versión final de su modelo, concluido en sus rasgos generales desde 1876, haya seguido un desarrollo progresivo y lineal (*v. gr.* Marchant, 1916; George, 1964), y más bien reflejan la tensión entre su interés por buscar una regionalización natural de la Tierra por un lado, y su adhesión al modelo de migración y divergencia por otro. Si bien Wallace expresó su interés por hacer una regionalización ontológica de la superficie terrestre, como proponía Sclater, no quiso admitir la carga creacionista que tenía esta propuesta. Por ello es que resulta contradictorio el que fluctúe reiteradamente entre declarar que busca hacer una regionalización natural de la superficie terrestre y considerar a las regiones zoogeográficas como artificios convencionales meramente de utilidad didáctica. Bajo esta última concepción, las áreas terminan relacionándose mediante criterios fundamentalmente fenéticos o estadísticos, es decir, mediante el número de taxones compartidos, antes que por sus relaciones genéticas, es decir, históricas.

Wallace estuvo convencido de que la distribución espacial de las formas orgánicas se vinculaba directamente con la comprensión de los procesos evolutivos. Su enorme obra representa el modelo más elaborado sobre distribución orgánica del siglo XIX. El derrotero que tomó la biogeografía neodarwinista durante la primera mitad del siglo XX, con su interés por buscar centros puntuales de origen y rutas de dispersión para cada taxón, así como su intento por solo relacionar áreas con base en el número de taxones compartidos, olvidó el claro sentido genealógico que quiso dar Wallace al estudio histórico de las áreas. Fue retomado hasta aproximadamente un siglo después, cuando volvió a resurgir el interés por hacer una regionalización biótica de la superficie terrestre con un criterio claramente genético. La emergencia de los modelos de la panbiogeografía y la

vicarianza en la segunda mitad del siglo XX coinciden en sostener que uno de los propósitos fundamentales de la biogeografía es desarrollar una clasificación natural, es decir, basada en relaciones genealógicas de las áreas con sus biotas, que son las que verdaderamente importan si lo que se desea es reconstruir la historia de la vida en sus patrones generales. Si bien estos enfoques recientes representan un avance conceptual y metodológico respecto al enfoque neodarwinista, hasta ahora no proporcionan sino un atisbo del tema que tanto apasionó a Wallace: la historia abrumadoramente compleja de la distribución orgánica en el tiempo y en el espacio.

Referencias

- Bachelard, G. 1968. Epistémologie et histoire des sciences. *Revue de Synthèse*, 49-52: 596-602.
- Briggs, J. 1974. Operation of zoogeographic barriers. *Syst. Zool.*, 23: 248-256.
- Briggs, J. C. 1984. *Centres of origin in biogeography*. Biogeography Monographs 1. Biogeography Study Group. University of Leeds. 95 p.
- Bueno, A. y J. Llorente. 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto, pp. 1-33. En: J. Llorente (ed.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Burkhardt, F. (ed.). 1998. *Charles Darwin's letters. A selection 1825-1859*. Canto. Cambridge University Press, Cambridge. 249 p.
- Cain, S. A. 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Brothers, Nueva York y Londres.
- Camerini, J. R. 1993. Evolution, biogeography, and maps. An early history of Wallace's line. *Isis*, 84: 700-727.
- Craw, R. C. 1992. Reciprocal traces: from motherland to (m)otherlands. *The body of the land*: 15-20. Dunedin Public Art Gallery, Nueva Zelanda.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1, 2a y 2b. Publicados por el autor. Caracas, Venezuela.

- Croizat, L.; G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centres of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Darlington, P. J. Jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, Nueva York, Londres, Sidney. 675 p.
- Darwin, C. 1845. *Journal of researches into the Natural History and Geology of the various countries visited by H. M. S. Beagle*. Everyman, Londres.
- Darwin, F. 1972. (1903). *More letters of Charles Darwin*. 2 vols. London. Reprinted New York, Johnson Reprint Corporation.
- De Candolle, A. P. 1820. *Essai elementaire de geographie botanique*. París & Estrasburgo.
- Fichman, M. 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *Jour. Hist. Biol.*, 10(1): 45-63.
- George, W. 1964. *Biologist philosopher: A study of the life and writings of Alfred Russel Wallace*. Abelard-Schuman. (ciudad?)
- Grande, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a tie control refinement for historical biogeography. *Paleobiology*, 11(2): 234-243.
- Guillaumin-Juárez, G. 1997. Metodología y causas verdaderas en la Filosofía Natural (1672-1859). Tesis Doctoral. UNAM, México. 314 p.
- Keast, J. A. 1977. Zoogeography and phylogeny: The theoretical background and methodology for the analysis of mammal and bird faunas, pp. 249-312. En: Hecht, Goody and Hecht (eds.). *Major patterns in Vertebrate evolution*. Plenum Press, Nueva York.
- Marchant, J. 1916. *Alfred Russel Wallace: Letters and reminiscences* (2 vol.). Casell, Londres.
- Martínez, S. 1997. *De los efectos a las causas. Sobre la historia de los patrones de explicación científica*. Paidós UNAM, México. 190 p.
- Mayr, E. y P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Nueva York. 475 p.
- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Jour. Hist. Biol.* 11: 269-305.
- Patterson, C. 1981. Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 195-223.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and classification: The reformulation of cladism*. Longman, Nueva York. 201 p.

- Sclater, P.L. 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *Jour. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, Nueva York. 247 p.
- Smith, C. 2002. página web: <http://www.wku.edu/~smithch>.
- Thiselton-Dyer, W. 1909. The geographical distribution of plants. En: A. C. Seward (ed.). Darwin and modern science. *Essays in commemoration of the centenary of the birth of Charles Darwin and of the fiftieth anniversary of the publication of the Origin of species*. Cambridge University Press, Cambridge. 595 p. Tomado de: www.bookrags.com/books/drwnm
- Wallace, A. R. 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Proc. Linn. Soc. (Zool.)*, 4: 172-184.
- Wallace, A. R. 1863. *On the physical geography of the Malay Archipelago*. *J. Roy. Geog. Soc.*, 33: 217-234.
- Wallace, A. R. 1864. On some anomalies in Zoological and Botanical Geography. *Edinburgh New Philos. Jour.*, 19: 1-15.
- Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago: The land of the Orangutan and the bird of paradise*. Macmillan, Londres.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Vol. I. Macmillan and Co., Londres. 503 p.
- Wallace, A. R. 1879. Animals and their native countries. *Nineteenth Century*, 5(24): 247-259.
- Wallace, A. R. 1880a. *Island Life*. Macmillan, Londres.
- Wallace, A. R. 1880b. Islands, as illustrating the laws of the geographical distribution of animals. *Science Lectures for the People. Eleventh Series* (Manchester & London), 1: 1-18.
- Wallace, A. R. 1889. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. Macmillan and Co. Londres & Nueva York.
- Wallace, A. R. 1894. What are Zoological Regions? *Nature*, 49: 610-613.
- Wallace, A. R. 1902. *Island Life*. (3a. ed.). MacMillan and Co., Londres. 545 p.

Procedencia de las figuras

Capítulo 1:

- Figs. 1-4. *Una visión latinoamericana de la biogeografía*. Morrone y Llorente (2003).
- Figs. 5-10. *Footsteps in the forest: Alfred Russel in the Amazon*. Knapp (1999).
- Fig. 11. *Um lugar no universo*. Vol. II *O Brasil dos viajantes*. De Moraes (1994).
- Fig. 12. *Darwinism*. Wallace (1889).

Capítulo 2:

- Figs. 13-16. *Archipiélago Malayo*. (versión española a partir de la décima edición; Vericat, 1997). Wallace (1890).
- Fig. 17. *Principia taxonomica Vol. 5*. Wallace y Darwin. Papavero y Llorente (1994).
- Figs. 18-20. *Where world collide: The Wallace line*. Van Oosterzee (1997).

Capítulo 3:

- Figs. 21-28. *Geographical distribution of animals*. Wallace (1876).
- Fig. 29. *Darwinism*. Wallace (1889).

**PUBLICACIONES DE LA
ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES**

COLECCIÓN JORGE ÁLVAREZ LLERAS

- Volumen 1 - Mora-Osejo, L.E. 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.
- Volumen 2 - Murillo, M.T. & M.A. Harker. 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.
- Volumen 3 - Lozano-Contreras, G. 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16. 148 pp, 46 figs.
- Volumen 4 - Eslava Ramírez, J.A. 1994. Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16, 174 pp, 46 figs.
- Volumen 5 - Rocha de Campos, M. 1994. Diversidad en Colombia de los cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 iv + 144 pp, 47 figs.
- Volumen 6 - Mora-Osejo, L. E. & H. Sturm. 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomos 1 y 2, 1/16, 716 pp, 190 figs.
- Volumen 7 - Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea. 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia, estado actual y perspectivas para su conservación. 1/16, 152 pp, 15 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 8 - Eslava Ramírez, J.A. 1995. Régimen de la presión atmosférica en Colombia. 1/16, 152 pp, 94 figs, 59 tablas.
- Volumen 9 - Donato, J.Ch., L. E. González & C. L. Rodríguez. 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. 1/16, 168 pp, 53 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 10 - Andrade-C. M., G. Amat & F. Fernández. (eds.) 1996. Insectos de Colombia - Estudios escogidos. 1/16, 544 pp, 145 figs, tablas y mapas.
- Volumen 11 - González, F. 1998. Inventario preliminar de gases de efecto invernadero en Colombia, 1990, Fuentes y sumideros. 1/16, xiv + 174 pp, 108 figs, tablas y gráficas.
- Volumen 12 - Díaz-Piedrahita, S. & J. Cuatrecasas. 1999. Asteráceas de la flora de Colombia, Senecioneae I, géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. 1/16, 392 pp, 110 figs, 24 mapas.
- Volumen 13 - Amat, G., M. C. Andrade, M. G. & F. Fernández (eds.) 1999. Insectos de Colombia. 1/16, 438 pp. + tablas, figuras y mapas.
- Volumen 14 - Rodríguez, H. & F. González. Opciones para la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en Colombia. 1/16 (262 pp.)
- Volumen 15 - Rodríguez, H. & González, F. 2000. Portafolio colombiano de proyectos para el MDL -sector en energía-. 1/16 (164 pp.)
- Volumen 16 - Espinosa, Baquero A. 2000. Erupciones históricas de los volcanes colombianos, 1/16. (292 pp.)
- Volumen 17 - Mora Osejo, L. E. 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo. 1/16. xii + 282.
- Volumen 18 - Roldán, G., J. A. Posada & J. C. Gutiérrez. 2001. Estudio Limnológico de los Recursos Hídricos del Parque de Piedras Blancas. 1/16. x + 146.
- Volumen 19 - Donato-Rondón, J. Ch. 2001. Fitoplancton de los Lagos Andinos del Norte de Sudamérica (Colombia). 1/16. xii. + 222 pp.
- Volumen 20 - Aristizábal García, H. 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. 1/16. xiv + 242 pp, 331 figs.
- Volumen 21 - Pinto, M. 2002. Estudio sistémico del género *Cavia*. 1/16. 216 pp. 38 figs. 31 láminas, 59 tablas.
- Volumen 22 - Orozco Pardo, C. I. 2003. Evolutionary biology of *Brunellia* Ruiz & Pavón (Brunelliaceae, Oxalidales). 1/16, 198 pp. + tablas, figuras y mapas.

COLECCIÓN ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

- Volumen 1 - Memorias del seminario en conmemoración del centenario de Erwin Schrödinger. 1987, 1/16, 221 pp.
- Volumen 2 - Díaz-Piedrahita, S. & A. Lourteig. 1989. Génesis de una flora. 1/16, vii + 362 pp, 35 figs.
- Volumen 3 - Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces. 1989. Historia epistemológica de la Química. 1/16, 128 pp.
- Volumen 4 - Hernández de Alba, G. & A. Espinosa. 1991. Tratados de minería y estudios geológicos de la época colonial, 1616-1803, 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.
- Volumen 5 - Díaz-Piedrahita, S. (ed.) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16, viii + 188 pp, 73 figs.
- Volumen 6 - Díaz-Piedrahita, S. 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16, x + 126 pp. 30 figs, (reimpreso 1997).
- Volumen 7 - Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahita. 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16, xv + 284, 14 figs. (reimpreso 1995).
- Volumen 8 - Arias de Greiff, J. 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16, 200 pp, 32 figs.
- Volumen 9 - Lértora Mendoza, C. 1995. Fuentes para el estudio de las ciencias exactas en Colombia. 1/16, 316 pp.
- Volumen 10 - Gauss, C. F. 1995. Disquisitiones Arithmeticae. Traductores: H. Barrantes, M. Josephy & A. Ruiz Zúñiga. 1/16, 540 pp.
- Volumen 11 - Murillo Quinche, L.M. 1997. Obra selecta. 1/16, x + 188 pp, 29 figs, 4 mapas.
- Volumen 12 - Romero Beltrán, A. 1997. La investigación de las dolencias infecciosas en la historia. 1/16, xiv + 540 pp.
- Volumen 13 - Barrantes, H. & A. Ruiz. 1998. La historia del Comité Interamericano de Educación Matemática. 1/16, x + 198 pp. (español e inglés). Edición electrónica paralela.
- Volumen 14 - Díaz-Piedrahita, S. 2000. Matís y los dos Mutis, 1/16, x 346 pp, 41 figs.

COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA

- Volumen 1 - Castillo, G. 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo I, 1/16, xxxii + 410, 77 figs.
- Volumen 2 - Bernal de Ramírez, I. 1993. Análisis de alimentos. 1/16, xviii + 314 pp, 28 figs. (reimpreso 1998).
- Volumen 3 - Castillo, G. 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo II. 1/16, xx + 406 pp., 49 figs.
- Volumen 4 - Cáceres, D. (ed.). 1995. Creando ciencia crean docencia. 1/16, 140 pp, 38 figs.
- Volumen 5 - Romero, C.M. & L.H. Blanco. 1996. Tópicos de Química Básica. 1/16, 240 pp, 56 figs.
- Volumen 6 - Peña, G. & M. Pinto. 1996. Mamíferos más comunes en sitios precerámicos de la sabana de Bogotá. 1/16, 98 pp, 1 mapa, 6 dibujos a color, 18 láminas y 48 gráficos.
- Volumen 7 - López, C. 1998. Mecánica Newtoniana. 1/16, 280 pp, 69 figs.
- Volumen 8 - Charris, C. J., De Castro K., & J. Varela B. 2000. Fundamentos del Análisis Complejo de una Variable. 1/16.384 pp.
- Volumen 9 - Varela, J. de D. 2000. Principios de Cristalografía. 1/16, xx + 250 pp., 17 tablas y 146 figs.
- Volumen 10 - Kairuz de Civetta, A. 2002. Introducción al estudio de la composición de los alimentos. 1/16 .186 pp, 16 fig y 30 tablas.
- Volumen 11 - Muñoz Quevedo, José M. 2003. Topología Básica. 1/16 .viii+236 pp.
- Volumen 12 - Romero de Pérez, G. 2003. Microscopía electrónica. 1/16 .xx+290 pp, 105 figs.

COLECCIÓN MEMORIAS

- Volumen 1 - (1994) Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista. 1/16, viii + 184 pp.
- Volumen 2 - (1994) Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16, iv + 38 pp.
- Volumen 3 - (1995) Memorias del Seminario-taller sobre Alta Montaña Colombiana. 1/16, 116 pp.
- Volumen 4 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de Neurocomputación. 1/16, xiv + 184 pp.
- Volumen 5 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de sobre Cambio Climático. 1/16, 138 pp, 9 figs.
- Volumen 6 - (1996) Memorias del Coloquio "Ciencia, tecnología y cultura". 1/16, xii + 198 pp.
- Volumen 7 - (1996) Memorias de la III Escuela de verano en Geometría Diferencial, ecuaciones diferenciales parciales y análisis numérico. 1/16, xiv + 174 pp.
- Volumen 8 - (1996) Memorias del Seminario de Ciencia Teórica. 1/16, xv + 170 pp.
- Volumen 9 - (1997) Memorias del Seminario en conmemoración de los 440 años del nacimiento de René Descartes. 1/16, xii + 174 pp.
- Volumen 10 - (2001) Memorias del Simposio Pueblos y Ambientes del pasado precolombino 1/16, viii + 312 pp.
- Volumen 11 - (2001) Reflexiones sobre la ciencia y la tecnología: Colombia al iniciarse el siglo XXI, 1/16, x + 166 pp.

COLECCIÓN LUIS DUQUE GÓMEZ

- Volumen 1 - Bueno Hernández, A. & J. Llorente Bousquets. 2003 El pensamiento biográfico de Alfred Russel Wallace. Bolsilibro, 196 pp.29 figs.

EDICIONES ESPECIALES

- Francisco José de Caldas, su vida, su personalidad, su obra y el descubrimiento de la hipsometría. 1958. 1/16 refilado. 94 pp.
- Alexander von Humboldt en Colombia. Extractos de sus diarios. 1982. Arias de Greiff, J. (ed.). 1/8 refilado. 286 pp., 20 figs.
- Status and problems of Science in Latin America and the Caribbean. 1990. Guardiola, M.L., J.L. Villaveces & G. Violini (eds.). 1/16, 542 pp.
- Science in Latin America and the Caribbean ad its role in regional development. 1992. Hamende, A., M.H. Hassan, J.L. Villaveces & G. Violini (eds.) 1/16, 2 vols. 824 pp.
- El cambio global, ciencia para entender el mañana. 1998. Lozano, J. (ed.), carta, 322 pp. Figs., mapas y gráficos.
- Tradición Académica. Diccionario Biográfico y Bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 1/16, x + 434 pp.

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia,

Apartado 44763, Bogotá, D.C., Fax (571)2443186 Tel. (571) 3414805

Trans. 27 No. 39A - 63/67 - E.Mail: accefyn@org.co

Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares. Mayor información a través de Internet: URL: <http://www.accefyn.org.co>



ISBN 958-9205-57-7



9 789589 205570