



Biogeografía

Marina

Yuri B. Okolodkov

La escala geológica de tiempo					
Éon	Era	Periodo	Epoca	Duración (Millones de años)	Millones de años atrás (Millones de años)
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Pleistoceno	1.64	1.64
		Neógeno	Plioceno	3.6	5.2
			Mioceno	18.1	23.3
		Terciario	Oligoceno	12.1	35.4
			Eoceno	21.1	56.5
			Paleoceno	8.5	65.0
	Mesozoico	Cretácico		80.6	145.6
		Jurásico		62.4	208.0
		Triásico		33.1	241.1
	Paleozoico	Pérmico		48.9	290.0
		Carbonífero		63.8	353.8
		Devónico		42.5	396.3
		Silúrico		42.7	439.0
		Ordovícico		54.0	493.0
		Cámbrico		67.0	560.0
Proterozoico	Neoproterozoico			20.0	580.0
	Mesoproterozoico			420	1 000
	Paleoproterozoico			1 500	2 500
Arqueano				1 350	3 850
Hadeano				750	4 600

BIOGEOGRAFÍA MARINA

Universidad Autónoma de Campeche (UAC)
Centro de Ecología, Pesquerías
y Oceanografía del Golfo de México (EPOMEX)

BIOGEOGRAFÍA MARINA

Okolodkov, Y.B. 2010. Biogeografía Marina. Universidad Autónoma de Campeche. 217 p.

ISBN 978-607-7887-09-6 (Versión impresa)

ISBN 978-607-7887-10-2 (Versión electrónica)

© Universidad Autónoma de Campeche.

Av. Agustín Melgar, S/N entre Juan de la Barrera
y calle 20. Col. Buenavista. C.P. 24030.

Campeche, Campeche, México.

CONTENIDO

PRÓLOGO

PREFACIO

1.	BIODIVERSIDAD	1
2.	HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA	23
3.	LO ESENCIAL DE LA BIOGEOGRAFÍA	35
4.	ASPECTO GEOGRÁFICO DE LA BIOGEOGRAFÍA MARINA	49
5.	BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA	81
6.	BIOGEOGRAFÍA GENERAL DEL PELAGIAL	109
7.	BIOGEOGRAFÍA REGIONAL DEL PELAGIAL	151
	GLOSARIO	189

PRÓLOGO

La comunidad científica recibe con beneplácito y da la bienvenida a la obra titulada **“Biogeografía Marina”** y tengo el privilegio y el honor de presentarla a los lectores.

La biogeografía es una ciencia de síntesis, que opera con otras disciplinas diferentes como la sistemática, la ecología, la paleontología y la geología. La investigación de las causas de los diferentes patrones de distribución geográfica es un tema que no se haya exento de controversias, ya que la diversidad de explicaciones se debe a las diferentes disciplinas involucradas que han tratado de señalar las causas de la distribución de las especies y biotas.

Con esta obra el autor pretende promover discusiones y síntesis de la biogeografía y sus aplicaciones, integrar en una obra los diferentes enfoques y escuelas, ejemplificarlos y establecer sus orígenes, conceptos e historia.

Los patrones biogeográficos se manifiestan en varias formas. Se pueden observar diferencias en la riqueza de especies marinas entre un lugar y otro. La adaptación de los organismos al ambiente marino también muestra patrones geográficos, por lo que se han reconocido razas geográficas. Las especies, géneros y familias no tienen una distribución aleatoria, ya que en su mayoría están confinados en un arreglo determinado a un área particular. El área de distribución de una especie puede caracterizarse según su forma, ubicación geográfica, continuidad, disyunciones y el reconocimiento de sus barreras biogeográficas.

El objetivo de este libro es ilustrar los principios básicos de la Biogeografía Marina, así como la mecánica de acción que debe seguirse para llegar a la interpretación de las relaciones filogenéticas entre los organismos. Aunque desde hace mucho tiempo ha existido un intenso y apasionado debate sobre las virtudes y alcances de la Biogeografía Marina, pocos aportes ha habido en este aspecto en nuestro país. Es notable la escasez en México de trabajos sobre biogeografía marina como una herramienta para entender los patrones de distribución de los organismos marinos. Este trabajo pretende contribuir al desarrollo y aplicación de la Biogeografía Marina, animar a las jóvenes generaciones de nuestro país a poner atención en esta apasionante ciencia.

Esta obra no pretende abordar todos los temas biogeográficos, sino mas bien constituye una exploración de los tópicos fundamentales de la biogeografía marina por los que el autor se ha interesado y fascinado durante todas sus años de trabajo tanto en

el campo como en el laboratorio y en lugares tan alejados como el Mar de Barents, el Mar de Chukchi o el Mar de Ross, estimulado por expertos mundiales en ficología.

El diseño del texto es con base en preguntas y respuestas. La obra se divide en siete capítulos en los que trata la diversidad biológica, la historia y la esencia de la biogeografía, el aspecto geográfico de la biogeografía marina, la biogeografía histórica, haciendo énfasis en la biogeografía de la zona pelagial a nivel de los océanos, consta de seis tablas y 41 figuras.

El libro tiene literatura citada y recomendada y un amplio glosario en idioma español acompañado con los términos equivalentes en inglés. La literatura de esta obra constituye una fuente valiosa de información biogeográfica histórica y reciente. Una parte significativa de los trabajos citados en esta obra fue publicada en ruso, debido a las investigaciones multidisciplinarias que la ex-URSS realizó en todos los océanos y de difícil acceso para el lector.

El autor del libro el Dr. Yuri B. Okolodkov, ha trabajado en Biología Marina durante 35 años. En 1983 obtuvo su grado de Maestro en Ciencias en la Universidad Estatal de Leningrado. En 1987, en el Instituto Botánico Komarov de la Academia de Ciencias de la ex-URSS en San Petersburgo obtuvo el doctorado con su tesis "Fitoplancton del Mar de Chukchi", en 2000 obtuvo su grado de Doctor Estatal con la tesis titulada "Dinoflagelados del Ártico Eurasiático" en el Instituto Botánico Komarov, posteriormente enfocó sus estudios en algas de hielo del Océano Glacial Ártico y actualmente es experto en taxonomía y sistemática de dinoflagelados marinos.

Ha participado en más de veinte expediciones marinas y aéreas rusas e internacionales al Ártico Eurasiático, noreste del Atlántico, noroeste del Pacífico y al Antártico a bordo de naves como *Polarstern* (alemán), *Nathaniel B. Palmer* (estadounidense), *Lance* (noruego), *Jan Mayen* (noruego) y el velero polaco *Oceanía*, ha colaborado como investigador invitado en diversos laboratorios de investigación marina en Polonia, Gran Bretaña, Noruega, EE.UU., Alemania y Francia. Le fueron otorgadas becas y estancias por la Real Sociedad de Londres, por el Consejo Nórdico de Ministros, por la UNESCO-CEE, por la National Science Foundation de los EE.UU. y otras organizaciones. Entre sus obras se encuentra el "Atlas de la Flora Marina del Sur de Spitsbergen", cerca de 60 artículos, capítulos de libros, a la vez que ha presentado sus avances académicos en diversos foros académicos nacionales e internacionales.

A partir del 2001 a la fecha ha trabajado en diversas universidades mexicanas como la Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, la Universidad del Mar en Puerto Ángel, Oaxaca, y actualmente en el Centro de Ecología y Pesquerías de la Universidad Veracruzana en Boca del Río, Veracruz, donde ha realizado investigaciones sobre dinoflagelados del Pacífico Mexicano y del Golfo de México y sobre especies marinas no-indígenas, y actualmente trabaja sobre diversos tópicos mari-

nos en el Golfo de México, específicamente en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, iniciando en 2005 el monitoreo de mareas rojas y ciguatera.

La obra está dirigida principalmente a estudiantes, académicos de diversas especialidades, instancias gubernamentales, tomadoras de decisiones gubernamentales.

El autor pone al alcance de los estudiantes de los diversos niveles educativos de Ciencias Marinas y de habla española su obra de consulta, texto que aporta los principios básicos sobre los que debe descansar el conocimiento biogeográfico. Estoy convencida de que este libro presenta los principios y aplicaciones sobre Biogeografía Marina de forma sencilla, clara y sobre todo, destinado a un público amplio, constituye una herramienta de valor inigualable. Si este libro anima a sus lectores a contemplar los animales y las plantas marinos desde una nueva perspectiva y una mayor comprensión, habrá tenido éxito.

Dra. Blanca Pérez-García,
UAM-I, marzo, 2008

PREFACIO

La biogeografía marina se puede definir como la ciencia que estudia las regularidades en la distribución de cada aparición de la vida y de los organismos vivientes en el mar, en una escala geológica de tiempo. En virtud de que define sus propios objeto, sujeto y métodos de estudio, se considera como una disciplina independiente, aunque estrechamente relacionada con otros campos, como la oceanografía, biodiversidad y productividad biológica, climatología, geología, paleontología, ecología y evolución de los organismos marinos.

El propósito de este libro es proporcionar una visión actualizada de la biogeografía marina, bajo una perspectiva histórica, haciendo énfasis en los organismos pelágicos. Presenta temas básicos sobre biogeografía, además de que los tópicos especiales que pueden ser de utilidad para investigadores de niveles avanzados son discutidos. El libro incluye el glosario con equivalentes en inglés. Está enfocado principalmente para estudiantes de nivel maestría y doctorado.

En este libro se podrá notar la influencia de las excelentes obras de reconocidos autores, especialmente de C. W. Beklemishev (1969) "Ecología y la Biogeografía del Pelagial", de J. C. Briggs (1995) "Biogeografía Global" y de A. I. Kafanov y V. A. Kudryashov (2000) "Biogeografía Marina: un Libro de Texto".

El libro está basado en el curso "Biogeografía Marina Avanzada", impartido originalmente a estudiantes de Maestría en Ciencias de la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa (UAM-I) en mayo del 2002. Posteriormente, se impartió a estudiantes de Maestría, Doctorado, y a colegas y estudiantes de posgrado del Centro de Ecología y Pesquerías de la Universidad Veracruzana (CEP-UV), en Jalapa (agosto 2002), y en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz (noviembre 2002).

Agradecimientos. El curso fue elaborado durante mi estancia en la UAM-I en 2001-2002 como parte de la Cátedra Patrimonial de Excelencia del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Nivel II, y de la Cátedra Divisional “Alejandro Villalobos” en la UAM-I. El apoyo financiero del CONACYT ha sido fundamental para la realización de este proyecto y se aprecia en gran medida. Asimismo, agradezco el apoyo de la Universidad Veracruzana.

Mi agradecimiento especial para el Prof. John D. Dodge (Royal Holloway, Universidad de Londres), mi colega, quien me estimuló para realizar la investigación biogeográfica, aunada a los estudios de taxonomía y ecología de dinoflagelados; a la Dra. Halina J. Semina (Instituto Shirshov de Oceanología de la Academia Rusa de Ciencias - RAS), a la Dra. Kira L. Vinogradova, a la Dra. Louisa P. Perestenko (1937-2009) (Instituto Botánico Komarov, RAS), al Dr. Igor S. Smirnov y la Dra. Sofia D. Stepanjants (Instituto Zoológico, RAS), con quienes discutí temas selectos de biogeografía; al Dr. Alexander N. Mironov (Instituto Shirshov de Oceanología) quien generosamente ayudó con la literatura. El Dr. Nikolay V. Maksimovich amablemente me proporcionó una versión de computadora de su curso de biogeografía marina que impartió en el Departamento de Ictiología e Hidrobiología en la Universidad Estatal de San Petersburgo, en Rusia, el cual me ayudó a estructurar mi propio curso. Martin McLennan de Canadá amablemente realizó la corrección de estilo del inglés, en que el libro fue escrito originalmente. Agradezco mucho a la Dra. Blanca Pérez-García de la UAM-I, al Dr. David A. Siqueiros-Beltrones del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) en La Paz, B.C.S. y al Dr. José A. Aké-Castillo del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la Universidad Veracruzana (ICIMAP-UV), Boca del Río, Ver., por su trabajo de redacción de la versión en español en completo y por sus sugerencias que sustantivamente mejoraron el estilo; a la Dra. Alma Orozco-Segovia del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la meticulosa revisión del glosario y la terminología usada; a la Mtra. Elia Sánchez-Gómez de la Facultad de la Filosofía y Letras de la UNAM, al M. en C. Ismael Gárate-Lizárraga del CICIMAR-IPN, y al Dr. David Salas-Monreal del ICIMAP-UV por algunas sugerencias de estilo; a la Dra. Isolda Luna-Vega de la Facultad de Ciencias de la UNAM, al Dr. Martin Heads de la University of the South Pacific, Suva, República de las Islas Fiji, al Dr. Demetrio Boltovskoy de la Universidad de Buenos Aires, Argentina, al Dr. Peter Convey del British Antarctic Survey, Cambridge, Reino Unido, a la Dra. Eva-Maria Nöthig y al Dr. Jens Matthiessen del Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven, Alemania, por su ayuda con la literatura.

Mi primogénito, Boris Y. Okolodkov, a quien expreso mi agradecimiento, fue responsable de transcribir y optimizar las ilustraciones que se incluyen en esta obra.

*A mis colegas
biogeógrafos marinos
Halina J. Semina,
Constantin W. Beklemishev
(1928-1983)
y Louisa P. Perestenko
(1937-2009)*

BIODIVERSIDAD

DIVERSIDAD DE ESPECIES: TIERRA Y MAR

DEFINICIÓN DE BIODIVERSIDAD

La diversidad biológica o biodiversidad se define como la variedad y variabilidad de los organismos vivos, incluyendo el número de especies y los distintos linajes filogenéticos (clados), la variación genética infraespecífica, y la diversidad “funcional” que comprende las vías de funcionamiento e interacción entre los organismos y entre éstos y su medio ambiente (Systematics Agenda 2000, 1994). La biodiversidad considera al menos tres niveles: la diversidad de especies, la diversidad genética y la diversidad de ecosistemas (Cullen, 1995).

¿Cuál es la diversidad global?

A la fecha, los sistemáticos han descrito cerca de 1.4 millones de especies de organismos, la mayoría de los cuales son insectos (Systematics Agenda 2000, 1994). El número de las especies terrestres supera al número de las especies marinas (tablas 1 y 2).

Tabla 1. Diversidad de especies terrestres (Briggs, 1995).

Grupos taxonómicos	Especies estimadas	Citas bibliográficas
Insectos	10 millones	Gaston (1991)
Nemátodos	1 millón (?)	May (1988)
Ácaros	750 000	Johnston (1982)
Plantas	300 000	Burger (1981)
Arañas	170 000	Coddington y Levi (1991)
Moluscos	20 000	Brusca y Brusca (1990)
Los demás	100 000	Varias fuentes
Total	12 340 000	

Tabla 2. Diversidad de especies marinas (Briggs, 1995).

Grupos taxonómicos	Especies estimadas	Citas bibliográficas
Artrópodos	37 000	Kensley <i>et al.</i> (com. pers.)
Nemátodos	35 000	Hope (com. pers.)
Moluscos	29 000	Brusca y Brusca (1990)
Anélidos	15 000	Fauchald (com. pers.)
Briozoarios	15 000	Cheetham (com. pers.)
Cordatos	15,000	Varias fuentes
Celenterados	9 000	Brusca y Brusca (1990)
Esponjas	9 000	Brusca y Brusca (1990)
Los demás	14 000	Varias fuentes
Total	178 000	

¿Cuáles son las principales diferencias en biodiversidad entre los ambientes terrestre y marino?

Primero, a diferencia de lo que sucede en el hábitat terrestre, en donde más de un 90% de todas las especies son miembros de un solo phylum (Arthropoda), en el medio ambiente marino la diversidad de especies se distribuye entre muchos phyla. Segundo, en los niveles de phylum y clase, la biota marina es mucho más diversa que la biota terrestre: hay 34 phyla en el mar, 17 en agua dulce y 15 terrestres; al nivel de

clase, 73 habitan en el mar, 35 en aguas continentales y sólo 33 en tierra (Nicol, 1971). Con base en los estudios de biología molecular se acumulan pruebas a favor de que la mayor parte de biodiversidad marina es debida a los organismos microscópicos (Caron y Gast, 1995). Por ejemplo, las bacterias, al contrario de las plantas y los animales, demuestran un amplio intervalo de capacidades metabólicas y fisiológicas, y uno de los factores más importantes que puede explicar esta diversidad son los cambios del ambiente físico-químico en el planeta desde su origen; las bacterias han sido reconocidas en los fósiles de la edad de 3.8 mil millones de años (Dunlap, 1995).

¿Por qué hay tan pocas especies en el mar?

Al aplicar la teoría de la biodiversidad como interacción de energía, estabilidad y área (EEA), más el factor del tiempo evolutivo, se predice que la diversidad de especies multicelulares en el mar será mucho mayor que la que se encuentra en tierra. Sin embargo, las estimaciones indican que la diversidad de especies en el mar puede ser menor al 2% de la de los organismos terrestres (tablas 1 y 2). Dentro del hábitat terrestre, la teoría de EEA parece funcionar muy bien, lo mismo que áreas marinas limitadas, pero no puede aplicarse a todo el océano.

G. E. Hutchinson (1959) sugiere que la extraordinaria diversidad de la fauna terrestre se debe a la diversidad de las plantas terrestres. También se sugiere que la riqueza específica de plantas y animales en un área dada depende de cómo la energía es captada por la vegetación. El tamaño individual de los productores primarios posiblemente sea el factor crítico al cual se atribuye la enorme discrepancia en la diversidad de especies entre la tierra y el mar (Briggs, 1995).

En el mar, casi toda la fotosíntesis se realiza a través de organismos unicelulares, que no pueden proporcionar apoyo físico a los metazoarios ni a otras plantas, y que solamente sirven como alimento. Una de las razones podría ser que existe una gran diversidad genética en las especies pelágicas, lo cual se infiere básicamente por las mediciones fisiológicas, porque son muy amplias las áreas de distribución donde las diferentes poblaciones encuentran condiciones ambientales distintas (Brand, 1989; Pierrot-Bults, 1995). El aislamiento real de poblaciones es creado solamente por las masas terrestres. Posiblemente esa sea la razón por la que las especies neríticas, en general, están más sujetas al aislamiento que las especies oceánicas.

La variación genética y la diferenciación entre las poblaciones de las mismas especies de amplia distribución geográfica se considera como el modo principal de especiación en los taxones oceánicos holoplanctónicos (Pierrot-Bults y Van der Spoel, 1976). Se considera que en el océano, los procesos de especiación son lentos, y, por lo general, incompletos, es decir, no conducen hacia nuevas especies, principalmente porque la tasa de mezcla física de todos los océanos, que es de 500-1 500 años, es rá-

pida con respecto a la mayoría de las tasas de especiación. Los cambios moleculares y morfológicos se acumulan a diferentes tasas. Se pueden formar muchas especies crípticas, que son morfológicamente idénticas, pero, en cuanto a su reproducción, son aisladas y molecularmente divergentes unas de las otras (Medlin, 1995).

¿Cuál es la utilidad de la teoría de EEA en la oceanografía?

Al aplicar la teoría de EEA se pueden observar fenómenos tales como: (1) El océano absorbe una proporción mucho mayor de energía solar de la que absorbe la tierra y funciona como una reserva mayor de calor. (2) El ambiente del océano es altamente estable comparado con el de la tierra, donde se presentan grandes fluctuaciones en cuanto a temperatura y humedad diurna y estacional. (3) El océano cubre 71% de la superficie de la Tierra, se extiende hasta cerca de 11 000 m de profundidad y provee un mayor espacio viviente, por un factor de 300 comparado con el terrestre (Thorson, 1971). Más aún, en términos de tiempo evolutivo, los primeros metazoarios aparecieron en el mar hace cerca de 800 millones de años (Stanley, 1989), y los primeros animales invadieron la tierra, probablemente, hace cerca de 400 millones de años, durante el Silúrico tardío (Selden y Edwards, 1989).

¿Por qué es tan difícil contar las especies de una por una?

Existen dos razones principales que están involucradas: (1) la sinonimia; *e.g.*, la almeja de río *Anodonta cygnea* (L.) de Europa se ha descrito y nombrado 552 veces; la almeja de agua dulce *Elliptio complanata* (Lighfoot) de América del Norte tiene cerca de 100 sinónimos (Boss, 1971); y (2) muchos organismos que han sido reconocidos como una sola especie han resultado ser un complejo de especies crípticas.

¿Qué métodos se han utilizado para hacer estimaciones sobre la biodiversidad?

Actualmente existen dos métodos. Uno es un enfoque estadístico que se basa en muestras pequeñas, que se suponen típicas de toda un área. La desventaja de este método es que depende de que las muestras realmente sean representativas. Por ejemplo, Erwin y Scott (1980), hicieron un muestreo de escarabajos aplicando la técnica de humo (los insectos caen a las trampas de embudo por la acción del humo provocado por el fuego) a 19 especímenes de una especie de árbol de la familia Tiliaceae (*Luehea seemannii* Triana et Planch.) en Panamá, y obtuvieron 1 200 especies; entonces, Erwin (1982) dedujo que debería de haber 30 millones de especies de artrópodos (principalmente insectos) en las regiones tropicales del mundo. Stork y Gaston (1990) hicieron cálculos que van de 10 a 80 millones de especies para los artrópodos. En el ambiente marino, los datos obtenidos de un hábitat que cubre 21 m² (donde se encontraron 90 677 individuos de 798 especies de pequeños metazoarios,

de las cuales 460 especies o el 58% fueron nuevas para la ciencia) se extrapolaron a 300 millones de km², que resultaron en un estimado de unos 10 millones de especies (Grassle, 1991; Grassle y Maciolek, 1992). Es posible decir que aun cuando las extrapolaciones pueden funcionar, en estos casos resultan desproporcionadas en relación con las muestras. El problema clave para estimar la riqueza de especies en una región es comprender la tasa con que las nuevas especies se acumulan con la extensión del área de estudio (Solow, 1995). El otro método deberá considerar separadamente cada taxón superior e intentar obtener las estimaciones de los expertos. Por lo menos, en una escala global, este método resultó ser más consistente que el primero (Briggs, 1995). Los problemas de estimación de la riqueza de especies relacionados con la aplicación de las funciones matemáticas a la curva especies-área fueron discutidos por Solow (1995).

¿Cuál es la diferencia entre la riqueza de especies y la diversidad de especies?

La riqueza de especies es el número total de especies de la biota (flora y fauna), en relación con una determinada área o hábitat. La diversidad de especies es una función de la riqueza y abundancia de especies. Ambos términos se utilizan frecuentemente como sinónimos, sin embargo, el segundo término tiene un sentido ecológico más preciso y denota una cierta estructura de los taxocenosis, por lo que los términos no deberían confundirse.

¿Cuántas especies permanecen aún sin ser descubiertas?

Los cálculos del número de especies que aún no han sido registradas y/o descritas oscilan entre 10 y más de 100 millones (tabla 3).

GRADIENTES DE DIVERSIDAD

GRADIENTES LATITUDINALES

¿Cuáles son los gradientes latitudinales en la diversidad de especies?

En la mayor parte de los grupos predominantes de plantas y animales, tanto terrestres como marinos, hay una relación negativa entre la latitud geográfica y la diversidad de especies llamada regla de Humboldt o regla de Wallace (figura 1). También, se considera que la regularidad mencionada se relaciona con el nombre de Forbes. Platnick (1992) señala que en los arácnidos y tal vez en otros grupos terrestres de invertebrados el patrón de la diversidad de especies tiene forma de pera: de las lati-

Tabla 3. Números de especies descritas y números estimados de especies que permanecen sin descubrir (Groombridge, 1992).

Organismos	Especies descritas	Números estimados de especies que permanecen sin descubrir
Virus	5 000	probablemente 500 000
Bacterias	4 000	400 000 – 3 millones
Hongos	70 000	1.0 – 1.5 millones
Protozoarios	40 000	100 000 – 200 000
Algas	40 000	200 000 – 10 millones
Plantas	250 000	300 000 – 500 000
Vertebrados	45 000	50 000
Anélidos	15 000	500 000 – 1.0 millón
Moluscos	70 000	200 000
Crustáceos	40 000	150 000
Arañas y ácaros	75 000	750 000 – 1.0 millón
Otros insectos	950 000	8 – 100 millones

tudes altas del norte hay un incremento gradual hacia los trópicos, pero el aumento de la diversidad continúa hacia las latitudes templadas del sur. Hay algunas excepciones en los patrones ordinarios o en los que tienen forma de pera: en el mar, sólo hay cerca de 1 000 especies de anfípodos tropicales comparado con cerca de 5 000 de las zonas templadas (Barnard, 1991). Muchas familias de invertebrados marinos viven solamente en las aguas tropicales y subtropicales.

¿Cuáles son las causas de los gradientes latitudinales?

Pianka (1966), y Brown y Gibson (1983) hicieron revisiones exhaustivas sobre las causas de los gradientes latitudinales (tabla 4). Otras explicaciones incluyen las diferencias en la carga de los epifitos, los taxones endémicos, la diversidad de los organismos huéspedes, el tamaño de población, la amplitud de nicho ecológico, la tasa de crecimiento de población, la distribución en mosaico en diferentes latitudes. Sin embargo, ni las hipótesis ecológicas ni las hipótesis del tiempo de evolución pueden explicar los gradientes.

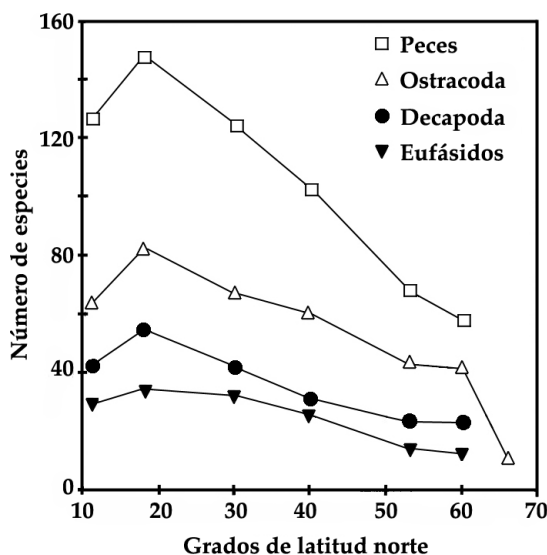


Figura 1. Variación latitudinal en número de especies recolectadas en la columna de agua a profundidades de 2 000 m (Angel, 1992).

Una dependencia de las reacciones químicas de la temperatura tampoco permite las predicciones sobre la riqueza de especies. Sólo las diferencias en la energía solar distribuida a través del globo, representadas en el océano a través de las temperaturas superficiales promedio, tienen correlaciones con los gradientes en la diversidad a lo largo de latitud, altitud y probablemente profundidad (Rohde, 1992; Roy *et al.*, 1998).

La elevada diversidad de especies en los trópicos puede deberse a la tasa de evolución más alta, como resultado de ciclos de vida más cortos, tasa de mutación más rápida, y selección más veloz bajo las temperaturas más altas. Los crustáceos pelágicos y los invertebrados bentónicos marinos de aguas someras muestran la misma tendencia de alta variabilidad genética en la zona tropical y baja en las latitudes altas (Ayala y Valentine, 1979). Sin embargo, las especies de macroalgas con las áreas de distribución más restringidas en las regiones de alta diversidad muestran la tasa de crecimiento relativamente más baja que las especies con las áreas de distribución más amplias (Santelices y Marquet, 1998).

Tabla 4. Procesos que se han hipotetizados para explicar los patrones geográficos de la diversidad de especies (Brown y Gibson, 1983).

Hipótesis o teoría	Mecanismos o acción
Perturbaciones históricas	Los hábitats que han sufrido cambios históricos no están saturados, debido a un tiempo menor para que las especies colonicen y se adapten.
Productividad	A mayor disponibilidad de energía utilizable, mayor número de especies, que pueden ser soportadas, y mayor grado de especialización de las especies coexistentes.
Dureza	Pequeños hábitats aislados, efímeros o hábitats físicamente extremos tienen tasas más bajas de colonización o tasas más altas de extinción que los hábitats grandes continuos, permanentes y físicamente uniformes.
Estabilidad climática	Un ambiente fluctuante puede descartar la especialización o incrementar la tasa de extinción, mientras que en un ambiente estable las especies pueden especializarse en recursos predecibles y persistir cuando éstas son escasas.
Heterogeneidad del hábitat	Diversas estructuras físicas del hábitat permiten una subdivisión más fina de la limitación de recursos y, por tanto, una mayor especialización.
Competencia, depredación, mutualismo	Una o más de estas clases de interacción interespecífica promueven la coexistencia y la especialización.

¿Cuál es la regla de Rapoport?

Además de las seis teorías generales, Rapoport (1982) había notado que las áreas de distribución latitudinales de cada especie disminuían conforme las latitudes bajaban. Por lo tanto, más especies podrían ubicarse en las latitudes más bajas, porque cada una requiere menos espacio. Stevens (1989, 1992), al aplicar la regla de Rapoport, detectó un incremento considerable en la diversidad tropical. Sin embargo, Rohde *et al.* (1993) consideran que la regla de Rapoport no ha mostrado que se aplique a ningún grupo de organismos que estén por debajo de latitudes cercanas a los 25°-35°N, además de que no se aplica a los peces marinos y no puede explicar los gradientes latitudinales.

La regla de Rapoport se refiere a un fenómeno local restringido al Paleártico y al Neártico, arriba de los 40°-50°N, como resultado de los efectos más severos de las épocas glaciales (Rohde, 1996). Los datos sobre la distribución geográfica de las algas marinas bentónicas apoyan la regla de Rapoport, pero se concluye que las áreas de

distribución pequeñas están relacionadas con las áreas de diversidad alta en general y no solamente en relación con el gradiente latitudinal de los polos a los trópicos (Santelices y Marquet, 1998).

¿Por qué la riqueza de especies es mayor en los trópicos?

La riqueza de los trópicos puede ser una consecuencia no sólo de la alta productividad en las latitudes bajas, sino también de la gran complejidad estructural que resulta de su alta biomasa, la cual puede soportar muchas especies de tamaño pequeño (Cox y Moore, 1993). La productividad (biológica, en el ambiente acuático) en general se entiende como la productividad secundaria, o la productividad de zooplankton. La elevada diversidad de especies en los trópicos puede deberse a la tasa de evolución más alta, como resultado de los ciclos de vida más cortos, a la tasa de mutación y a la selección más rápida bajo temperaturas más altas (Rohde, 1992).

¿Cuáles son los factores abióticos responsables de los cambios en los gradientes latitudinales de la diversidad de especies?

La circulación marina a gran escala (los giros oceánicos) y las zonas frontales dividen a los océanos en áreas donde las características físicas y químicas del agua se distribuyen equitativamente. Las corrientes periféricas representan las fronteras naturales de los biotopos, de manera que las fronteras de las áreas de distribución de las especies se concentran en las partes periféricas de la circulación del agua y presentan los máximos locales de riqueza de especies. A esto se le denomina *sinperata* (del griego: *syn* – juntos, *peratos* – dispuesto a pasar); el término fue propuesto por Kuznetsov (1936).

En la zona de los frentes hidrológicos ocurren cambios agudos en las características físicas y químicas que limitan la distribución de muchas especies. Al mínimo local de la riqueza de especies se le llama *asinperata* y se han registrado en estas zonas. Ambas, *sinperatas* y *asinperatas* constituyen la base de la zonación de flora y fauna. Sin embargo, la diversidad de organismos no es solamente un producto adicional de la geografía física, sino una consecuencia evolutiva de los procesos trofodinámicos de los ecosistemas (Roy *et al.*, 1998).

¿Cuáles son los gradientes latitudinales en la productividad de los océanos?

La distribución de la fertilidad en el ambiente marino se refleja por los nutrientes accesibles para los productores primarios, que principalmente dependen hidrográficamente de las surgencias costeras y ecuatoriales en los trópicos y de la descarga fluvial (en el Hemisferio Norte), del flujo de aguas profundas dirigido hacia arriba (en el Hemisferio Sur) en las latitudes altas (Van der Spoel y Heyman, 1983). Las zonas

de alta fertilidad son el Ártico, el Antártico, las regiones costeras del Pacífico Norte y del Atlántico Norte y la zona costera alrededor de los continentes e islas. La fertilidad se correlaciona notablemente con los nutrientes pero no con la salinidad, temperatura o corrientes. Existen grandes diferencias entre los patrones de fertilidad (fitoplancton) y de productividad biológica (zooplancton). Éstas se explican por el hecho de que la productividad primaria se mide como la productividad de fitoplancton, que temporalmente puede ser muy alta o baja. El zooplancton, usualmente con la duración de ciclos de vida más larga, no fluctúa tan ampliamente en abundancia y es alta solamente en las áreas donde hay constantemente una alta cantidad de alimento (fitoplancton). Esto corresponde con la correlación más marcada entre la biomasa de fitoplancton y la de zooplancton en los trópicos que en las latitudes altas.

LOS GRADIENTES VERTICALES

¿Quién fue el primero en describir el gradiente vertical en biodiversidad?

La diversidad de especies responde a los cambios de profundidad y altitud. En el ambiente terrestre fue von Humboldt (1805), quien lo dio a conocer y quién describió en su obra sobre la geografía de las plantas una serie de cinturones florales en las laderas de Los Andes. Posteriormente, Merriam (1894) hizo observaciones similares en los Estados Unidos y propuso una teoría de zonas altitudinales de vegetación que corresponden a las zonas latitudinales y demostró que las zonas de vida son una respuesta a los factores climáticos. La idea eventualmente se transformó en el concepto ecológico moderno de los biomas.

El gradiente altitudinal es en principio una respuesta a las condiciones climáticas, pero las condiciones locales pueden provocar alteraciones mayores. Los cambios altitudinales a menudo son oscurecidos por los cambios en la precipitación y estructura del suelo.

¿Cuáles son los patrones del gradiente vertical para el bentos?

De acuerdo con Sanders (1968), en aguas polares y templadas la diversidad de los animales bentónicos se incrementa desde la plataforma continental interna hasta la parte media del talud continental. Por ejemplo, a lo largo de la costa noreste de los Estados Unidos, se conocen unas 226 especies de la plataforma continental, pero su número se incrementa a más de 700 especies en el talud continental (Grassle, 1991).

A partir de los 2 000 m hacia abajo, hay una relación negativa entre la profundidad y la diversidad de especies de los animales bentónicos que baja notablemente (Vinoogradova, 1962). En los trópicos aparentemente existe un decremento en la diversi-

dad desde la plataforma continental interna hacia abajo, y el decremento se acelera en los límites de profundidad conocidos (200, 2 000 y 6 000 m).

A nivel de clase, la mayoría de las especies viven en la zona de la plataforma continental, y el máximo de diversidad de especies generalmente se observa a unos 200 m de profundidad.

¿En qué parte de la Tierra existe la mayor diversidad de especies de bentos?

La mayor concentración de las especies marinas del mundo se encuentra en aguas someras de la plataforma continental tropical, donde existen los arrecifes coralinos bien desarrollados, junto con las lagunas y los estuarios, en el triángulo de las Indias Orientales, que va desde las Islas Filipinas hasta la Península Malaya y un poco fuera de Nueva Guinea (Briggs, 1992). Esta región se considera un centro “secundario” de redistribución de la biota marina (Kafanov, 2001; Mironov, 2006).

¿Cuáles son los rasgos más característicos de los patrones del gradiente vertical en la diversidad de especies pelágicas?

En el mar, casi toda la absorción de luz y la producción de fotosíntesis se llevan a cabo en los 200 m superiores. Conforme se incrementa la profundidad, el aporte de alimento disminuye y también disminuye la diversidad de especies pelágicas. Esta observación general se sostiene a pesar de los efectos del estrés climático en la plataforma continental en las latitudes altas. La mayor parte del fitoplancton y una gran cantidad de pequeños herbívoros se encuentran en los 200 m superiores, pero la mayor diversidad del zooplancton con frecuencia se encuentra a profundidades mayores. Gran cantidad del zooplancton y de las especies de peces en la zona epipelágica está sujeta a una fluctuación circadiana considerable, así que la profundidad del pico de la diversidad puede variar de acuerdo a la hora del día.

LOS GRADIENTES LONGITUDINALES

¿Cuáles son los gradientes de diversidad longitudinal en la fauna de la plataforma continental en los trópicos?

La información sobre equinodermos, moluscos, crustáceos, arrecifes coralinos y peces muestra que la riqueza de la fauna del Indo-Pacífico Oeste es 2.5 veces mayor que la del Atlántico Oeste, 3.5 veces más que la del Pacífico Este y 7.3 veces más que del Atlántico Este (Briggs, 1985). La curva de la relación especies/área para las tres regiones anteriores indican una relación comparativamente consistente, pero el Atlántico Este cayó muy por debajo de la línea (figura 2). Su empobrecimiento

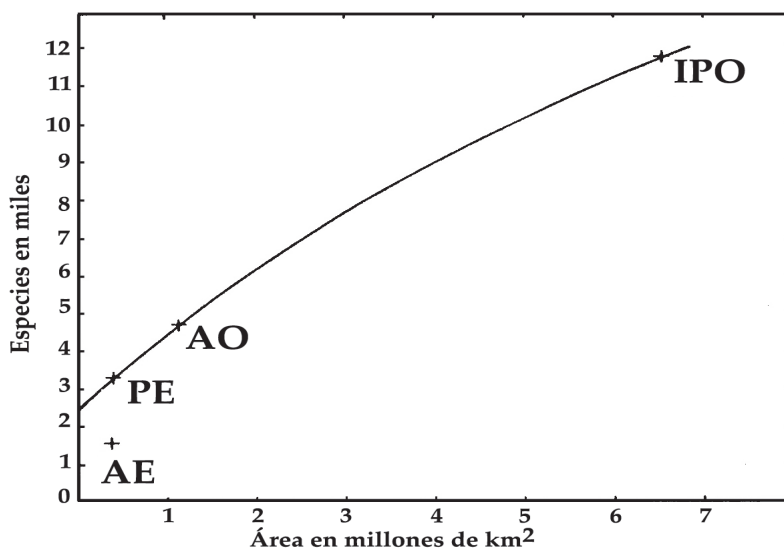


Figura 2. Curva que ilustra la relación área/especies entre las cuatro regiones marinas tropicales: la del Indo-Pacífico Oeste (IPO), la del Atlántico Oeste (AO), la del Pacífico Este (PE) y la del Atlántico Este (AE) (Briggs, 1985).

probablemente se debió a los descensos de temperaturas en las épocas glaciales, que fueron considerablemente más severos que en otras regiones tropicales. En el Indo-Pacífico Oeste, un pico en la diversidad se ha encontrado en un área relativamente pequeña que se extiende desde las Filipinas hasta la Península Malaya y aun más allá de Nueva Guinea (figura 3). Desde este triángulo de las Indias Orientales la diversidad tiende a bajar en todas las direcciones (Abbott, 1960; Allen, 1975).

¿Qué región templada del Hemisferio Norte se considera la más rica en especies?

En general, el Pacífico del Norte tiene mayor riqueza en especies que el Atlántico del Norte (Briggs, 1974; Vermeij, 1991). El Atlántico del Norte, un océano con menos capacidad de almacenamiento de calor, fue más severamente afectado por los cambios de temperatura atmosférica del Plioceno y Pleistoceno durante las épocas glaciales. El Atlántico del Norte fue penetrado por el hielo y las corrientes frías del Océano Glacial Ártico, mientras que el Pacífico del Norte estaba protegido por el Puente de Tierra de Bering. El estrés climático resultante posiblemente ha impedido que el Atlántico del Norte logre una mayor diversidad.

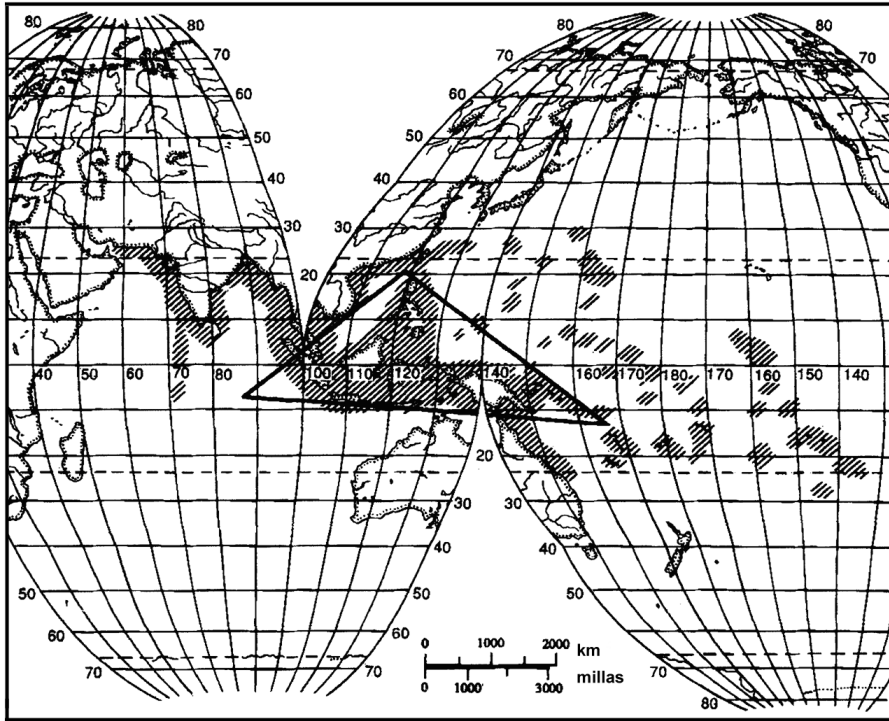


Figura 3. Centro de radiación evolutiva de las Indias Orientales que se muestra como un triángulo dentro de la Provincia de la Indo-Polinesia (rayado) del Indo-Pacífico Oeste (Briggs, 1995).

RIQUEZA DE ESPECIES Y ÁREA DEL HÁBITAT. BIOGEOGRAFÍA INSULAR

¿Cómo la riqueza de especies (S) depende del área del hábitat (A)?

Se han sugerido varios modelos simples de dos parámetros para describir la relación entre la riqueza de especies y el área del hábitat:

Ecuación potencial $S = Ca^z$,

Ecuación logarítmica lineal $S = a + k \ln A$,

Ecuación logarítmica no lineal $S = a \ln(1 + A/A_{\min})$,

donde C y z, a y k, a y $A_{\min}$, respectivamente, son valores constantes.

¿Qué es la biogeografía insular?

El modelo de equilibrio descrito por la ecuación $S = Ca^z$ propuesto por MacArthur y Wilson (1967) resultó de amplia aplicación. De acuerdo a éste modelo, debería esperarse para cada especie, en cada punto de su área de distribución, cierta mortalidad debida a la migración, a los factores climáticos y a su influencia sobre los recursos alimenticios. Cada especie tiende a alcanzar su tasa más alta de natalidad. En áreas donde la tasa de natalidad excede la mortalidad, la especie permanece. El número de especies en una isla se determina por el punto de equilibrio entre la tasa de inmigración y la mortalidad (figura 4). Si las islas de áreas distintas están situadas a variadas distancias de la fuente de colonización, la tasa de inmigración decrece con la distancia y se incrementa con el área (figura 5).

Los evolucionistas se enfocan especialmente en la flora y la fauna insular con la esperanza de resolver el problema de la especiación simpátrica. El aspecto evolutivo de los estudios de la biota insular es considerado uno de los más interesantes.

Charles Darwin notó que la dispersión de los organismos alrededor de una isla oceánica era similar a la de las cordilleras, las montañas aisladas, las reservas continentales aisladas o las cavernas. Otros hábitats, como las depresiones ultra y pseudoabisales, y los anillos sublitorales alrededor de las islas, también deberían ser objetos de biogeografía insular. Cualquier flora o fauna puede considerarse hasta cierto punto aislada, por tanto los enfoques que se utilizan en biogeografía insular son útiles en biogeografía general.

¿Cuál es el área mínima de distribución y la biota particular?

Las tres fórmulas anteriormente planteadas sugieren un incremento continuo en la riqueza de especies con el área del hábitat, lo cual no es correcto, ya que cada comunidad o unidad biogeográfica está limitada en cuanto a su espacio. El modelo hiperbólico de dos parámetros $S = S_x bA / (1 + bA)$, donde S_x y b son valores constantes, es el que describe más adecuadamente los cambios en la riqueza de especies con un cambio en el incremento del área (figura 6). El área (A_x), donde el valor S alcanza su máximo (S_x), se llama el área mínima de distribución.

Las listas de las especies representan objetos elementales de la biogeografía de flora y fauna. La máxima asociación de plantas, animales, o ambas, que habitan en una pequeña área en el mar, sin sus relaciones, su abundancia y las peculiaridades ecológicas se conoce como flora, fauna o biota particular, respectivamente. Por ejemplo, la asociación total de las especies de animales recolectadas durante todo el año en diversos tipos de litoral (rocoso, arenoso, fangoso, etc.) en el mismo golfo, pueden denominarse la fauna particular. En regiones templadas y polares, las colecciones zoológicas y botánicas se realizan en una estación del año más caliente. Sin embargo,

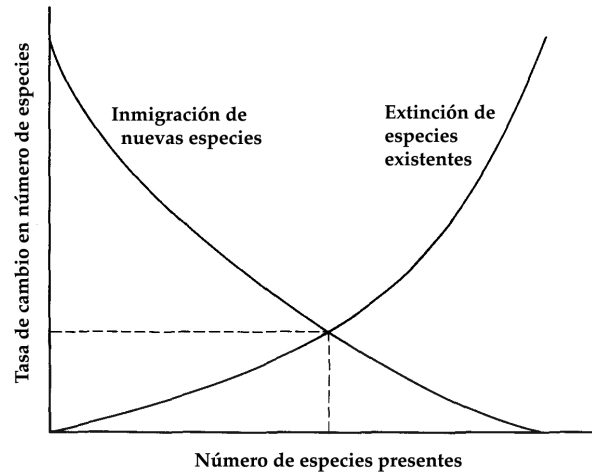


Figura 4. Modelo de equilibrio de la biota de una isla (MacArthur y Wilson, 1963).

La curva de la tasa de inmigración de nuevas especies y la curva de la tasa de extinciones de las especies ya existentes en las islas tienen su intersección en un punto de equilibrio. La línea interrumpida verticalmente desde este punto indica el número de especies que estarán presentes en la isla, mientras que la línea horizontal indica la tasa de cambio de las especies en la biota, cuando se encuentra en equilibrio.

en estas áreas la composición de especies puede cambiar considerablemente con la estación, por ello es recomendable analizar las listas estacionales de todas las especies juntas.

En la biogeografía floral-faunal, las biotas particulares se determinan por la longitud del arco en el área de estudio, que corresponde a un grado de la latitud geográfica. A pesar de la diferencia esencial en la vagilidad de varios grupos de organismos marinos, esta escala de promediar la información biogeográfica proporciona más o menos los mismos límites de la distribución de la biota.

DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

¿Cuál es la tasa de pérdida de especies?

La pérdida de la diversidad de especies se presenta a un ritmo acelerado, posiblemente a una tasa cercana a 50 000 especies por año (Wilson, 1991). Tan solo la des-

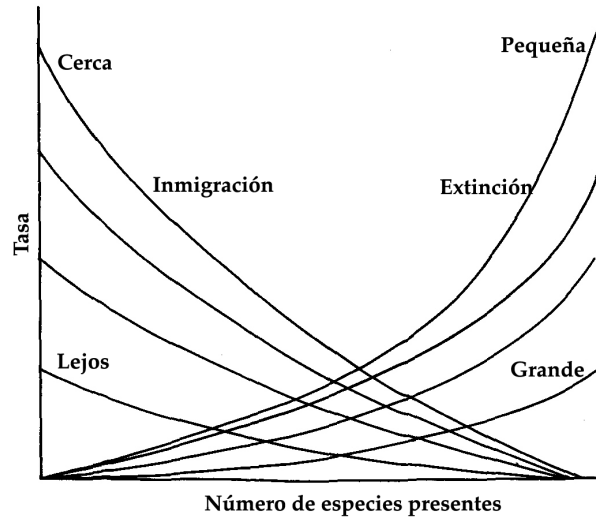


Figura 5. La interrelación entre el aislamiento y el área, al determinar el punto de equilibrio de la diversidad biótica (MacArthur y Wilson, 1963). Al incrementarse la distancia de la isla con su fuente de colonizadores baja la tasa de inmigración (izquierda). El incremento del área disminuye la tasa de extinción (derecha).

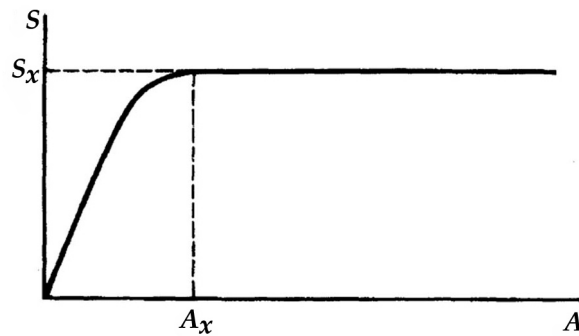


Figura 6. El modelo hiperbólico de dos parámetros $S = S_x bA / (1 + bA)$, el cual ilustra que el máximo de riqueza de especies de una unidad biogeográfica (S_x), su área de distribución mínima (A_x) y la riqueza de las especies (S) depende del área del hábitat (A) (Kafanov y Kudryashov, 2000).

aparición del área de bosque tropical podría llegar a ser tan alta como de 6 000 especies anuales. Esto equivale a la desaparición de 17 especies diariamente. De acuerdo con los cálculos de la Academia de Ciencias de California, más de 10 000 especies de organismos terrestres se extinguen cada año (Cullen, 1995).

¿Por qué debería importarnos esto?

(1) Las otras especies que comparten la Tierra con nosotros son los únicos compañeros conocidos en el universo. Tenemos una responsabilidad moral de protegerlas. (2) Cada especie, sin importar que tan pequeña o insignificante sea en apariencia, representa un logro evolutivo único. A excepción de unos cuantos producidos por poliploidía, cada especie es generalmente el resultado de más de un millón de años de selección natural. Es probable, que dentro de los próximos 35 años, el mundo perderá cerca de un 20% de su diversidad total de especies (Briggs, 1995). (3) Los centros tropicales de diversidad actúan como centros de radiación desde los cuales las especies que han evolucionado recientemente pueden repartirse a otras áreas. (4) Los hábitats dañados (básicamente a través de la deforestación, la contaminación y los asentamientos humanos) pueden destruirse también, al romper la cadena alimenticia por la sola eliminación de una especie. La biodiversidad ayuda a evitar la extinción de las especies y ayuda a preservar el equilibrio de la naturaleza, ya que entre más prístino un hábitat diferente, existen más oportunidades de que sobreviva un cambio o una amenaza, ya sea humana o natural, porque el cambio puede ser balanceado por un ajuste en algún otro sitio de la comunidad.

¿Cuántas especies los humanos pueden salvar?

Se espera que la población humana se duplique en el próximo medio siglo a más de 10 mil millones de personas. Se proyecta un incremento de 5-10% en la actividad económica global para alcanzar las demandas de la explosión demográfica (Ehrlich y Wilson, 1991). Con toda esa alteración humana del ambiente, es inútil esperar salvar a más de una cuarta parte de las especies del mundo.

¿Cuál es la relación especie/área?

La mayoría de los parques y de los refugios de vida silvestre contienen tan solo fracciones muy pequeñas del hábitat nativo que una vez existió. Su efectividad para ayudar a conservar la diversidad de especies está seriamente limitada por la relación de especie/área: un hábitat que está reducido a una décima parte de su tamaño original perderá la mitad de sus especies.

¿Cuáles son las áreas geográficas en las que el impacto del hombre sobre la biodiversidad ha sido más destructivo?

A nivel mundial, en los trópicos existen importantes concentraciones de la biodiversidad. Éstas se encuentran en las selvas lluviosas y en las Indias Orientales marinas, en las regiones de alto crecimiento de la población. Antes del impacto humano, las selvas lluviosas cubrían un área total de 6 millones de millas cuadradas, y actualmente se ha reducido su área a 3 millones de millas cuadradas. Los arrecifes corales en las Indias Orientales han sido severamente impactados por la erosión, la deforestación, la explotación del coral, la contaminación, y las técnicas destructivas de pesca.

¿Existe un acuerdo aceptado por la comunidad científica sobre la estrategia de conservación?

En el presente, no hay acuerdos entre la comunidad científica sobre las estrategias para la conservación. Se promueve más la preservación de especies poco comunes o raras. En la mayoría de los casos, se trata solamente de reliquias que marchan ya camino a la extinción. Una gran cantidad son endémicas de las islas y otros hábitats pequeños.

¿Sería preferible concentrar la preservación de los hábitats donde se encuentran un mayor número de especies?

Al enfocar nuestra atención en los centros de origen, podemos preservar las especies más nuevas, más avanzadas, que tienen el mayor potencial evolutivo. Éstas son producto de asociaciones altamente competitivas y tienen las mejores oportunidades para alcanzar el éxito. Por esto, los esfuerzos de conservación deben concentrarse en los centros de origen tropical. La riqueza de especies es un índice fácilmente observable para la localización de los centros de origen, y debería ser usado para establecer políticas y tomar decisiones acerca de la conservación biótica y planes de manejo (Erwin, 1991). Los científicos empezaron a desarrollar la metodología para seleccionar los sitios para reservas naturales sin estimar precisamente la riqueza de especies. Una de las estrategias prácticas es considerar a los organismos bien conocidos como mariposas o aves que servirán de aproximaciones para la riqueza total. Otra estrategia es basarse en las características medibles del ambiente físico-geográfico, en el caso de océanos, en el tipo de sedimento y profundidad, porque se supone que los sitios con características ambientales distintas tienen diferentes especies (Solow, 1995).

Literatura citada

- Abbott, R. T., 1960. The genus *Strombus* in the Indo-Pacific. *Indo-Pacific Mollusca*, 1: 33-146.
- Allen, G. R., 1975. Damselfishes of the southern seas. TGH Publications, Neptune City, NJ.
- Angel, M. V., 1992. Managing biodiversity in the oceans. p. 23-59. In: N. A. Peterson (ed.), *Diversity of oceanic life*, Cent. Strategic and Internat. Studies. Washington, DC.
- Ayala, F. J., y J. W. Valentine, 1979. Genetic variability in the pelagic environment: a paradox?. *Ecology*, 60(1): 24-29.
- Barnard, J. L., 1991. Amphipodological agreement with Platnick. *Journal of Natural History*, 25: 1675-1676.
- Boss, K. J., 1971. Critical estimate of the number of recent Mollusca. *Occasional Papers on Molluscs, Harvard Museum*, 3: 81-135.
- Brand, L. E., 1989. Review of genetic variability in marine phytoplankton species and the ecological implications. *Biological Oceanography*, 6: 397-409.
- Briggs, J. C., 1985. Species richness among the tropical shelf regions. *Biology of the Sea (USSR)*, 6: 3-11. (en ruso).
- Briggs, J. C., 1992. The marine East Indies: center of origin? *Global Ecology and Biogeography Letters*, 2: 149-156.
- Briggs, J. C., 1995. *Global biogeography*, Amsterdam, Elsevier.
- Brusca, R. C., y G. J. Brusca, 1990. *Invertebrates*, Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, MA.
- Brown, J. H., y A. C. Gibson, 1983. *Biogeography*, The C.V. Mosby Company, St. Louis, Toronto, London.
- Burger, W. C., 1981. Why are there so many kinds of flowering plants?, *BioScience*, 31: 572, 577-581.
- Caron, D. A., y R. J. Gast, 1995. Probing biodiversity. Molecular techniques offer powerful new tools. *Oceanus*, 38(2): 11-15.
- Coddington, J. A., y H. W. Levi, 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 565-592.
- Cox, C. B., y P. D. Moore, 1993. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, Blackwell Sci. Publ., Oxford *et al.*
- Cullen, V., 1995. Diversity – nature’s insurance policy against catastrophe. Editor’s comments on this issue’s theme. *Oceanus*, 38(2): 2-3.

- Dunlap, P. V., 1995. New insights on marine bacterial diversity. Molecular techniques complement culturing. *Oceanus*, 38(2): 16-19.
- Ehrlich, P. R., y E. O. Wilson, 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-762.
- Erwin, T. L., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36(1): 74-82.
- Erwin, T. L., 1991. An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, 253: 750-752.
- Erwin, T. L., y J. C. Scott, 1982. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: The fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *The Coleopterists Bulletin*, 34(3): 305-322.
- Gaston, K. J., 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5: 283-296.
- Grassle, J. F., 1991. Deep-sea biodiversity. *BioScience*, 41: 464-469.
- Grassle, J. F., y N. J. Maciolek, 1992. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist*, 139: 313-341.
- Groombridge, B. (ed.), 1992. Global biodiversity: status of the Earth's living resources, World Conservation Monitoring Centre. Chapman and Hall, London.
- Humboldt, A. von, 1805. Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, Paris.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- Johnston, D. E., 1982. Acara. p. 11-169. In: S. P. Parker (ed.), Synopsis and classification of living organisms, vol. 2, McGraw Hill, NY.
- Kafanov, A. I., 2001. Cenozoic Papyridea (Bivalvia, Cardiidae) and the problem of diversification of the epicontinental tropical marine biotas. *Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 5: 5-38.
- Kuznetsov, B. A., 1936. On some regularities in distribution of mammals throughout the European part of the USSR. *Zoological Journal (USSR)*, 40(1): 96-127.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of island biogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

- May, R. M., 1988. How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- Medlin, L. K., 1995. Genetic variability and phytoplankton species. p. 257-265. In: A. C. Pierrot-Bults, y S. Van der Spoel (eds.). Pelagic Biogeography ICoPB II. Proceedings of the 2nd International Conference. Final report of SCOR/IOC working group 93 "Pelagic Biogeography", Noordwijkerhout, The Netherlands, 9 July - 14 July 1995, Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report 142.
- Merriam, C. H., 1894. Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. *National Geographic Magazine*, 6: 229-238.
- Mironov, A. N., 2006. Centers of marine fauna distribution. *Entomological Review*, 86 (Suppl. 1): S32-S44.
- Nicol, D., 1971. Species, class and phylum diversity of animals. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 34: 191-194.
- Pianka, E. R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100: 33-46.
- Pierrot-Bults, A. C., 1995. Intraspecific diversity in oceanic macrozooplankton. p. 285-296. In: A. C. Pierrot-Bults, y S. Van der Spoel (eds.), Pelagic Biogeography ICoPB II. Proceedings of the 2nd International Conference. Final report of SCOR/IOC working group 93 "Pelagic Biogeography", Noordwijkerhout, The Netherlands, 9 July - 14 July 1995. Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report 142.
- Pierrot-Bults, A. C., y S. Van der Spoel, 1976. Speciation in macrozooplankton. p. 144-167. In: S. Van der Spoel, y A. C. Pierrot-Bults (eds.), Zoogeography and diversity of plankton, Bunge, Utrecht.
- Platnick, N. I., 1992. Patterns of biodiversity. p. 15-24. In: N. Eldredge (ed.), Systematics, ecology and the biodiversity crisis, Columbia Univ. Press, NY.
- Rapoport, E. N., 1982. Areography: geographical strategy of species, Pergamon Press, NY.
- Rohde, K., 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514-527.
- Rohde, K., 1996. Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters*, 3: 10-13.
- Rohde, K., M. Heap, y D. Heap, 1993. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *The American Naturalist*, 142: 1-16.

- Roy, K., D. Jablonski, J. W. Valentine, y G. Rosenberg, 1998. Marine latitudinal gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 3699-3702.
- Sanders, H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 103: 253- 282.
- Santelices, B., y P. A. Marquet, 1998. Seaweeds, latitudinal diversity patterns, and Rapoport's Rule. *Diversity and Distributions*, 4: 71-75.
- Selden, P. A., y D. Edwards, 1989. Colonisation of the land. p. 122-152. In: K. Allen, y D. Briggs (eds.). *Evolution and the fossil record*, Belhaven Press, London.
- Solow, A. R., 1995. Estimating biodiversity. Calculating unseen richness. *Oceanus*, 38(2) : 9-10.
- Stanley, S. M., 1989. *Earth and life through time*, 2nd ed. W. H. Freeman, NY.
- Stevens, G. C., 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133: 240-256.
- Stevens, G. C., 1992. Spilling over the competitive limits to species coexistence. p. 40-58. In: N. Eldredge (ed.). *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*, Columbia Univ. Press, NY.
- Stork, N., y K. Gaston, 1990. Counting species one by one. *New Scientist*, 127(1729): 43-47.
- Systematics Agenda 2000, 1994. Charting the Biosphere. Technical Report, Systematics Agenda 2000, Consortium of the American Society of Plant Taxonomists, Society of Systematic Biologists, Willi Hennig Society, Association of Systematics Collections.
- Thorson, G., 1971. *Life in the sea*, World University Library, McGraw-Hill, NY.
- Vinogradova, N. G., 1962. Vertical zonation in the distribution of the deep-sea benthic fauna of the ocean. *Deep-Sea Research*, 8: 245-250.
- Wilson, E. O., 1991. Rain forest canopy: the high frontier. *National Geographic*, 189: 78-107.

HISTORIA DE LA BIOGEOGRAFÍA

LA ANTIGÜEDAD Y LA EDAD MEDIA

LA ANTIGÜEDAD

En sus inicios la biogeografía se desarrollaba como una parte de la descripción general de la Tierra y se limitaba al registro de información, que en ocasiones llegaba a ser hasta fantástica. Había solo unas cuantas expediciones organizadas con el propósito de incrementar el conocimiento sobre la geografía. Una de estas fue la travesía que el viajero griego Pitias realizó a lo largo de la costa oeste de Europa en 350-320 A.C. y el viaje realizado por la flota de Alejandro Magno (356-323 A.C.) comandada por Nearco en 325 A.C. de la India a Mesopotamia. El historiador y geógrafo griego Estrabo (63 o 64 A.C.- ca. 24 D.C.), publicó en 64-23 A.C. su libro de 17 tomos llamado “Geografía”, el conocimiento de los antiguos griegos y romanos acerca de la Tierra. Otros naturalistas griegos, como Aristóteles (384-322 A.C.) y Claudio Ptolomeo (160-90 A.C.) también hicieron extensivo el conocimiento de la antigua Europa sobre geografía y biogeografía. La “Geografía” de Ptolomeo fue traducida posteriormente al árabe por Sabit-ibn-Kurra (836-901 D.C.), y las obras de Aristóteles fueron traducidas por Avicena (ca. 980-1037 D.C.). La Europa medieval aprendió sobre geografía antigua principalmente a través de los árabes quienes conquistaron España y el sur de Italia.

LA EDAD MEDIA

Durante el Renacimiento y la Edad Media, la información sobre geografía y biogeografía se acumulaba. “El Libro” escrito en 1298 en palabras de Marco Polo (*ca.* 1254-1324) fue una de las primeras fuentes de información para los europeos sobre las plantas y los animales del centro, este y sur de Asia. La primera edición impresa de “El Libro” apareció en 1477. La ciencia europea de la Edad Media se desarrollaba dentro de los límites de los dogmas teológicos cristianos, que atacaba el filósofo inglés Roger Bacon (1214-1294). Fue entre 1516 y 1565, que un profesor de medicina en Zurich, Conrad Gessner, publicó su voluminosa obra “La Historia de los Animales” (desde 1561). En Montpellier, Francia, Guillom Rondelé (1507-1566), publicó “La Historia Mundial de los Peces” (1554). Durante la Edad Media, la biogeografía no era en su totalidad una ciencia, era únicamente un campo de conocimiento difícilmente distanciado de una visión metafísica.

Con el colapso de las relaciones feudales y la formación de los imperios coloniales, los grandes países marítimos empezaron a organizar expediciones a la búsqueda de nuevos bienes y nuevos mercados. La marca más importante se presenta a continuación.

1415-1462: los portugueses (Diego de Silves, Dinis Dias, Diogo de Teive, Diogo Afonso y otros) descubrieron y exploraron las Islas Azores e Islas de Cabo Verde.

1486-1488: el navegador portugués Bartolomeu Díaz (1450-1500) descubrió el Cabo de Buena Esperanza, y siguiendo a lo largo de la costa africana entró el Océano Índico.

1492-1493: el primer viaje del navegante genovés Cristóbal Colón o Christopher Columbus (1451-1506) en búsqueda de la ruta occidental de Europa a India. Descubrió el llamado Nuevo Mundo: las Islas Bahamas, Cuba y Haití.

1493-1496: el segundo viaje de Cristóbal Colón al Nuevo Mundo. Exploró Cuba y la Isla La Española. Descubrió Puerto Rico y Jamaica.

1497: el italiano-inglés Giovanni Caboto o John Cabot (1455-1499) cruzó el Atlántico y alcanzó la costa noreste de América del Norte.

1497-1499: la expedición portuguesa bajo el mando del explorador portugués Vasco de Gama (1460 a 1469 -1524) descubrió la ruta marina de Europa a India pasando África del Sur. En total, realizó tres viajes a India.

1498-1500: el tercer viaje de Cristóbal Colón al Nuevo Mundo. Descubrió Trinidad y la costa continental de América del Sur (el estuario del Río Orinoco en el territorio de Venezuela moderna).

1499-1503: el navegador italiano Amerigo Vespucci (1451 a 1454 -1512) realizó dos o tres viajes a América del Sur y estudió toda la costa del continente del Golfo de Venezuela casi hasta la Tierra del Fuego. Colón descubrió el Nuevo Mundo pero Vespucci estableció que este mundo era nuevo. El amateur geógrafo alemán Waldseemüller era el primero quien escribió “America” en el mapa en 1507.

1502-1504: el cuarto (último) viaje de Cristóbal Colón al Nuevo Mundo. Descubrió el istmo centroamericano.

1519-1522: el navegante portugués Fernando Magellanes (1480-1521) realizó el primer viaje alrededor del mundo.

1577-1580: el explorador inglés Francis Drake (*ca.* 1540-1596) realizó el viaje alrededor del mundo.

1594-1597: el navegante holandés Willem Barents (*ca.* 1550-1597) descubrió los archipiélagos Novaya Zemlya y Spitsbergen y en búsqueda de la ruta noreste de Europa a Asia Oriental. En total, realizó tres viajes buscando el pasaje.

LOS SIGLOS XVII Y XVIII

SIGLO XVII

En el siglo XVII la tarea a que se daban los biogeógrafos era sencilla. El libro del Génesis contaba como todos los hombres descendían de Noé y habían llegado desde Armenia a sus países actuales. Se consideraba entonces que lo mismo era cierto para todos los animales. Los estudiosos religiosos trabajaban sobre los detalles de la estructura del Arca, para poder acomodar un par de cada especie animal. El Arca se había repetido docenas de veces en los pasados 300 años, aun cuando en 1985 se encontraron reportes de cinco expediciones que apuradamente examinaban las mesetas del Monte Ararat en Armenia antigua (ahora está en el territorio de Turquía) en la búsqueda de los restos del Arca (Briggs, 1995). Hale (1609-1676) erigió puentes terrestres teóricos para explicar cómo los animales debieron llegar del Viejo al Nuevo Mundo. Ya para el siglo XVIII era necesario abandonar la idea del Arca, porque ya la gente se había informado sobre el tema de la historia natural.

El holandés Bernhardus Varenius (1622-*ca.* 1650) publicó “La Geografía General”, en donde hacía una distinción entre la geografía general y la regional. Él fue el primero que completó la división físico-geográfica de los océanos que hacía una distinción entre los cinco océanos y que utilizaba peculiaridades biogeográficas de cada uno de ellos.

Mientras tanto, ocurrieron dos viajes importantes:

1642-1644: la expedición holandesa bajo el mando de Abel Tasman (1603-1644) descubrió Tasmania, Nueva Zelanda, los archipiélagos de Tonga y Fiji.

1648: el navegante ruso, Semen Dezhnev (1605-1673) descubrió que el Estrecho de Bering pasaba del Océano Glacial Ártico al Océano Pacífico.

SIGLO XVIII

Johannes F. Gronovius publicó "*Flora Virginica*" (1743). Carl Linnaeus o Linneo (1707-1778) publicó "*Flora Suecica*" (1745), "*Fauna Suecica*" (1746) y "*Flora Zeylandica*" (1747).

Johann G. Gmelin (1709-1755) publicó "*Flora Sibirica*" (1747-1769).

Para mediados del siglo XVIII, el concepto del Arca había cedido ante el de la Montaña Paradisiaca (sugerido por Linneo), que a su vez también dio paso a la idea de la creación en diversos sitios. El axioma de Linneo sobre la invariabilidad de las especies a través del tiempo fue reemplazado por uno del cambio bajo la influencia ambiental. Finalmente, los naturalistas empezaron a estudiar las asociaciones de plantas y animales en varias partes del mundo. Se formaron las primeras ideas acerca de la zonación latitudinal, incluyendo la zonación biogeográfica de los océanos. Y fue en la práctica que se implementó un método comparativo que utiliza un enfoque cuantitativo. Los registros paleontológicos demostraron que los cambios en la vida orgánica fueron acompañados por cambios geológicos.

Georges-Louis LeClerc Comte de Buffon (1707-1788) publicó la "*Histoire Naturelle*" en 80 volúmenes (1749-1804). La parte botánica de esta obra fue realizada por Jean-Baptiste Lamarck.

Johann Reinhold Forster (1729-1798) publicó "*A Catalogue of the Animals of North America*" (1770-1772) y "*Observations Made during a Voyage round the World*" (1781).

Eberhard Zimmermann (1743-1783), en una serie de trabajos zoogeográficos publicados en 1777-1783 claramente separó el aspecto zoológico (zoología geográfica) y el aspecto geográfico de la biogeografía (geografía zoológica), y introdujo el término "zoogeografía".

Otto Fabricius (1744-1822) publicó la "*Fauna Groenlandica*" (1780).

Thomas Pennant (1726-1798) en su obra "*Arctic Zoology*" (1784-1785) era el primero quien llamó atención al problema de rutas migratorias, lo que tiene un gran importancia histórica.

Karl Willdenow (1765-1812) publicó “Grundriss der Kräuterkunde” (1792).

Las expediciones del siglo XVIII más importantes son los siguientes:

1725-1730: La Primera Expedición de Kamchatka bajo el mando de Vitus Bering (1680-1741) y Alexey Chirikov (1703-1748) al Pacífico del Norte.

1733-1743: La Segunda Expedición de Kamchatka bajo el mando de Bering y Chirikov estudió Asia noreste y Europa y descubrieron la costa noroeste de América del Norte y las Islas Aleutinas.

1766-1769: la expedición francesa alrededor del mundo bajo el mando de Louis de Bougainville (1729-1811) realizó una serie de descubrimientos en el Océano Pacífico.

1768-1771: el primer viaje alrededor del mundo por el navegante inglés James Cook (1728-1779) en búsqueda de un continente sureño misterioso. Descubrió la costa este de Australia.

1768-1792: la expedición rusa a las Islas Aleutinas y la Península de Alaska.

1772-1775: el segundo viaje de Cook. Descubrió Nueva Caledonia y las Islas Georgia del Sur.

1776-1780: el tercer viaje de Cook. Descubrió las Islas de Hawaii, estudió el Estrecho de Bering y la costa ártica de Alaska.

1785-1788: el viaje alrededor del mundo por la expedición francesa bajo el mando de Francois Laprousse (1741-1788). Estudió las costas de Asia este y la región de Australia.

LOS SIGLOS XIX Y XX

SIGLO XIX

Alexander von Humboldt publicó “Essai sur la géographie des plantes; accompagné d’un tableau physique des régions équinoxiales” (1805).

J.-B. Lamarck y Augustin Pyramus de Candolle publicaron el primer mapa biogeográfico en la historia de la ciencia en la tercera edición de “Flore française” (1805).

James Cowles Prichard publicó “Researches into the Physical History of Mankind” (1813; 2a edición en 1826).

A. P. de Candolle publicó “Essai elementaire de geographie botanique” (1820).

Joachim F. Schouw publicó “Grundzuge einer allgemeiner Pflanzengeographie” (1823).

William Buckland publicó *"Reliquiae Diluvianae"* (1823)

Adolphe Brongniart publicó *"Histoire des Vegetaux Fossiles"* (1828).

Georges Cuvier publicó *"Essay of the Theory of the Earth"* (1827).

Alphonse de Candolle (hijo de A. P. de Candolle) publicó dos volúmenes de la *"Géographie botanique raisonnée"* (1855).

Charles Lyell publicó *"Principles of Geology"* (1830-1832).

Edward Forbes publicó *"Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea"* (1843).

James Dwight Dana publicó el artículo *"On an Isothermal Oceanic Chart"* (1853) sobre la distribución de corales y crustáceos en *American Journal of Science*.

Edward Forbes publicó el mapa de distribución de la vida marina en *"The Physical Atlas of Natural Phenomena"* por Alexander K. Johnston (1856), lo cual era el primer trabajo detallado sobre la biogeografía marina. En 1859, la obra póstuma de Forbes *"The Natural History of European Sea"* fue publicada.

Charles Darwin y Alfred Russel Wallace anunciaron su teoría en *Journal of the Linnean Society of London* en 1858.

Philip Lutley Sclater publicó el artículo *"On the Geographical Distribution of the Class Aves"* (1858) y un artículo sobre la distribución de mamíferos marinos en 1897.

Charles Darwin publicó el libro *"On the Origin of Species by Means of Natural Selection"* (1859).

Joseph Dalton Hooker publicó el artículo *"On the Origin and Distribution of Vegetable Species: Introductory Essay to the Flora of Tasmania"* (1860) y *"Outlines of the Distribution of Arctic Plants"* (1861).

August Heinrich Rudolf Grisebach publicó *"Die Vegetation der Erde nach ihrer Klimatischen Anordnung"* (1872).

Ernst Haeckel publicó *"The History of Creation, or the Development of the Earth and its Inhabitants by the Action of Natural Causes"* (1876).

Alfred Russel Wallace publicó su obra de dos volúmenes *"The Geographic Distribution of Animals"* (1876), y los libros *"Island Life"* (1880) y *"The World of Life"* (1910).

Adolf Engler publicó *"Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt"* (1879-1882).

Ludwig K. Schmarda publicó *"Die Geografische Verbreitung der Tierre"* (1885).

Edouard Louis Trouessart publicó "La Geographie Zoologique" (1890).
 Carl Georg Oscar Drude publicó "Handbuch der Pflanzengeographie" (1890).
 Frank E. Beddard publicó "A Textbook of Zoogeography" (1895).
 Eugenius Warming publicó "Lehrbuch der Okologischen Pflanzengeographie" (1896).
 Arnold Ortmann publicó "Grundzuge der Marinen Tiergeographie" (1896).
 Andreas Franz Wilhelm Schimper publicó "Pflanzen-Geographie auf Physiologischer Grundlage" (en 1898 en alemán; en 1903 en inglés).

SIGLOS XX Y XXI

Theodor Arldt publicó "Entwicklung der Kontinente und Ihrer Lebwelt" (1906).
 Angelo Heilprin publicó "The Geographic and Geological Distribution of Animals" (1907).
 William Diller Matthew (1871-1930) publicó el artículo "Climate and Evolution" (1915).
 Friedrich Dahl publicó "Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie" (1921).
 Richard Hesse publicó "Tiergeographie auf ökologischer Grundlage" (en 1924 en alemán; en 1937 en inglés).
 John Christopher Willis publicó "Age and Area: A Study in Geographical Distribution and Origin of Species" (1922).
 Hermann von Ihering publicó "Die Geschichte des Atlantischen Ozeans" (1927).
 Sven Ekman publicó "Tiergeographie des Meeres" (en 1935 en alemán; en 1953 en inglés).
 Marion I. Newbigin publicó "Plant and Animal Geography" (1936).
 Vladimir G. Geptner publicó "General Zoogeography" (1936, en ruso).
 Frederic E. Clements y Victor E. Shelford publicaron "Bio-ecology" (1938).
 Ivan I. Puzanov publicó "Zoogeography" (1938, en ruso).
 Lee R. Dice publicó "The Biotic Provinces of North America" (1943).
 Evgeniy V. Wulff publicó "An Introduction to Historical Plant Geography" (1943).
 Stanley A. Cain publicó "Foundations of Plant Geography" (1944).
 V. V. Alekhin publicó "Geography of Plants: fundamentals of phytogeography, ecology and phytocenology" (1944; en ruso).

- Nikolay A. Bobrinsky, Lev A. Zenkevich y Yakov A. Birstein publicaron "Geography of Animals" (1946, en ruso).
- R. D. O. Good publicó "The Geography of the Flowering Plants" (1947; 2a edición en 1953; 3a edición en 1974).
- R. Hesse, W. C. Allee y K. P. Schmidt publicaron "Ecological animal geography" (1951; 2a edición).
- León Croizat publicó "Manual of Phytogeography" (1952).
- Pierre M. Dansereau publicó "Biogeography: An Ecological Perspective" (1957).
- Philip J. Darlington, Jr. publicó "Zoogeography: the Geographic Distribution of Animals" (1957) y "Biogeography of the Southern End of the World" (1965).
- León Croizat publicó "Panbiogeography" (1958).
- George Gaylord Simpson publicó "Evolution and geography: An Essay on Historical Biogeography with Special Reference to Mammals" (1962).
- A. I. Tolmachev publicó "Fundamentals of the Theory about Ranges of Distribution" (1962, en ruso).
- A. G. Voronov publicó "Biogeography (with Elements of Biology)" (1963, en ruso).
- H. A. Gleason y A. Cronquist publicaron "The Natural Geography of Plants" (1964).
- S. Nishimura publicó "The Zoogeographic Aspects of the Japan Sea" (1965-1969).
- Armen L. Takhtajan publicó "Flowering Plants: Origin and Dispersal" (1969, en ruso).
- Brian Seddon publicó "Island Life" (1965) y "Introduction to Biogeography" (1971).
- Willi Hennig publicó "Phylogenetic Systematics" (en 1966 en inglés, en 1950 en alemán).
- Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson publicaron "The Theory of Island Biogeography" (1967).
- G. de Lattin publicó "Grundriss der Zoogeographie" (1967).
- Miklos D. F. Udvardy publicó "Dynamic Zoogeography" (1969).
- Constantin W. Beklemishev publicó "Ecology and Biogeography of the Open Ocean" (1969 en ruso; 1976 en inglés).
- Yaroslav I. Starobogatov publicó "The Fauna of Molluscs and the Zoogeographical Zonation of the Continental Reservoirs of the Earth" (1970).

- F. A. Middlemiss y P. F. Rawson (eds.) publicaron "Faunal Provinces in Space and Time" (1971).
- Robert H. MacArthur publicó "Geographical Ecology: Patterns in the Distributions of Species" (1972).
- D. H. Valentine (ed.) publicó "Taxonomy, Phytogeography and Evolution" (1972).
- G. Wilma publicó "Animal Geography" (1972).
- C. Barry Cox, Ian N. Healey y Peter D. Moore publicaron "Biogeography" (1973).
- A. Hallam (ed.) publicó "Atlas of Paleobiogeography" (1973).
- N. F. Hughes (ed.) publicó *Organisms and Continents through Time* (1973).
- Sherwin Carlquist publicó "Island Biology" (1974).
- John C. Briggs publicó "Marine Biogeography" (1974), "Biogeography and Plate Tectonics" (1987), y "Global Biogeography" (1995).
- E. H. Rapoport publicó "Areography. Geographical Strategies of Species" (1975).
- P. Banarescu y N. Boscau publicaron "Biographie" (1978).
- Geerat J. Vermeij publicó "Biogeography and Adaptation" (1978).
- P. P. Vtorov y N. N. Drozdov publicaron "Biogeography" (1978, en ruso).
- J. Gray y A. J. Boucot (eds.) publicaron "Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment" (1979).
- S. Van der Spoel y A. C. Pierrot-Bults (eds.) publicaron "Zoogeography and Diversity in Plankton" (1979).
- E. C. Pielou publicó "Biogeography" (1979).
- G. Nelson y D. E. Rosen (eds.) publicaron "Vicariance Biogeography: a Critique" (1981).
- P. Stott publicó "Historical Plant Geography" (1981).
- G. Nelson y N. Platnick publicaron "Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance" (1981).
- E. O. Wiley publicó "Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics" (1981).
- Oleg G. Kussakin (ed.) publicó "Marine Biogeography" (1982, en ruso).
- Armen L. Takhtajan publicó "Floristic Regions of the World" (1986).
- J. A. Brown y A. C. Gibson publicaron "Biogeography" (1983; 2a edición en 1998).
- A. Lacoste y R. Salanon publicaron "Éléments de Biogéographie" (1973).

- S. Van der Spoel y R. P. Heyman publicaron "A Comparative Atlas of Zooplankton. Biological Patterns in the Oceans" (1983).
- E. Ezcurra, M. Equihua, B. Colman y S. Sánchez publicaron "Metodos Cuantitativos en la Biogeografía" (1984).
- R. H. MacArthur publicó "Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species" (1984).
- S. A. Morain publicó "Systematic and Regional Biogeography" (1984).
- A. G. Voronov, N. N. Drozdov y E. G. Myalo publicó "Biogeography of the World" (1985, en ruso).
- C. J. Humphries y L. R. Parenti publicaron "Cladistic Biogeography" (1986; 2a edición 1999).
- A. C. Pierrot-Bults *et al.* (eds.) publicaron "Pelagic Biogeography" (1986).
- J. D. Sauer publicó "Plant Migration: the Dynamics of Geographic Patterning of Seed Plant Species" (1988).
- A. A. Myers y P. S. Giller (eds.) publicaron "Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions" (1988).
- Y. I. Chernov (ed.) publicó "The Biosphere: Evolution, Space, Time: Biogeographic Essays" (1988, en ruso).
- H. W. Mielke publicó "Patterns of Life. Biogeography of a Changing World" (1989).
- R. Hengeveld publicó "Dynamic Biogeography" (1992).
- D. Espinosa y J. Llorente publicaron "Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas" (1993).
- B. A. Maurer publicó "Geographical Population Analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity" (1994).
- R. I. Miller publicó "Mapping the Diversity of Nature" (1994).
- A. C. Pierrot-Bults y S. Van der Spoel (eds.) publicaron "Pelagic Biogeography" (1995).
- R. G. Bailey publicó "Ecosystem Geography" (1996).
- J. H. S. Blaxter *et al.* (eds.) publicaron "The Biogeography of the Oceans" (1997).
- Alan Longhurst publicó "Ecological Geography of the Sea" (1998).
- R. C. Craw, J. R. Grehan y M. J. Heads publicaron "Panbiogeography: Tracking the History of Life" (1999).

- C. J. Humphries y L. Parenti publicaron "Cladistic Biogeography: Interpreting Patterns of Plant and Animal Distributions" (1999).
- K. M. Petrov publicó "Biogeography of the Ocean: Geographic Approach to Investigation" (1999, en ruso).
- J. C. Avise publicó "Phylogeography: the History and Formation of Species" (2000).
- J. V. Crisci, L. Katinas y P. Posadas publicaron "Introducción a la Teoría y Práctica de la Biogeografía Histórica" (en 2000 en español, en 2003 en inglés).
- A. I. Kafanov y V. A. Kudryashov publicaron "Marine Biogeography" (2000, en ruso).
- J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (eds.) publicaron "Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones" (2001).
- J. J. Morrone publicó "Sistemática, Biogeografía, Evolución" (2001).
- D. Espinosa Organista, J. J. Morrone, J. Llorente Bousquets y O. Flores Villela publicaron "Introducción al Análisis de Patrones en Biogeografía Histórica" (2002).
- J. J. Morrone y J. Llorente Bousquets (eds.) publicaron "Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía" (2003).
- N. Papayero, D. Martins Teixeira, J. Llorente Bousquets y A. Bueno publicaron "Historia de la Biogeografía. I. El periodo Preevolutivo" (2004).
- A. I. Kafanov (ed.) publicó "General Problems in Marine Biogeography: In Memory of the Academician O. G. Kusakin" (2004).
- J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (eds.) publicaron "Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines" (2005).

Literatura recomendada

- Briggs, J. C., 1995. Global biogeography, *Developments in Paleontology and Stratigraphy* 14, Elsevier, Amsterdam *et al.*
- Brown, J. H., y A. C. Gibson, 1983. Biogeography, Chapter 1. The science of biogeography), The C.V. Mosby Company, St. Louis, Toronto, London.
- Browne, J., 1983. The secular ark. *Studies in the history of biogeography*, Yale University Press, New Haven, CT & London.
- George, W., 1981. Wallace and his line. p. 3-8. *In*: T. C. Whitmore (ed.), *Wallace's line and plate tectonics*, Clarendon Press, Oxford.
- Kinch, M. P., 1980. Geographic distribution and the origin of life: the development of early nineteenth-century British explanations. *Historical Biology*, 13: 91-119.
- Kohlhepp, G., 2005. Scientific findings of Alexander von Humboldt's expedition into the Spanish-American Tropics (1799-1804) from a geographical point of view. *Anais de Academia Brasileira de Ciências*, 77(2): 325-342.
- Naumov, G. V., 1969. Brief history of biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Nelson, G., 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *Historical Biology*, 11: 269-305.
- Papayero, N., D. Martins Teixeira, J. Llorente Bousquets, y A. Bueno, 2004. Historia de la biogeografía. I. El periodo preevolutivo, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

LO ESENCIAL DE LA BIOGEOGRAFÍA

DEFINICIONES GENERALES, OBJETO, SUJETO Y LA FINALIDAD DE LA BIOGEOGRAFÍA

DEFINICIÓN DE BIOGEOGRAFÍA

La biogeografía (del griego *bios* – vida, *geo* – tierra, *grafos* – describir) como disciplina científica estudia las regularidades geográficas en la distribución, presente y pasada, de los organismos, alrededor de la superficie de la Tierra a través de una escala geológica de tiempo.

OBJETO Y SUJETO DE LA BIOGEOGRAFÍA

El objeto de los estudios biogeográficos lo constituyen las especies, los taxones de otros rangos, la fauna, la flora, la biota, las comunidades y los ecosistemas. El sujeto de la biogeografía lo representan las áreas de distribución de los organismos recientes y fósiles.

LA FINALIDAD DE LA BIOGEOGRAFÍA

La biogeografía estudia la división espacio-temporal de la estructura del biotopo (Lavrenko, 1964; Levushkin, 1982), o geomérica, que consiste en el conjunto total de los organismos vivos en la Tierra, por esto la biogeografía es una disciplina biológica de conocimiento, no geográfica ni de transición entre la biología y la geografía. El propósito de la biogeografía no son las características de las áreas basadas en sus floras y faunas, sino las relaciones entre las floras y las faunas. Con este planteamiento, el propósito tiene el sentido, tanto en niveles empíricos, como teóricos, permitiendo la construcción de la teoría de biogeografía.

LA UNIDAD BIOGEOGRÁFICA

La unidad biogeográfica es una subdivisión biogeográfica que tiene su propio nombre, un rango del sistema jerárquico de zonación de categorías y sus peculiaridades.

La unidad mínima biogeográfica es una unidad elemental de análisis y clasificación, que ya no se subdivide, por los métodos que se usan en una rama de la biogeografía. En la biogeografía florística y faunística, la unidad mínima biogeográfica se caracteriza por la ausencia de cualquier límite esencial de un área de distribución que cruce a través de ésta. La ausencia de una especie en una área dada se puede interpretar de dos maneras: (1) las especies no pudieron y no tenían suficiente tiempo para ocupar el área, pero si invaden el área, son capaces de vivir ahí; (2) las especies pueden invadir el área en cualquier momento, pero no pueden vivir ahí bajo las condiciones medioambientales. La primera situación es interesante para un biogeógrafo, mientras que la segunda lo es para un ecólogo. Esto quiere decir que cualquier área bajo estudio puede subdividirse en la base de una proporción entre las actuales áreas de distribución y las potenciales (Starobogatov, 1970). Para la mayoría de las especies, las áreas de distribución actuales son menores que las potenciales. Se observa coincidencia entre los dos áreas de distribución para las especies capaces de dispersarse fácilmente o para las especies distribuidas sin dificultad por humanos. Cuando se divide el área de estudio en partes, se incrementará el número de especies, las áreas de distribución actuales y las potenciales de éstas se traslapan completamente. Finalmente, el traslape se observará para todas las especies. Cuando se continúa con la subdivisión del área, el traslape permanecerá completo.

Por lo tanto, la unidad mínima geográfica puede definirse como el área máxima, dentro de la cual las partes de las áreas de distribución potenciales de todas las especies que se sitúan en el área son congruentes con las partes relevantes de las áreas de distribución actuales, o donde la diferencia entre los dos tipos de áreas de distri-

bución es prácticamente nula. En biogeografía, la barrera se puede definir como el área que determina las diferencias entre las áreas de distribución actuales y las potenciales. Si una de las regiones a comparar está bien delimitada fisiográficamente, se requiere hacer una investigación adicional para contestar a la pregunta si la región corresponde a una unidad mínima o más pequeña.

LA CATEGORÍA BIOGEOGRÁFICA

La categoría biogeográfica es una totalidad de todas las unidades biogeográficas del mismo rango en un sistema jerárquico de la zonación biogeográfica. El distrito, la provincia, la región/zona, y el reino son las principales categorías biogeográficas. En ocasiones se usan otras categorías como el dominio o el bioma (Longhurst, 1995 y 1998). En biogeografía marina, generalmente el distrito es el que corresponde a la unidad biogeográfica mínima. Una provincia generalmente significa el conjunto de los distritos del mismo centro floral o faunal. Una provincia puede tener un grado de endemismo (véase Capítulo 4, Endemismo), pero debe tener su propio centro de especiación, mientras que las zonas de transición no lo tienen (Nesis, 1982).

EL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN

El área de distribución es la superficie de la Tierra (acuática o terrestre) que ocupa un cierto taxón (ya sea a nivel de especie, subespecie, género, etc.). En sentido biogeográfico, la flora y la fauna es un conjunto de los taxones total de animales/plantas que habita en una parte concreta de la superficie de la Tierra, no obstante su abundancia y su papel (nicho ecológico) en las comunidades.

UBICACIÓN DE LA BIOGEOGRAFÍA ENTRE OTRAS CIENCIAS

¿Cuáles ciencias se relacionan con la biogeografía?

La biogeografía tiene mucho en común con otras ciencias como la corología, la geobotánica, la ecología, la paleobiología, sin embargo, tiene sus propios objetos, sujetos, métodos y objetivos, y por tanto no es igual que las otras ciencias.

FITOGEOGEOGRAFÍA Y ZOOGEOGRAFÍA

La fitogeografía y la zoogeografía conforman la biogeografía, y no son ramas separadas de la biología. En cambio, la biogeografía debería dividirse en biogeografía terrestre, biogeografía de las aguas continentales y biogeografía marina, ya que las regularidades en la distribución de los organismos y los factores ecológicos que están involucrados en estas son diferentes. En el mar, los organismos manifiestan una distribución geográfica tridimensional, mientras que en tierra es solo bidimensional, con algunas excepciones, tales como el ambiente límnico, el suelo y el bosque tropical lluvioso.

SUBDIVISIÓN DE LA BIOGEOGRAFÍA MARINA

La biogeografía marina debería estar dividida en biogeografía de bental y biogeografía de pelagial, el cual incluye tanto plancton como necton (Parin y Beklemishev, 1966; Parin, 1968). La biogeografía del pelagial debería estar dividida en biogeografía pelágica en sentido estricto (de los biotopos del océano abierto) y la biogeografía de los ecotonos costeros y cerca del fondo marino; éstos últimos recuerdan la división de bentos (Beklemishev y Semina, 1962; Brinton, 1962). Debería aplicarse el mismo enfoque biotópico a la división del pelagial en sentido estricto y a su diferenciación vertical relacionada a las condiciones de temperatura. Las zonas verticales son como sigue: (1) la capa superior homogénea, (2) las aguas inmediatamente debajo de la superficie con un agudo gradiente en la temperatura, y (3) las aguas profundas homogéneas.

COROLOGÍA Y LA BIOGEOGRAFÍA

El término “corología” fue propuesto por Ernst Haeckel (1834-1919) en 1866 (del griego: *choros* – lugar, espacio; *logos* – sentido, juicio) para designar la ciencia sobre la distribución espacial de los organismos, incluyendo la distribución horizontal y vertical por arriba y por debajo del nivel del mar. Consecuentemente, el término “corología” es más amplio y con un significado menos específico.

Las diferencias en las áreas de distribución de los organismos puede explicarse exclusivamente por los factores ecológicos locales (corología ecológica), o por factores físico-geográficos a escala planetaria o regional (corología geográfica, o la biogeografía). La geobotánica debería estar adscrita a la corología ecológica. En la ecología de los animales, no hay un término usado ampliamente que sea análogo a la geobotánica. El término “geozoología” se ha utilizado solamente en casos raros.

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA

Al igual que la biogeografía, la ecología estudia las regularidades en la distribución de organismos, tanto en el tiempo como en el espacio (ecología global, o ecología de la biosfera, paleoecología). No obstante, a un ecólogo, antes que otra cosa, le interesan las peculiaridades estructurales y funcionales de la biosfera en sus diferentes niveles de organización. Si la distribución de los organismos podría explicarse en la base de su ecología, el sujeto de la biogeografía no existiría (Levushkin, 1982). Realmente, la distribución de los organismos depende de las características ecológicas de las especies, así como de su origen e historia de su ambiente. Cuando se estudia y se describe la naturaleza biogeográfica de las especies, solo se debe considerar la forma del área de distribución y no las características ecológicas, a pesar de que la forma puede ser determinada por ellas (Beklemishev, 1969).

CARACTERÍSTICAS DE LA BIOGEOGRAFÍA Y LÍNEAS DE ESTUDIOS BIOGEOGRÁFICOS

ASPECTOS DE LA BIOGEOGRAFÍA

Entre los aspectos geográficos, biológicos y geológicos de la biogeografía pueden hacerse distinciones diversas. La distribución espacial de los organismos se explica principalmente por factores físico-geográficos. Por lo común, se consideran dos grupos de razones, ecológicas e históricas. Para explicar la diferenciación espacio-temporal de la biota, el aspecto biológico puede involucrar propiedades biológicas de organismos, tales como la tolerancia a ciertos factores ambientales, las relaciones de competencia, y la capacidad de reproducción e inmigración.

LAS LÍNEAS DE LOS ESTUDIOS BIOGEOGRÁFICOS

En los estudios biogeográficos se han detectado varias líneas de investigación, como son: de registro, histórica, ecológica, regional y biocenótica (Dall, 1921; Hesse, 1924; Ekman, 1935, 1953).

La biogeografía de registro (o bionomial) estudia la composición de las especies y las peculiaridades morfo-funcionales de la biota, que resulta en los esquemas de zonación bionomial. Incluye florística, faunística y el inventario.

La biogeografía histórica estudia el génesis y la formación de las floras y las faunas, que resultan en los esquemas generalizados de los complejos florales-faunales.

La biogeografía ecológica se enfoca en las condiciones actuales de la existencia de los organismos.

Se distinguen también otras directrices en los estudios biogeográficos: causal (analítico), sintético, tipológico, fisionómico, zonal-geográfico, biótico (incluyendo florístico y faunístico), paleobiótico (incluyendo paleoflorístico y paleofaunístico), ecológico-biogeográfico, paisajístico-geográfico, geográfico de producción, etc. Puede realizarse una separación entre las dos líneas principales de investigación: paisajística-geográfica y la histórica-genética. La primera se basa en las leyes ecológicas y la zonación en la distribución actual de las características físico-químicas. La segunda se basa en las leyes de la evolución y la zonación de las características físico-químicas en el presente y el pasado.

LOS MÉTODOS DE LA BIOGEOGRAFÍA

Se ha sugerido que la biogeografía marina es una rama no crítica de la ciencia marina, sin base útil, ni metodología (Rosen, 1975; Dunbar, 1979; Longhurst, 1998). “El método biogeográfico no existe, o hay tantos métodos como biogeógrafos” (Dunbar, 1979). Al admitir la afirmación de Longhurst (1995, 1998) sobre la inadecuación del análisis biogeográfico clásico para el análisis ecológico, debería tomarse en cuenta que el autor, siendo geógrafo-ecólogo, divide los océanos en dominios o biomas en la base de la baroclinicidad, sin delimitar claramente la biogeografía de la ecología.

MÉTODO WALLACE

Alfred R. Wallace (1876) consideraba que el principio de la biogeografía era estudiar la historia de la Tierra. Él fue el primero que aplicó la teoría general de la evolución a resolver problemas de la distribución de organismos (básicamente, los animales terrestres). Supuso que al analizar los cuatro grupos de factores causativos: dispersión, evolución, cambios climáticos y geográficos, es posible explicar cualquier tipo de distribución de organismos. Wallace consideraba que las especies eran un producto reciente de la evolución y que eran demasiado numerosas, por eso él usaba el nivel genérico para sus análisis. Estudió principalmente mamíferos, debido a que: (1) su dispersión está directamente relacionada con la historia de los continentes; (2) los mamíferos representan un grupo bien desarrollado; y (3) en un registro paleontológico se rastrea su evolución. Wallace aplicó dos enfoques opuestos: (1) la información sobre la distribución geográfica de los organismos se utilizaba para estudiar la historia de la Tierra; (2) las teorías geológicas y biológicas eran utilizadas para explicar la distribución de los organismos.

En los siglos XVII y XVIII, la información obtenida creaba el problema de las áreas de distribución disyuntas y el de la delimitación de los centros del origen. Wallace fue el primero que utilizó enfoques metodológicos para resolver los problemas de la biogeografía histórica. Estos dominaban la biogeografía hasta los años 1960's, cuando fue creada la teoría de las placas tectónicas de la litósfera. El método de Wallace no podía revelar un factor de la deriva continental. En general, se puede clasificar como un método estadístico.

MÉTODOS DE EQUILIBRIO

La esencia de la teoría del equilibrio (MacArthur y Wilson, 1963, 1967), llamada biogeografía insular, es estudiar la biogeografía sobre una base de los principios de la ecología de poblaciones y la genética. En este enfoque, los procesos evolutivos son considerados solamente sobre una base a largo plazo. De acuerdo a ello, el número de especies es la función de disponibilidad solamente del área. Los autores eran incapaces de distinguir la biogeografía de la ecología.

MÉTODOS FENÉTICOS

Los métodos fenéticos representan variables cuantitativas, generalmente basadas en los índices de diversidad o de similitud tales como el de Preston, Simpson, Jaccard, Sörensen, Shannon. La aplicación de los índices puede ser útil, sin embargo, éste enfoque subestima la información cualitativa.

MÉTODOS CLADÍSTICOS

El enfoque cladístico se publicó en forma exhaustiva por Hennig (1950, 1966) como un nuevo enfoque hacia la taxonomía. Hennig aportó una serie de reglas para la práctica de la sistemática, que colectivamente se ha llamado cladismo. Una regla establece que las especies que poseen las características más primitivas encontradas residen en parte del área más tempranamente ocupada, es decir, el centro del origen para ése grupo. Sin embargo, se ha encontrado muy poca evidencia que lo demuestre. Un cladograma refleja las relaciones de los taxones estudiados dentro del área. Un cladograma de un taxón determinado es, de hecho, una sinopsis de los cladogramas de las características específicas. Los análisis cladísticos no requieren una sugerencia acerca del carácter de la especiación o de la evolución, tratan el proceso del cambio evolutivo como una serie de eventos que se ramifican dicotómicamente. Los métodos cladísticos de forma modificada se utilizan en la biogeografía filogenética (Brundin, 1966, 1988) y en la llamada biogeografía cladística (Patterson, 1981). En

ambos casos, los cladogramas filéticos se transforman en cladogramas taxón/área. Dentro de la metodología cladística, se distinguen los métodos basados en parsimonia (Camin y Sokal, 1965; Kitching *et al.*, 1998; Felsenstein, 2004; Albert, 2005). Parsimonia literalmente significa simplicidad o economía. En el contexto de metodología, parsimonia es un algoritmo o unidad de medida de simplicidad en un contexto empírico particular; en sistemática, dado que el proceso evolutivo es la causa común, cuando dos organismos comparten una similitud se infiere homología por causa del mismo ancestro en lugar de la hipótesis de ancestros diferentes (De Luna, 1996).

En la biogeografía de vicarianza, se usan dos categorías de métodos, los llamados métodos *a priori* (Component Analysis, Reconciled Tree Analysis, Three Area Statement Analysis) y *a posteriori* (Component Compatibility Analysis, Brooks Parsimony Analysis) (Wiley, 1986; Zandee y Roos, 1987; Page, 1990, 1994; Brooks *et al.*, 2001; Van Veller *et al.*, 2000; Ebach y Humphries, 2002; Van Veller, 2002, 2003; Villalobos, 2006). En el presente, en la biogeografía histórica se distinguen nueve enfoques y aproximadamente 30 métodos (Morrone y Crisci, 1995; Crisci, 2001).

MÉTODO PANBIOGEOGRÁFICO

El llamado método panbiogeográfico, a veces también conocido como el análisis de trazos, es un acercamiento hacia la biogeografía histórica, que comienza con el análisis y la comparación de la distribución de los organismos, en lugar de hacerlo a través de sus relaciones (*e.g.*, cladísticas). Ello se sugirió a través de quienes proponían la panbiogeografía, que es, de hecho, una biogeografía de vicarianza (Craw, 1988; véase Capítulo 6, Regiones neutrales y poblaciones neríticas-lejanas). El método se originó con la obra de Croizat (1952). Los panbiogeógrafos refutan ambas bases de análisis evolutiva y de placas tectónicas, y toman en cuenta muy poco los registros fósiles o el cambio climático. Ellos consideran el área donde un taxón es más diverso en números, genotipos o morfología, como una pista de donde irradiaba un taxón particular. Sin embargo, se sabe que los centros de origen y los centros de dispersión pueden ser diferentes. En la distribución de los organismos terrestres, los pangeógrafos se enfocan en los océanos y no en las masas de tierra a través de las cuales los organismos debieron haberse esparcido normalmente, lo cual no parece ser apropiado. Heads (2005) compara detalladamente panbiogeografía aplicada a los taxones marinos y dispersalismo, y enfatiza en la necesidad de realizar el análisis panbiogeográfico de estos.

MÉTODOS DE INDICADORES BIOLÓGICOS

En oceanografía, los indicadores biológicos se han usado de dos diferentes formas: (1) como rastreadores de los movimientos de agua; y (2) como sensores de las características oceanográficas (Boltovskoy, 1967, 1978; Boltovskoy, 1986). El método de rastreo biológico supone que el final de una corriente dada es coincidente con una frontera biogeográfica. Un organismo se considera un buen rastreador cuando su área de distribución coincide adecuadamente con la dirección conocida o sospechada de una corriente, y sobrevive en sus aguas aun cuando éstas no pueden ser detectadas por sus características físicas. Debería notarse que la distribución del organismo elegido no necesariamente indica una ruptura biológica mayor. Para utilizar el método del sensor biológico, es necesario seleccionar el taxón (un sensor), cuya tolerancia ambiental, de manera opuesta a los rastreadores, sea relativamente estrecha (en este caso se usará el prefijo “esteno”), y que sólo pueda sobrevivir en un estrecho intervalo de condiciones de temperatura y salinidad (el taxón estenotérmico y estenohalino). Boltovskoy (1978) se refiere a los indicadores biológicos *sensu lato* y *sensu stricto*. Por los indicadores *sensu stricto* comunmente comprenden a los indicadores hidrológicos, y entre los indicadores biológicos *sensu lato* se distinguen los (paleo)ecológicos, de contaminación, geológicos, pesqueros e hidrológicos.

Literatura citada

- Albert, V. A. (ed.), 2005. Parsimony, phylogeny and genomics, Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Beklemishev, C. W., 1969. Ecology and biogeography of the open ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Beklemishev, C. W., y H. J. Semina, 1962. Comparison of ecological and biogeographic modes of description of the population of the oceanic pelagial. Problems of Ecology 4 (Materials of the 4th Ecological Conference), Univ. Kiev Press, Kiev (en ruso; citado por Beklemishev, 1969).
- Boltovskoy, D., 1986. Biogeography of the southwestern Atlantic: overview, current problems and perspectives. p. 14-24. In: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49, Paris.
- Boltovskoy, E., 1967. Indicadores biológicos en la oceanografía. *Ciencia e Investigación*, 23: 66-75.
- Boltovskoy, E., 1978. Problemas de los indicadores biológicos en oceanografía. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires*, 30: 229-251.
- Brinton, E., 1962. The distribution of euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 8(2): 51-270.
- Brooks, D. R., M. G. P. Van Veller, y D. A. MacLennan, 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28: 345-358.
- Brundin, L., 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 2: 1-472.
- Brundin, L., 1988. Phylogenetic biogeography. p. 343-369. In: A. A. Myers, y P. S. Giller (eds.), Analytical biogeography, Chapman and Hall, London.
- Camin, J. H., y R. R. Sokal, 1965. A method of deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311-326.
- Craw, R., 1988. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. p. 405-435. In: A. A. Myers, y P. S. Giller (eds.), Analytical biogeography, Chapman and Hall, London.

- Crisci, J. A., 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 157-168.
- Croizat, L., 1952. Manual of phytogeography. W. Junk, The Hague.
- Dall, W. H., 1921. Summary of the marine shellbearing mollusks of the northwest coast of America, from San Diego, California, to the Polar Sea, mostly contained in the collection of the United States National Museum, with illustrations of hitherto unfigured species. *Bulletin of the United States National Museum*, 112: 1-217, 22 pl.
- De Luna, E., 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58: 43-53.
- Dunbar, M. J., 1979. The relation between the oceans. p. 112-125. In: S. Van der Spoel, y A. C. Pierrot-Bults (eds.), Zoogeography and diversity of plankton, Bunge.
- Ebach, M. C., y C. J. Humphries, 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29: 427-444.
- Ekman, S., 1935. Tiergeografie des Meeres, Akad. Verlagsges, Leipzig.
- Ekman, S. 1953. Zoogeography of the sea, Sidgwick & Jackson, London.
- Felsenstein, J., 2004. Inferring phylogenies, Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, MA.
- Heads, M., 2005. Toward a pangeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 675-723.
- Hennig, W., 1950. Grunzüge einer theorie der phylogenetischen Systematik, Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- Hennig, W., 1966. Phylogenetic systematics, Univ. Illinois Press, Urbana, IL.
- Hesse, R., 1924. Tiergeografie auf ökologischer Grundlage, G. Fischer, Jena.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams, 1998. Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis, 2nd ed., Systematics Association Publication 11, Oxford.
- Lavrenko, E. M., 1964. About levels of study of the organic world. *Reports of the USSR Academy of Sciences (Doklady Akademii Nauk SSSR)*, 1: 32-46 (en ruso).
- Levushkin, S. I., 1982. The problem of island faunas in the light of relationship between biogeography and ecology. p. 26-51. In: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Longhurst, A., 1995. Ecological biogeography of the pelagial. p. 239-249. In: A. C. Pierrot-Bults, y S. Van der Spoel (eds.), Pelagic Biogeography ICoPB II. Proceedings of the 2nd International Conference. Final report of SCOR/IOC working group 93 "Pelagic Biogeography", Noordwijkerhout, The Netherlands, 9 July - 14 July 1995, Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report 142.

- Longhurst, A., 1998. Ecological geography of the sea, Acad. Press, San Diego.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of island biogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Morrone, J. J., y J. V. Crisci, 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 26 : 373-401.
- Nesis, K. N., 1982. Zoogeography of the World Ocean: comparison of zonality of the pelagial and or the regional division of shelf. p. 114-13. In: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Page, R. D. M., 1990. Component analysis: A valiant failure. *Cladistics*, 6: 119-136.
- Page, R. D. M., 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, 43: 58-77.
- Parin, N. V., 1968. Ichthyofauna of the oceanic pelagial, Nauka, Moscow (en ruso).
- Parin, N. V., y C. W. Beklemishev, 1966. Importance of multi-year changes in water circulation in the Pacific Ocean for the distribution of pelagic animals. *Hydrobiological Journal (USSR)* 2(1): 3-10 (en ruso).
- Patterson, C., 1981. The development of the North American fish fauna – a problem of historical biogeography. p. 265-281. In: P. L. Forey (ed.), The evolving biosphere, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rosen, D. E., 1975. Doctrinal biogeography. *The Quarterly Review of Biology*, 59: 69-70.
- Starobogatov, Y. I., 1970. Fauna of molluscs and zoogeographic zonation of the continental reservoirs of the world. Nauka, Leningrad (en ruso).
- Van Veller, M. G. P., 2002. A posteriori and a priori methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariant biogeography. *Cladistics*, 18: 207-217.
- Van Veller, M. G. P., 2003. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography*, 30: 319-329.
- Van Veller, M. G. P., D. J. Kornet, y M. Zandee, 2000, Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions zero, 1 and 2. *Cladistics*, 16: 319-345.
- Villalobos, F., 2006. A performance evaluation of pattern-based and event-based methods of historic biogeography: recovering the historical signal. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 1(1): 44-62.

- Wallace, A., 1876. The geographical distribution of animals, vol. 1 & 2, Macmillan and Co., London.
- Wiley, E. O., 1986. Methods in vicariance biogeography. p. 283-306. *In*: P. Hovenkamp (ed.), Systematics and evolution: a matter of diversity, Utrecht Univ. Press, Utrecht.
- Zandee, M., y M. C. Roos, 1987. Component-compatibility historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.

ASPECTO GEOGRÁFICO DE LA BIOGEOGRAFÍA MARINA

ZONACIÓN LATITUDINAL

¿Quiénes fueron los pioneros del concepto de zonación latitudinal?

La ley de zonación latitudinal, junto con la ley de provincialismo, se encuentran entre las leyes más importantes de la geografía física. El concepto de zonación climática se conocía ya desde la antigua Grecia. Von Humboldt (1805) diseñó en detalle el concepto de las zonas naturales de la Tierra. En la biogeografía marina, Dana (1853) y Forbes (1856) desarrollaron la ley de zonación latitudinal.

¿Cuáles son las razones de la zonación latitudinal de los procesos naturales en la Tierra?

Entre todos los procesos en la superficie de la Tierra, la zonación latitudinal es resultado de la forma esférica de la Tierra y de su rotación alrededor de su propio eje, en el mismo ángulo al eclíptico. Varias zonas situadas paralelamente al ecuador reciben cantidades diferentes de calor. Por lo tanto, las diferencias en la temperatura son el factor primario relacionado con la diferenciación biogeográfica. La presencia de estas zonas latitudinales, en las que la superficie de la Tierra y la oceánica se calientan de forma desigual, trae como resultado el movimiento de masas de aire y agua. Jun-

to con la influencia de la inclinación de la rotación de la Tierra, resulta en el sistema general de la circulación geostrófica (la circulación de la atmósfera y la hidrosfera) y la zonación climática. El término clima deriva de "clina", por la inclinación propia de la forma cuasiesférica del planeta y el albedo diferencial, con lo que se generan zonas biogeográficas. La zonación de climas a su vez resulta en la zonación de las características oceanográficas físicas (figura 7) y químicas (figura 8) y la de los fondos marinos (el tipo de sustrato). La zonación en la humedad de las áreas continentales, en el desarrollo de suelo y redes de ríos, en la producción primaria del océano (figura 9) influye directamente en las diferencias zonales de la tasa de acumulación del sedimento y en la composición de los sedimentos del fondo. La distribución zonal de los sedimentos del fondo determina la distribución de las zonas tróficas del bentos (figura 10). La zonación latitudinal es obvia en la distribución de la abundancia de fitoplancton (figura 11) y de la biomasa del zooplancton (figura 12).

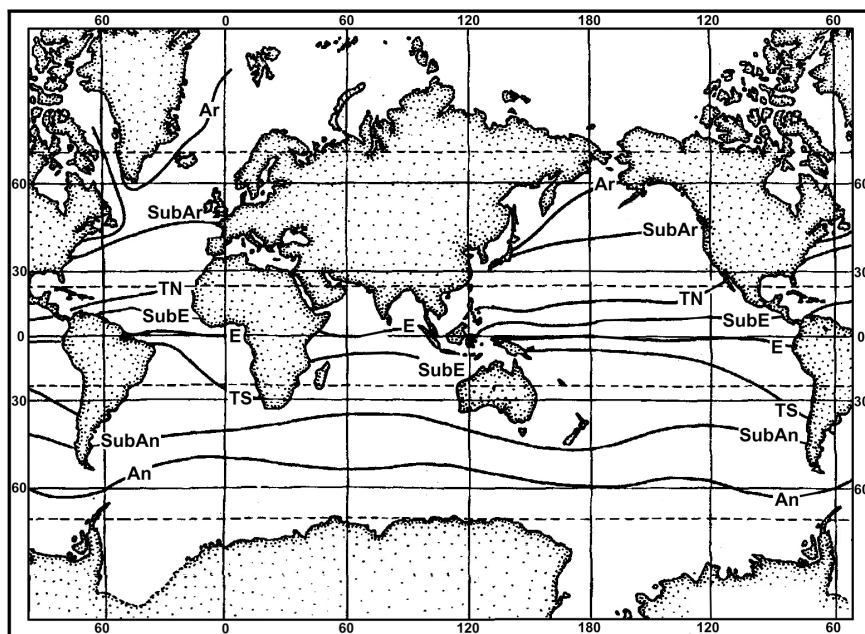


Figura 7. División física oceanográfica del Océano Mundial y los principales frentes oceánicos: Ar – Ártico, SubAr – Subártico, TN – Tropical del Norte, SubE – Subecuatorial, E – Ecuatorial, TS – Tropical del Sur, SubAn – Subantártico, An – Antártico (modificado de Stepanov, 1974).

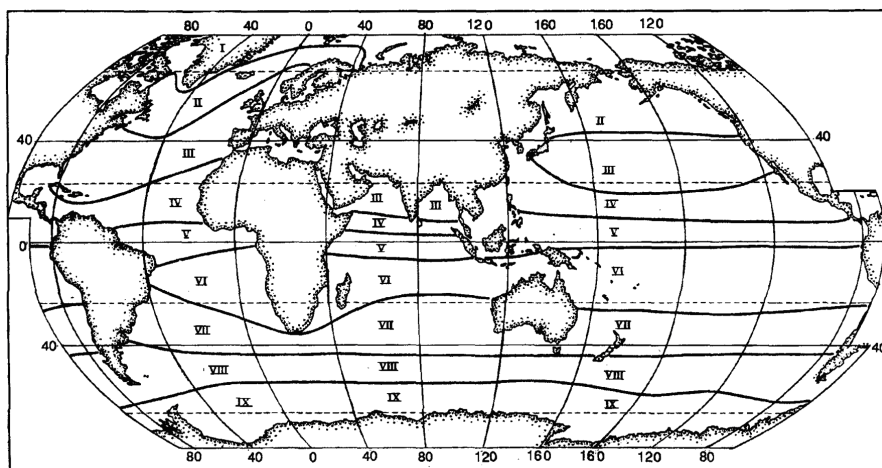


Figura 8. Regiones químicas oceanográficas del Océano Mundial: I – Ártica, II – Isobárica, III – Subtropical del Norte, IV – Tropical del Norte, V – Ecuatorial, VI – Tropical del Sur, VII – Subtropical del Sur, VIII – Subantártica, IX – Antártica (Ivanenkov *et al.*, 1979).

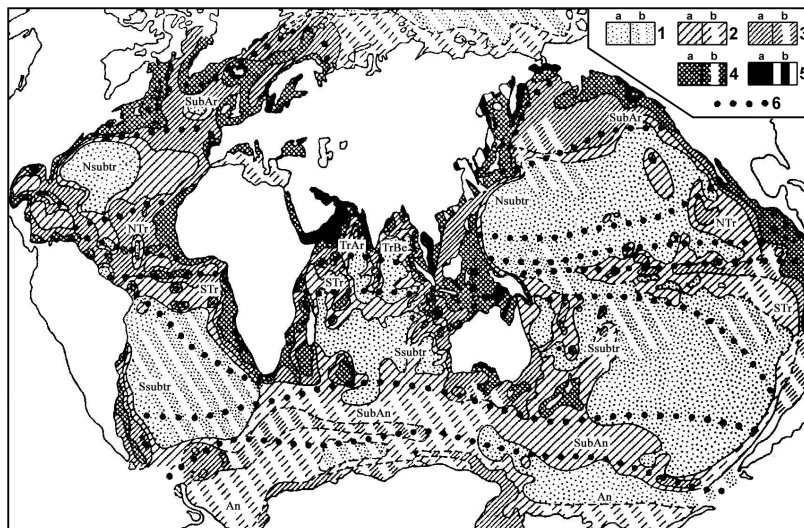


Figura 9. Distribución de la producción primaria promedio (mg C/m^2) en el Océano Mundial: a – medición mediante el método de radiocarbono; b – por datos indirectos; 1 – < 100 ; 2 – 100-150; 3 – 150-250; 4 – 250-500; 5 – > 500 ; 6 – límites de giros (Koblentz-Mishke, 1985).

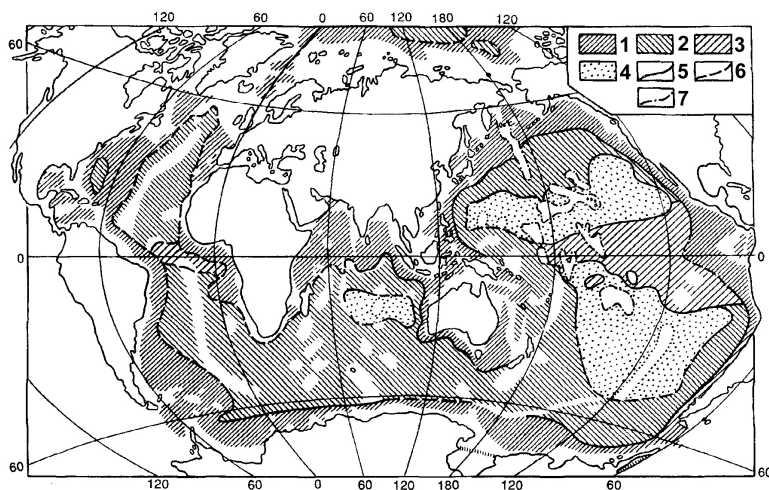


Figura 10. Zonas tróficas bentónicas en el mar profundo (> 3 000 m): 1-3 eutróficas (1 – nerítica, 2 – oceánica, 3 – ecuatorial); 4 – oligotrófica; 5, 6 – fronteras entre zonas (5 – las fronteras basadas en la presencia de los invertebrados bentófagos, 6 – las fronteras basadas en características geológicas); 7 – líneas acumulativas de islas y las montañas marinas. Profundidades < 3 000 m no están rayadas (Sokolova, 1986).

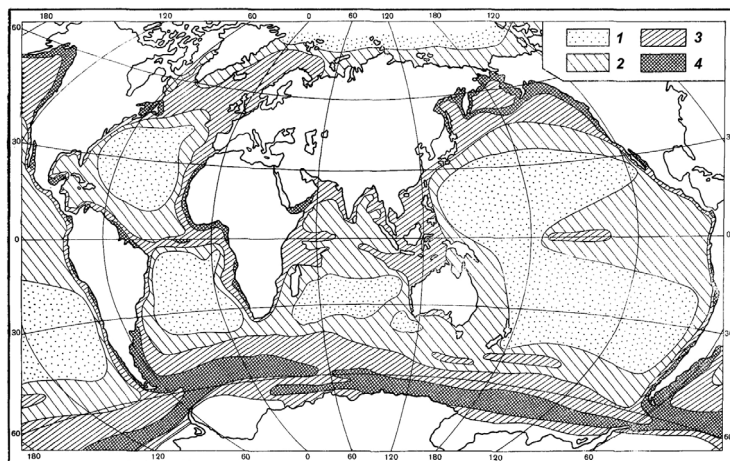


Figura 11. Distribución de la abundancia del fitoplancton (células/l) (Volkovinsky *et al.*, 1972). Abundancia promedio en la capa superior de 100 m: 1 - <10², 2 - 10²-10³, 3 - 10³-10⁴, 4 - >10⁴.

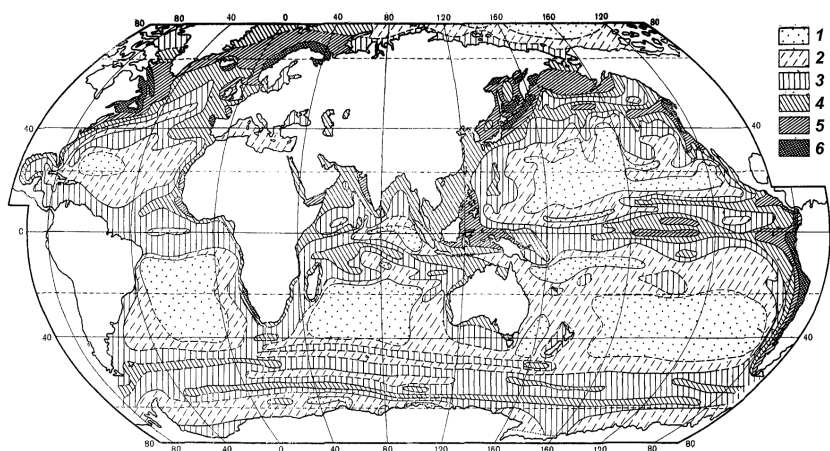


Figura 12. Distribución de la biomasa del zooplancton de red (mg/m^3) en la capa superior de 100 m (Bogorov *et al.*, 1968): 1 - < 25, 2 - 25-50, 3 - 50-100, 4 - 100-200, 5 - 200-500, 6 - > 500.

En los océanos la temperatura superficial usualmente cambia con estaciones del año. La estabilidad del medio ambiente depende significativamente de los cambios de temperatura. Los cambios mínimos existen en las latitudes más altas y más bajas, de 0 a 4°C, mientras que cerca de las latitudes de 40°N y 40°S se registraron las instabilidades más grandes, de 7 a 10°C y más de 13°C (Van der Spoel y Heyman, 1983).

¿Cómo se distribuye la temperatura en la capa superficial del océano?

A pesar de que no hay una clasificación para las zonas de temperatura en el océano, se distinguen cinco zonas, que los oceanógrafos aceptan: dos polares, dos templadas y una tropical (figura 13).

¿Por qué es tan importante la temperatura?

Durante largos períodos la temperatura ha sido el factor principal que conserva la zonación latitudinal en la distribución geográfica de los organismos. La temperatura tiene influencia en las tasas de los procesos fisiológicos y en la actividad reproductiva. Los organismos tienen diferentes termopatías que han desarrollado durante largos períodos geológicos. Por ejemplo, muchos invertebrados marinos tropicales no pueden existir bajo de una temperatura menor de 21°C, mientras que las especies árticas viven constantemente bajo de una temperatura menor de 1.5°C. Es común

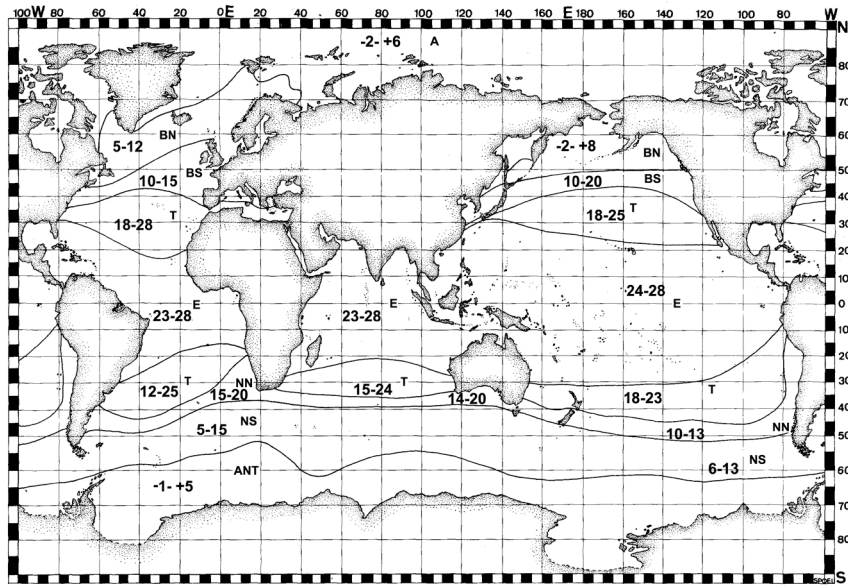


Figura 13. Las regiones climáticas-biogeográficas y los intervalos de las temperaturas promedio mensuales (Rass, 1986): A – Ártica, BN – Boreal del Norte, BS – Boreal del Sur, T – Tropical, E – Ecuatorial, NN – Notal del Norte, NS – Notal del Sur, ANT – Antártica.

que las especies que habitan las zonas templadas y que tienen amplios intervalos de tolerancia a la temperatura, muestran intervalos estrechos de temperatura para su actividad reproductiva.

Durante mucho tiempo los biólogos han estado conscientes de que los patrones de distribución de los organismos marinos reflejan un alto grado de sensibilidad a la temperatura. Además, en la literatura no existe consenso al respecto. Para contribuir a definir los límites de las regiones biogeográficas algunos autores han utilizado isotermas anuales medias de superficie, otros han usado isóteras (líneas de medias máximas de la temperatura de superficie), y algunos han usado isocrimas (líneas de medias mínimas de temperatura de superficie). Cuando se refiere a la biota tropical, la isocrima de 20°C (calculada con la media de febrero en el Hemisferio Norte y para agosto en el Hemisferio Sur) es relevante (Briggs, 1995). Esto lo sustenta la observación de Dana (1853) de que las especies tropicales se limitan en su distribución anual hacia el norte debido al frío del invierno, y no por el calor estival ni por la temperatura media anual.

¿Qué manifestaciones biológicas se distinguen en la zonación latitudinal?

Algunos fenómenos y procesos biológicos cambian regularmente de acuerdo con la latitud donde se presentan. Estos ocurren en dirección de los trópicos hacia los polos, de cómo se explica a continuación:

- el número de las especies decrece y su abundancia se incrementa (la llamada regla de Wallace-Forbes);
- la productividad y la relación del coeficiente P/B (producción/biomasa) de los biosistemas disminuye en varias ocasiones;
- la edad, las dimensiones y el contenido de los lípidos se incrementan en muchas especies;
- el número de las especies con el estadio pelágico en ontogénesis disminuye, el cuidado de los descendientes se vuelve más usual, la llamada regla de Thorson (Thorson, 1950);
- las dimensiones de las larvas y los huevos de los invertebrados aumenta mientras su número por especie disminuye (Thorson, 1950);
- las cadenas alimenticias se acortan;
- el número de picos en la abundancia del plancton y la biomasa disminuye: el desarrollo policíclico en los trópicos, bicíclico en aguas templadas y monocíclico en las regiones polares (Bogorov, 1974);
- el número de vértebras en los peces se incrementa.

Muchas de las regularidades mencionadas también se observan en dirección de la costa hacia el mar abierto.

PROVINCIALISMO

¿Qué es el provincialismo geográfico?

El provincialismo geográfico es, en realidad, la perturbación de la zonación latitudinal por medio de factores locales, no zonales. La ley de zonación geográfica se formuló inicialmente para los organismos terrestres y después fue aplicada para el ambiente marino. En las latitudes bajas el provincialismo resulta de las surgencias.

¿Cómo se interpreta la ley de provincialismo geográfico en la biogeografía marina?

La ley puede interpretarse como sigue: debido a razones históricas y a las peculiaridades de la distribución moderna de las características físicas y químicas de las masas de agua, todos los organismos resultaron estar adscritos a ciertas áreas que

se localizan comparativamente cerca de sus centros de origen y están separados por medio de barreras físicas, químicas y ecológicas de las floras y faunas de otras áreas. Por ejemplo, cerca de la costa, la influencia de los factores locales no zonales es más pronunciada y las provincias bióticas se distinguen con mayor facilidad que en el mar abierto. Muchos factores geológicos no son zonales.

¿Cuáles son las principales aplicaciones de la ley de provincialismo geográfico?

En la biogeografía histórica, la ley ayuda a interpretar algunas peculiaridades sobre la distribución de los organismos desde el punto de vista de la teoría de los centros de origen. En la biogeografía del paisaje geográfico, la ley del provincialismo geográfico determina la relación entre la distribución cuantitativa de los taxones y la ley del óptimo. El concepto de centro faunístico que se maneja en la literatura es obscuro. Por ejemplo, Van der Spoel y Heyman (1983) distinguen 40 centros faunísticos en todos los océanos con base en la distribución geográfica de zooplancton. Sin embargo, como los mismos autores aceptan, un centro faunístico puede ser el centro de especiación o dispersión (se puede adicionar los centros de origen o de redistribución) o simplemente es un área ecológica definida. Evidentemente, la existencia de los centros de estos tipos se puede usar como argumento en favor de distinguir las provincias.

ASIMETRÍA EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ZONAS NATURALES, ANTIMERÍA BIOLÓGICA Y LA ZONACIÓN CIRCUMCONTINENTAL

¿Por qué existe asimetría en la distribución de las zonas naturales de la Tierra?

Debido a una distribución desigual de los continentes alrededor de la Tierra (figura 14), la zonación latitudinal en la distribución de las características de las masas de agua, tales como la temperatura de la capa superficial del océano (tabla 5) y la biota que habita éstas, es asimétrica en relación al ecuador. La asimetría en la distribución de masas de tierra, junto con la circulación de la atmósfera y la rotación de la Tierra, determinan la asimetría en la distribución de las principales corrientes oceánicas (figura 15).

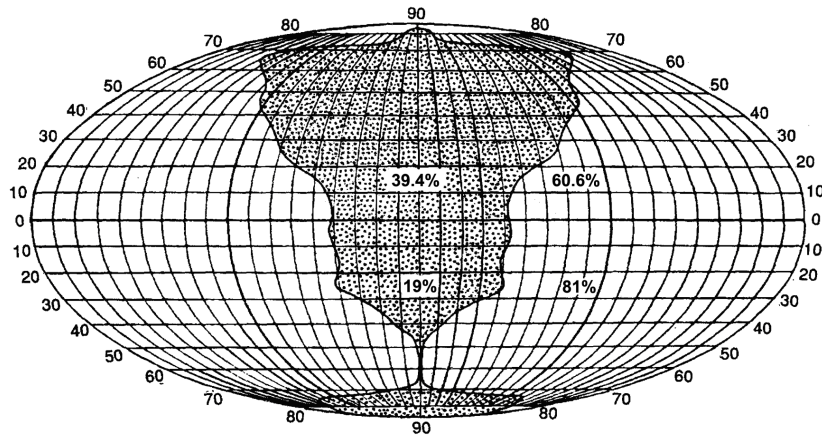


Figura 14. Distribución de masas de tierra y mar alrededor de la superficie de la Tierra (Kalesnik, 1970). El área de los cuerpos de tierra es dada en un porcentaje del área total a cada 10 grados de la zona latitudinal; los meridianos están alineados vía diez grados.

Tabla 5. Distribución de temperaturas en la superficie de los océanos.

	Hemisferio Sur				Hemisferio Norte			
Latitud geográfica, °	70	50	30	10	10	30	50	70
Temperatura, t°C	-0.5	9.8	22.1	26.7	27.3	23.6	11.2	2.7

¿Cuáles son los tipos principales de asimetría en la distribución de las zonas naturales?

Existen dos tipos principales de asimetría: (1) en relación con el plano ecuatorial de simetría: (2) en relación con los planos meridionales de simetría. El provincialismo geográfico se debe en gran medida a la asimetría meridional.

¿Cuáles son las principales características de la asimetría en el sistema de la circulación oceánica?

(1) Como resultado de la ausencia de barreras terrestres en el Hemisferio Sur se desarrolló la corriente más poderosa de los océanos, la llamada Deriva de los Vientos del Oeste (figura 15). (2) En el Atlántico, el Pacífico, y en un menor grado en el Océano Índico, las aguas de las altas latitudes fluyen hacia las regiones ecuatoriales. Estas aguas, influenciadas por los vientos, forman corrientes con los vientos comerciales, fluyen hacia el oeste a través del océano a las costas del este de los continentes (véase más adelante sobre los vientos alisios o comerciales). Posteriormente éstos virarán

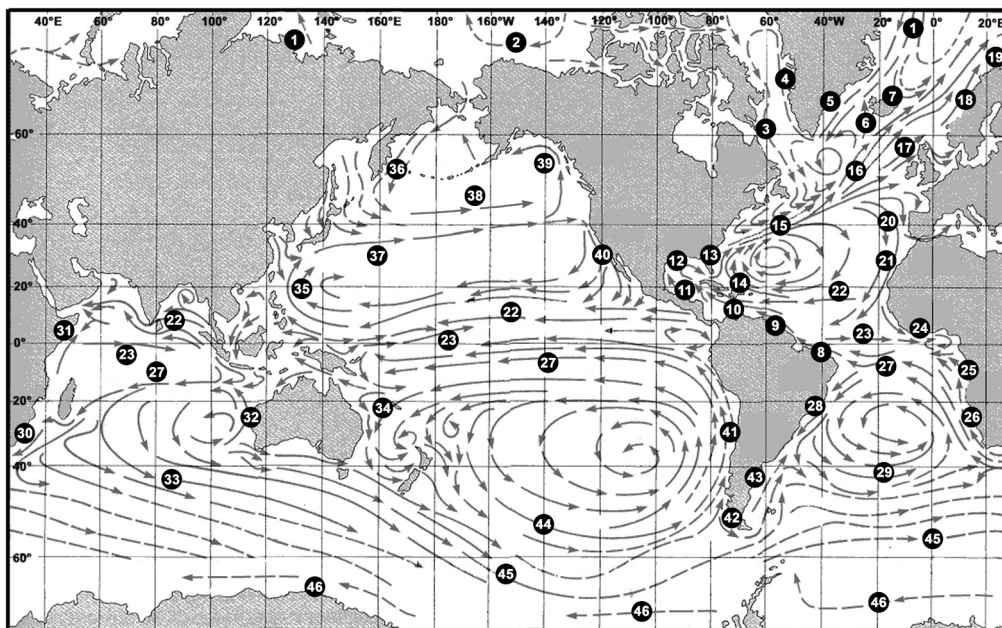


Figura 15. Las mayores corrientes superficiales oceánicas: 1 – Deriva Transártica (Transpolar), 2 – Giro de Beaufort, 3 – Corriente (C.) de Labrador, 4 – C. de Groenlandia Occidental, 5 – C. de Groenlandia Oriental, 6 – C. de Irminger, 7 – C. de Islandia Oriental, 8 – C. del Norte de Brasil, 9 – C. de Guyana, 10 – C. de Caribe, 11 – C. de Yucatán, 12 – C. de Lazo, 13 – C. de Florida, 14 – C. de las Antillas, 15 – C. del Golfo, 16 – C. del Atlántico Norte, 17 – C. de la Deriva del Atlántico Norte, 18 – C. de Noruega, 19 – C. del Cabo Norte, 20 – C. de las Azores, 21 – C. de las Canarias, 22 – C. Norecuatorial, 23 – Contracorriente Ecuatorial, 24 – C. de Guinea, 25 – C. de Angola, 26 – C. de Benguela, 27 – C. Sudecuatorial, 28 – C. de Brasil, 29 – C. del Atlántico Sur, 30 – C. de Agulhas, 31 – C. de Somalia, 32 – C. de Australia Occidental, 33 – C. de Índigo Sur, 34 – C. de Australia Oriental, 35 – C. de Kuroshio (= de Japón), 36 – C. de Oyashio (= de las Kurilas), 37 – C. del Pacífico Norte (= Deriva del Pacífico Norte), 38 – C. de las Aleutianas (= Subártica), 39 – C. de Alaska, 40 – C. de California, 41 – C. del Perú (= de Humboldt), 42 – C. del Cabo de Hornos; 43 – C. de las Malvinas (= de las Falklands), 44 – C. del Pacífico Sur, 45 – C. Antártica Circumpolar (junto con la C. del Atlántico Sur, la C. del Índigo Sur y la C. del Pacífico Sur, se llama la Deriva de los Vientos del Oeste, o la Deriva del Oeste), 46 – Deriva de los Vientos del Este (= C. Antártica Costera, o Antártica Subpolar).

con dirección de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte y en el Hemisferio Sur en contra de las manecillas del reloj, al invadir las latitudes templadas. En las regiones templadas, influenciadas por los vientos del oeste, las aguas cruzarán el océano en dirección opuesta, aproximándose a la costa oeste de los continentes en las latitudes altas. Por tanto, en las extensas regiones oceánicas, se alternan ciclones de gran escala y de giros o circulaciones anticiclónicas que se dividen por las zonas de transición entre masas de agua que tienen diferentes características físicas, las denominadas zonas frontales o frentes.

¿Qué papel juega el viento en la formación de los giros oceánicos?

Las corrientes superficiales son determinadas por la dirección del viento. La circulación eólica mayor forma celdas que giran en contra de las manecillas del reloj en el Hemisferio Sur y en dirección a las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte. El aire se calienta sobre el ecuador y por tanto sube (lo que ocasiona una baja presión) y se mueve hacia el polo. Conforme se mueve hacia el polo gradualmente se enfría e incrementa su densidad, hasta que desciende. Es ahí donde forma una región subtropical de alta presión, conocida como las latitudes del caballo. Se trata de dos cinturones de alta presión de aire, uno localizado entre los 25°N y 30°N y el otro entre los 25°S y 30°S (figura 16). El aire en esta área de alta presión se mueve, ya sea hacia el ecuador, o hacia los polos, y eventualmente encuentra corrientes frías que se mueven hacia el sur de la región polar, sobre las cuales el aire se enfría y desciende (ello define un área de alta presión). Cuando estas dos masas de aire se encuentran se crea una región inestable de baja presión donde el clima es cambiante (Oort, 1970; Cox y Moore, 1993).

Los ciclones y los anticiclones

Ciclón es la distribución de la presión atmosférica donde hay una baja presión central en relación a la presión circundante (figura 17). El gradiente de presión resultante, combinado con el efecto Coriolis, provoca que el aire circule alrededor del centro de la presión menor, con dirección en contra de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte, y en dirección a las manecillas del reloj en el Hemisferio Sur.

El anticiclón es una región de alta presión atmosférica. El gradiente de presión o el cambio entre el núcleo del anticiclón y sus alrededores, combinado con el efecto Coriolis, provoca que el aire circule alrededor del centro en dirección de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte, y en dirección en contra de las manecillas del reloj en el Hemisferio Sur.

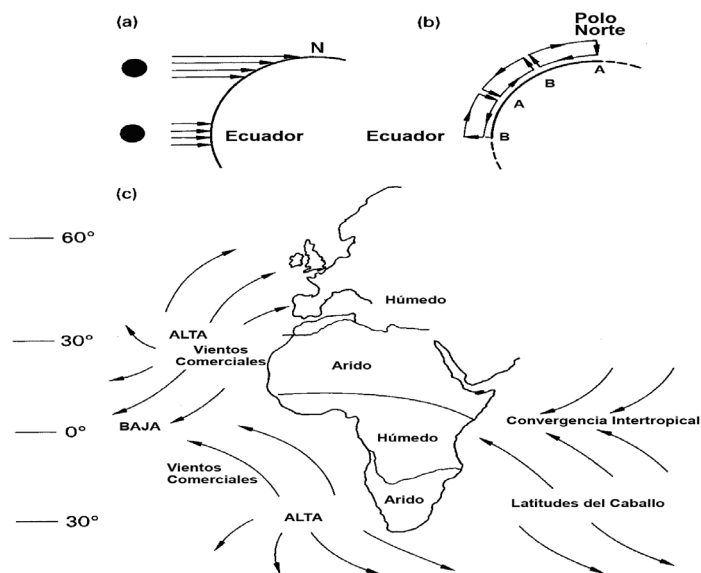


Figura 16. Patrón del clima (Cox y Moore, 1993): (a) debido a la forma esférica de la Tierra las regiones polares reciben menor energía solar por unidad de área que las regiones ecuatoriales; (b) los patrones principales de circulación de masas de aire en el Hemisferio Norte (A – alta presión, B – baja presión); (c) área de presión, direcciones del viento y cinturones de humedad alrededor de Europa y África.

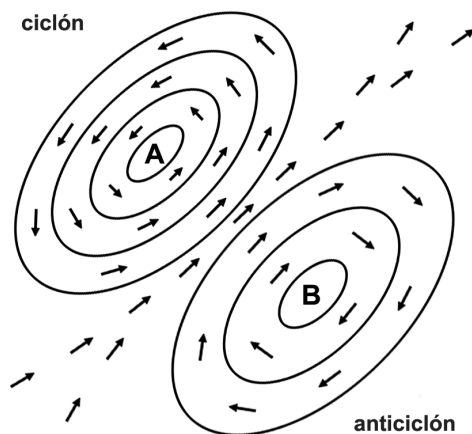


Figura 17. Esquema de un ciclón y de un anticiclón que indica la dirección de los vientos en el Hemisferio Norte (Romanovsky *et al.*, 1961).

¿Qué es el efecto Coriolis y cuál es su apariencia?

En honor al matemático francés Gaspard Coriolis, el investigador que modeló dicho efecto, se denomina efecto Coriolis a una fuerza que es resultado de la rotación este-oeste de la Tierra. Esta fuerza tiende a hacer que se desvíe un objeto que se mueve (e.g., las corrientes oceánicas). En el Hemisferio Norte se desviará a la derecha de su curso, y en el Hemisferio Sur lo hará a la izquierda. Esto tiene como resultado que los vientos que se mueven hacia el ecuador soplen desde una dirección más al este, desde el noreste en el Hemisferio Norte y desde el sureste en el Hemisferio Sur. Estos así llamados vientos comerciales vienen de ambos hemisferios, por tanto se reúnen en el ecuador, y ésta región es conocida como la convergencia intertropical.

Donde los vientos del este han pasado sobre océanos se vuelven húmedos, su humedad se deposita como lluvia sobre las porciones del este de los continentes en las latitudes ecuatoriales. Similarmente, los vientos que se mueven en dirección a los polos desde las latitudes del caballo de alta presión, llegan a soplar en una dirección más del oeste, y aportan lluvia a lo largo de las regiones del oeste de las latitudes más altas de los continentes. Las latitudes del caballo por si mismas son regiones donde el aire seco desciende y se forman cinturones áridos alrededor de éstas latitudes de los continentes (Cox y Moore, 1993).

¿Qué es un monzón?

Un monzón (del árabe, *mausium* = estación del año) es (1) un viento estacional del Océano Índico y del sureste de Asia, que sopla del suroeste, de abril hasta octubre, y del noreste, durante el resto del año (figura 18); (2) la estación lluviosa durante la cual sopla éste viento del suroeste. En menor grado, los vientos del monzón también se desarrollan en porciones de todos los demás continentes excepto en la Antártida. La distribución de los océanos y de las masas de tierra modifica la imagen de la distribución de las áreas de baja y alta presión alrededor del planeta. Debido a que el calor se gana o se libera más lentamente por el agua en comparación a las masas de tierra, el intercambio de calor es más lento en las regiones marítimas, mientras que al mismo tiempo las humedades son más altas. En verano, por tanto, las áreas continentales tienden a desarrollar sistemas de baja presión como resultado del calentamiento de las masas de tierra y de la conducción de éste calor a las masas de aire circundantes. De manera contraria, en el invierno, se presenta la situación inversa, las áreas continentales se enfrían a mayor velocidad que los océanos, y los sistemas de alta presión se desarrollan sobre ellos (figura 19). Un efecto de este proceso son los sistemas de baja presión que atraen aire húmedo de los mares circundantes y causan las lluvias de verano. Por otro lado, en estas áreas el invierno generalmente es seco (Cox y Moore, 1993). Los monzones pueden dar como resultado cambios conside-

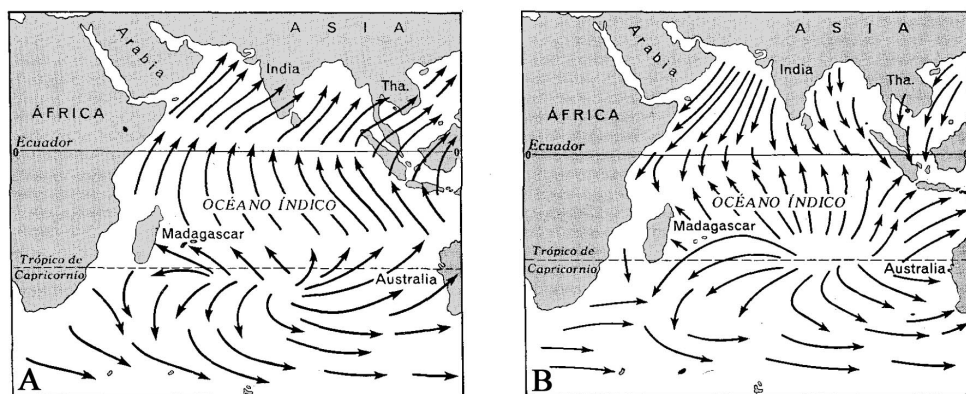


Figura 18. Monzones en verano (A) y en invierno (B) en el Océano Índico (Romanovsky *et al.*, 1961).

rables en la ubicación de las bases de las áreas de distribución de los organismos planctónicos en el Océano Índico (véase Capítulo 7, División biogeográfica).

¿Cuál es la diferencia principal entre las partes oeste y este de los océanos?

En el Hemisferio Norte, los flujos del agua cálida de las bajas latitudes a las altas son más poderosas que en el Hemisferio Sur. Por tanto, los flujos de agua cálida de las bajas a las altas latitudes son más dinámicas que en el Hemisferio Sur. Consecuentemente, la frontera norte de la zona boreal cerca de la costa europea y, en menor grado, de la costa de Alaska está desplazada hacia el norte. Los gradientes de temperatura occidentales de la zona boreal son más marcadas que en las orientales, y viceversa en la zona ecuatorial. En el Hemisferio Sur, debido a los giros de gran escala producidos por la Deriva de los Vientos del Oeste y los vientos comerciales, las partes orientales de los océanos son más frías que sus regiones occidentales.

¿Qué es la antimería biológica?

Se le llama antimería biológica al caso en que se presente asimetría cuantitativa y cualitativamente de las apariciones de la vida, relacionada con los cambios de dirección, ecuatorial o meridional, y en la distribución de las zonas naturales (Starobogatov, 1986).

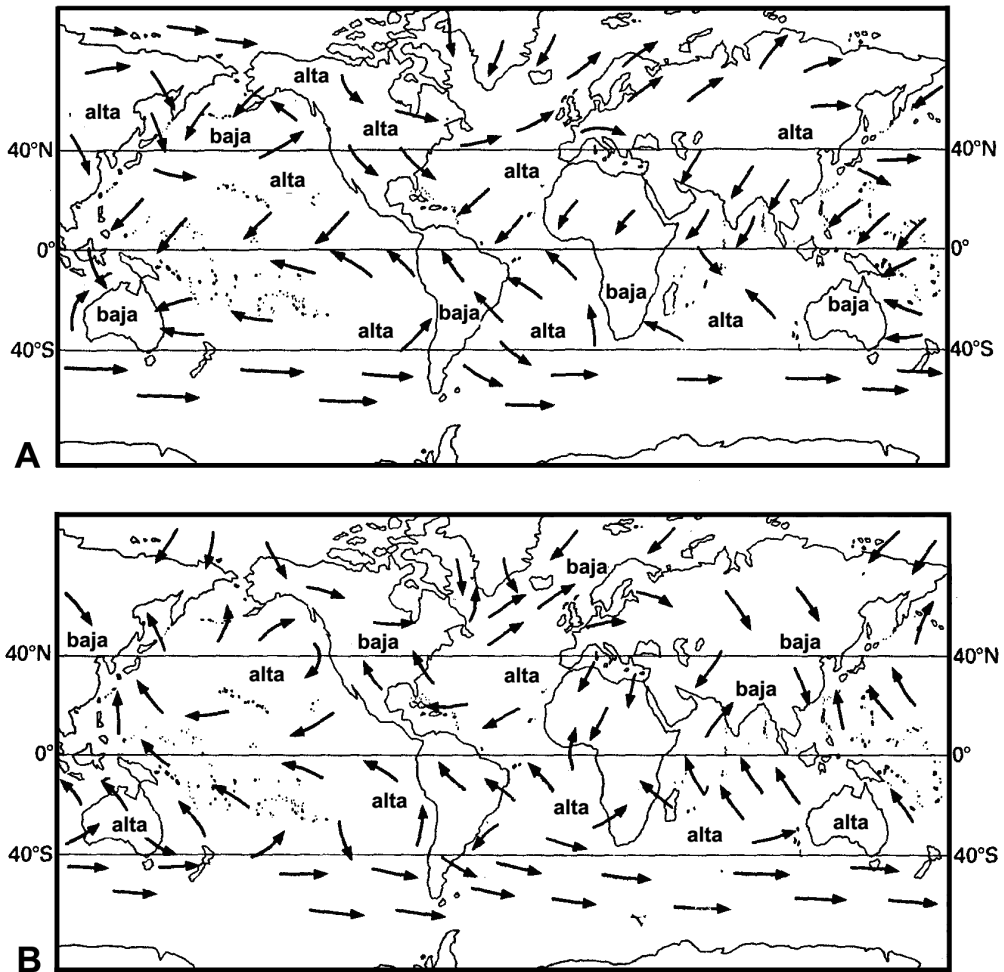


Figura 19. Patrón general del movimiento de aire a través de la superficie de la tierra y la distribución de las áreas de alta y baja presión en enero (A) y en julio (B) (Cox y Moore, 1993). El cambio de la dirección de los vientos del Océano Índico en julio lleva lluvias de monzón al norte de India y al este de África.

¿Qué es la zonación circumcontinental?

La distribución asimétrica de las masas de tierra y, en particular, de la plataforma continental relacionada con los nutrientes, determina la zonación circumcontinental. En tierra, esta se exhibe como una declinación de fronteras de complejos zonales en dirección latitudinal cerca de las costas del océano. En el océano, la superposición de la zonación continental con la zonación latitudinal resulta en comunidades neríticas-lejanas (véase Capítulo 6, Regiones neutrales y poblaciones neríticas-lejanas).

ZONACIÓN VERTICAL**¿Qué determina la zonación vertical del océano?**

La zonación vertical en el océano está determinada por las peculiaridades generales del relieve en la litósfera. La altitud promedio de la tierra arriba del nivel del mar es de 875 m, mientras que la profundidad promedio del océano es de 3 794 m. Cerca del 88% del área de los océanos del mundo está a más de 1 000 m de profundidad. Los cambios verticales en las condiciones ambientales en las características estructurales de la biota con frecuencia son comparables con los cambios de latitud. Pérès (1982) concluye que la distribución y el destino de la productividad primaria y la contribución trófica de la tierra al océano determinan la zonación en la distribución de los organismos marinos, considerando el alimento como el principal factor que controla la distribución vertical y horizontal en el pelagial y el bentel. Sin embargo, el suministro de alimento frecuentemente determina solamente la biomasa y el número de individuos en las cadenas tróficas, mientras las zonas del océano difieren en el origen de los organismos, en la composición cualitativa y en la abundancia relativa de diferentes genotipos en los biotopos; estas dependen principalmente de las condiciones físico-químicas a diferentes profundidades en varias regiones geográficas, sobre todo de la temperatura y del régimen hidrodinámico (Golikov, 1985).

¿Cuáles son las principales subdivisiones verticales en el océano?

Muchos de los oceanógrafos aceptan la división del océano en dos zonas, (1) la superficie, la zona de producción, y (2) el mar profundo, la zona de consumo. La zona de producción se caracteriza por una alta cantidad de radiación solar y cambios estacionales pronunciados en cuanto a temperatura y salinidad, especialmente en zonas templadas y polares. Es a través de la fotosíntesis del fitoplancton que se produce la materia orgánica, con la cual los animales marinos pueden vivir. Las comunidades de la capa de la superficie son independientes energéticamente y pueden considerarse

como biocenosis completa. En promedio, la capa más baja de la zona de producción se encuentra entre 150 y 200 m de profundidad. Los movimientos diarios constantes regulares y los movimientos estacionales verticales de plancton, relacionados con cambios relevantes en factores abióticos y bióticos, son característicos de la zona de superficie. En la zona de consumo las características prácticamente no cambian con las estaciones del año. Ésta incluye las capas intermedias, profundas y cercanas al fondo. La cantidad de radiación no es suficiente para la existencia de los organismos que fotosintetizan (fitoplancton autótrofo, bacterias auto y químinosintetizadoras), por tanto las comunidades que ahí habitan prácticamente carecen de organismos autótrofos y dependen energéticamente de las comunidades de la capa superficial.

¿Existe un sistema de zonación vertical del bental aceptado por todos los oceanógrafos?

Hasta ahora no existe un sistema universal de zonación vertical del bental. Se hicieron diversos intentos para lograr un sistema universal: en Rusia en 1928 y en los años 1950 en los EE.UU. Como resultado de ello, se publicó el esquema de la zonación vertical del océano (Hedgpeth, 1957). El esquema de Menzies *et al.* (1973) parece ser el más peculiar. Estos autores rechazaron la unificación de la división vertical del bental en diferentes partes del océano y la correspondencia entre los complejos bióticos que se dieron a conocer y las estructuras geomorfológicas. Pérès (1982) presentó el sistema de zonación vertical del pelagial y del bental, sin embargo, su esquema es incorrecto en los términos de los conceptos de biociclos y ecosistemas y fue criticado por Golikov (1985). El análisis de la nomenclatura utilizada en la zonación vertical del bental es presentado por Balech (1964) y Golikov (1985).

¿Cual es la división vertical del bental?

A continuación se presentan los nombres de las zonas verticales del bental (fondo marino) y se dan breves características de las mismas.

- 1. Supralitoral** – la zona de oleaje. En las Islas Commander, del Pacífico noroeste, podría llegar a tener 30 m sobre el nivel del mar. Esta es la zona donde las floras marinas y terrestres se encuentran. La riqueza de especies es baja. La zona está bien desarrollada solo en regiones templadas, especialmente en la costa abierta, ya que en las latitudes altas o bajas su población soporta los impactos drásticos ocasionados por el hielo o la insolación.

2. Litoral (Forbes y Hanley, 1853). La zona de mareas, su amplitud llega a ser en promedio de 10 a 15 m de ancho, a veces de varios kilómetros. Ocupa menos de un 0.01% de la superficie del océano. La riqueza de especies y la diversidad es más alta en las regiones templadas. El litoral se subdivide en subzonas: superior, media e inferior. A veces la zona se llama eulitoral, donde el término litoral cubre tanto el eulitoral y el supralitoral.

3. Sublitoral (Lorenz, 1863). Es la plataforma continental e insular. Generalmente, su frontera inferior no excede los 200 m de profundidad, pero a veces puede alcanzar una profundidad de entre 500 y 800 m (cerca del continente Antártico). Su ancho varía desde unos cuantos, hasta varios cientos de kilómetros. Ocupa menos del 7.5% de la superficie del océano. Es la zona de acumulación del sedimento. Aquí la diversidad de especies es la más alta. Los principales recursos de la pesca (peces, invertebrados, macroalgas) se concentran en esta zona. El sublitoral puede dividirse en tres subzonas: la superior (entre 0 y de 50-70 m), la inferior (entre los 50-70 hasta los 150-200 m) y la subzona de transición de la orilla de la plataforma continental (entre los 150-200 hasta los 350-400 m).

4. Pseudobatial (Andriashev, 1974). Son depresiones en la plataforma continental o insular con profundidades del batial de los 250-400 m hasta los 1 200 m. Está separado del batial por umbrales de poca profundidad (*e.g.*, depresiones aisladas profundas en los fiordos noruegos, el Estrecho de Magallanes, el Mar Blanco, el Mar Báltico, la plataforma continental antártica).

5. Batial (Appellöf, 1912). El talud continental (de los 200 a los 2 000-3 000 m). Ocupa menos de un 14.5% de la superficie del océano. Esta es la zona de transporte del sedimento. En esta zona la diversidad de especies disminuye. El batial puede ser dividido en subzona superior (de los 350-400 a los 1 000-1 300 m) y en subzona inferior (1 000-1 300 a 2 000-2 500 m) y un horizonte batiabisal transicional (2 000-2 500 a los 3 500 m).

6. Pseudoabisal (Derjugin, 1915; Andriashev, 1974). Son depresiones en el batial, con profundidad de más de 2 000 m (*e.g.*, depresiones profundas en el Océano Ártico, en el Mar de Japón y el Mar Mediterráneo).

7. Abisal (Forbes y Hanley, 1853). Son planicies de 2 000-3 500 a 6 000-7 000 m de profundidad. Ocupa más del 70% de la superficie del océano. La diversidad de especies es baja, pero el grado de endemismo de la fauna a nivel de especie es de aproximadamente 50% (véase Capítulo 4, Endemismo).

8. Talasobatial (Andriashev, 1974). Se trata de elevaciones en el abisal con la profundidad batial de 200 a 2 000 m, separados del talud continental y de la plataforma continental por planicies abisales espaciales (*e.g.*, bancos, la cordillera oceánica).

9. Ultra-abisal (Zenkevich *et al.*, 1954), o hadal (Bruun, 1956; Pérès, 1982). Son fosas oceánicas con la profundidad de más de 7 000 m (las zonas del fondo marino deprimidas y alargadas en donde aumenta la profundidad del océano) que ocupan no más del 1% de la superficie del océano. Es la zona de acumulación del sedimento. Sin embargo, hoy en día, no es una zona estancada, debido a que se registraron aquí fuertes corrientes (hasta 10 cm/seg.). El grado de endemismo de la fauna a nivel de especie es del 60%, de género es del 12%, y de familia es de 2%.

Además, se distinguen la zona adlitoral (Golikov, 1980), de 0 a 5-10 m de profundidad, es la zona de la acción de oleaje, en donde la turbidez es alta y están marcados los cambios diarios de temperatura en las regiones templadas, y la zona circumlitoral (Forbes y Hanley, 1853), o la zona de laminarias de 5-10 a 25-27 m (la profundidad de la zona de termoclina en la primavera y en otoño en las regiones templadas). Pérès (1982) distingue fital (que incluye 4 zonas verticales hasta 150-250 m de profundidad) y afital (que incluye 3 zonas más profundas del océano). Sin embargo, la luz no es el mejor criterio para distinguir las zonas verticales; la iluminación limita el desarrollo, el crecimiento y la producción principalmente de las plantas, pero no de los animales y varía mucho dentro de la misma masa de agua; además, la producción primaria es una función de la habilidad cuantitativa de algunas especies, pero, usualmente, no de la composición de especies (Golikov, 1985). El criterio más antiguo, batimétrico, refleja la distribución vertical del bentos en el fondo oceánico.

Hay que enfatizar que las especies bentónicas con la misma distribución geográfica (latitudinal) pueden pertenecer a dos categorías que difieren significativamente por su área de distribución y por su origen, constituyendo dos diferentes complejos bióticos, el de la plataforma continental y el del mar profundo, lo que fue demostrado para los poliquetos del Océano Glacial Ártico (Jirkov, 2001, 2004).

¿Qué zonas se distinguen en el pelagial y cómo éstas corresponden a las zonas del bental?

En el pelágial se distinguen las siguientes zonas: epipelágica, mesopelágica, batipelágica, abisopelágica y ultra-abisopelágica, o hadopelágica (figura 20). A pesar de que la zonación vertical del pelagial se distingue en un grado menor al del bental debido a la mezcla vertical de las aguas y a las migraciones verticales de corto plazo de organismos pelágicos, en general, existe correspondencia entre las zonas del pelagial y las del bental. La zona epipelágica (la cual es, de hecho, la zona eufótica) corresponde al sublitoral, la zona mesopelágica – a la subzona superior del batial, la zona batipelágica – al batial inferior y al horizonte transicional batiabisal, la zona abisopelágica – al abisal y la zona hadopelágica – al hadal. El hábitat batipelágico ocupa la mayor parte de la biósfera.

¿Qué es la submergencia vertical?

Las áreas verticales de distribución tanto de organismos pelágicos como de los bentónicos cambian con la latitud. Es muy común que los animales de agua fría, que habitan las aguas superficiales en las regiones del norte, se presenten principal o exclusivamente en zonas más profundas de los mares del sur. En las partes del sur de las áreas de distribución de las especies euritérmicas interzonales, el área de distribución vertical es generalmente expandida hacia aguas más profundas, a lo cual se le llama submergencia vertical (el término “submergencia” lo propuso Häcker (1904). En las partes nortes de las áreas de distribución, las especies de aguas relativamente

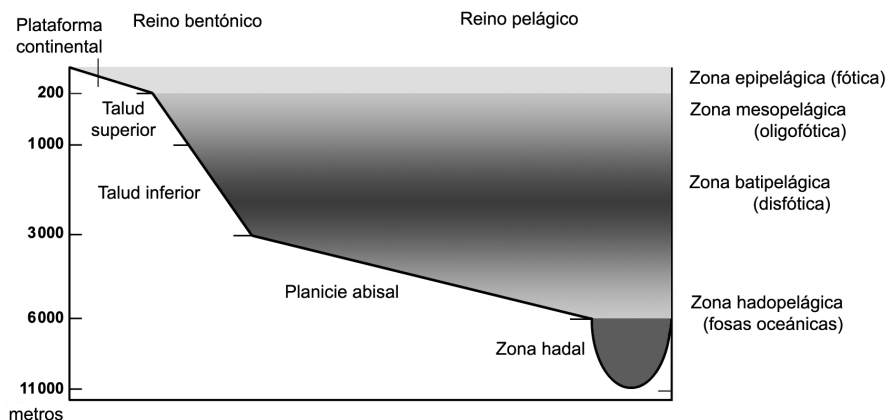


Figura 20. División vertical del océano basada en la distribución de la fauna (Briggs, 1974).

cálidas habitan principalmente las capas superiores. Ekman (1953) se refiere a la submergencia boreal de las especies ártico-boreales en las regiones templadas.

¿Qué es el cinturón continuo oceánico?

Mucho de lo cálido del Atlántico del Norte llega a la región gracias a las aguas altamente salinas que se dirigen hacia el norte a profundidades intermedias, cercanas a los 800 m. Estas aguas llegan a la superficie al aproximarse a Islandia, básicamente como resultado de la acción del viento, y su exposición al aire frío provoca que desprendan su calor. Ya frías, densas y saladas descienden al fondo oceánico. Estas aguas profundas y saladas encuentran su camino hacia el sur al rodear la punta inferior de África, y se dispersan a través de los océanos Índico y Pacífico (figura 21; Broecker, 1987, 1991). Conforme se calientan, suben y su dirección se revierte, de manera que regresan al Atlántico del Norte. Esta entrada de energía del Atlántico del Norte equivale a un 30% del ingreso anual de energía solar al área. La evidencia fósil indica que esta banda oceánica continua (en inglés: oceanic conveyor belt) se apagó durante los episodios glaciares, y la reducción de la transferencia de calor hacia latitudes altas llevó al desarrollo y al despliegue de las capas de hielo.

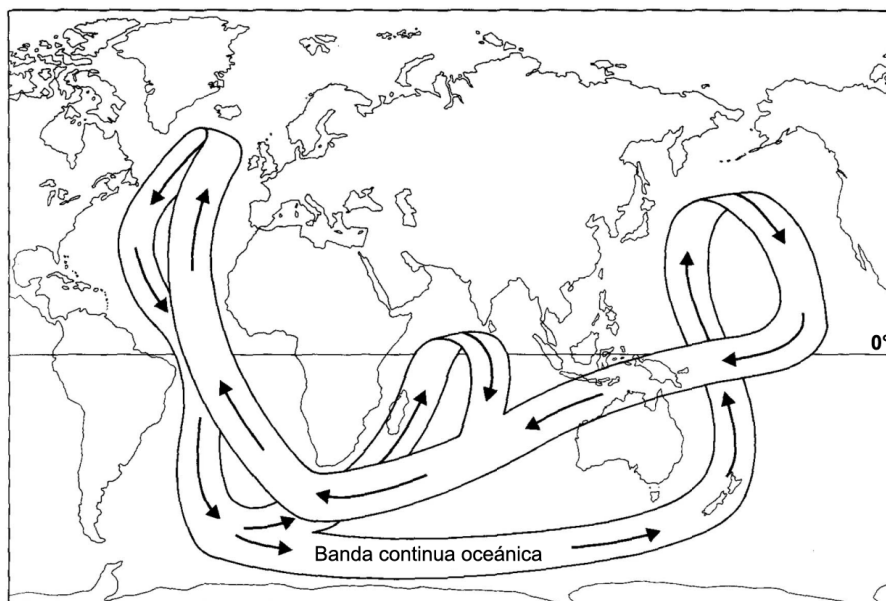


Figura 21. Esquema mostrando la circulación oceánica (Broecker, 1987, 1991).

ENDEMISMO Y BARRERAS BIOGEOGRÁFICAS

ENDEMISMO

¿Qué son los endémicos?

Los grupos endémicos son taxones o taxa. Sus áreas de distribución están limitadas por una unidad biogeográfica de cualquier categoría. El nombre de este fenómeno es endemismo. Por tanto, hay taxones endémicos de ciertas regiones, provincias o distritos biogeográficos. Erróneamente, sólo aquellos que habitan áreas relativamente pequeñas, son llamados con frecuencia endémicos. Alphonse de Candolle fue el primero que distinguió entre especies endémicas y esporádicas, colonizadoras y autóctonas.

¿Qué son el grado y el rango de endemismo?

El grado de endemismo es una parte de los taxones endémicos en la flora o fauna de una cierta unidad biogeográfica. El rango de endemismo es la categoría taxonómica más alta de los grupos endémicos de una cierta unidad biogeográfica.

¿Que significado biogeográfico tiene el endemismo?

Entre mayor es el grado y el rango de endemismo, mayor será el rango de la unidad biogeográfica. El análisis de los taxones endémicos nos permite inferir sobre las afinidades de las floras y las faunas, y si se toma en consideración la distribución geográfica de los organismos en el pasado, es posible hacer una hipótesis sobre el tiempo en que se originaron. Es bastante común que el grado de endemismo refleje el grado de aislamiento de un área determinada, y el rango de endemismo habla acerca de la antigüedad del aislamiento o la antigüedad de un determinado complejo florístico-faunístico. Por ejemplo, la presencia de géneros endémicos indica un largo período de aislamiento de una determinada fauna, y el momento de origen de un género endémico aporta una base para datar una geocronología de la fauna. La presencia de familias endémicas puede indicar la existencia de las barreras biogeográficas más antiguas, aunque en la mayoría de los casos el límite en la distribución de familias puede ser explicada por la constricción de sus áreas de distribución motivada por cambios en las condiciones ambientales (Zezina, 1982). Un rango bajo taxonómico de endemismo en el pelagial hace que pierda importancia la distribución de los taxones superiores y la comparación de rangos de los endémicos.

¿El ambiente pelágico favorece el endemismo?

Van der Spoel (1983) postuló dos hipótesis: (1) en el plancton, lo que principalmente determina el área de distribución de las especies no es la influencia de los organismos; esto hace única la biogeografía del plancton y del necton; (2) la evolución en el ambiente pelágico (en grandes poblaciones) es demasiado lenta, comparada con los cambios ambientales, para alcanzar una adaptación óptima a las condiciones de las grandes regiones disponibles, de lo cual resultan áreas de distribución más pequeñas de lo que es posible. Esto es al contrario del ambiente terrestre, el cual conserva las poblaciones en un espacio determinado, la especiación y la adaptación restringen el área disponible. En otras palabras, el pelagial no favorece el endemismo.

¿Por qué el fitoplancton es menos endémico que el zooplancton?

Primeramente, porque la capa homogénea superior y las aguas subsuperficiales (intermedias) con un marcado gradiente de temperatura, en sentido biogeográfico, son similares. La diferencia es que en las aguas subsuperficiales los giros se encuentran más aislados uno de otro. Por lo tanto, uno podría esperar menos endemismo en las capas superiores comparando con las aguas subsuperficiales. Esto puede explicar las áreas de distribución del fitoplancton más extensas, en comparación con el zooplancton (Beklemishev, 1969). También, se especula que la distribución de zooplancton no está influenciada primordialmente por el ambiente, sino por la dinámica de población, que conserva las áreas de distribución pequeñas (Van der Spoel, 1983).

BARRERAS BIOGEOGRÁFICAS

¿Por qué no habitan las mismas especies en toda la zona tropical?

Los trópicos pueden dividirse en cuatro grandes regiones zoogeográficas: el Indo-Pacífico Oeste, el Pacífico Este, el Atlántico Oeste y el Atlántico Este. El motivo de ello es que las regiones de las plataformas continentales tropicales están separadas una de otra por barreras longitudinales que son muy efectivas, ya que la biota de cada región a nivel de especie es altamente endémica.

¿Cuáles son las principales barreras biogeográficas longitudinales?

Las principales barreras biogeográficas son: la Barrera del Pacífico Este, la Barrera Terrestre del Nuevo Mundo, la Barrera del Atlántico Medio y la Barrera Terrestre del Viejo Mundo (figura 22).

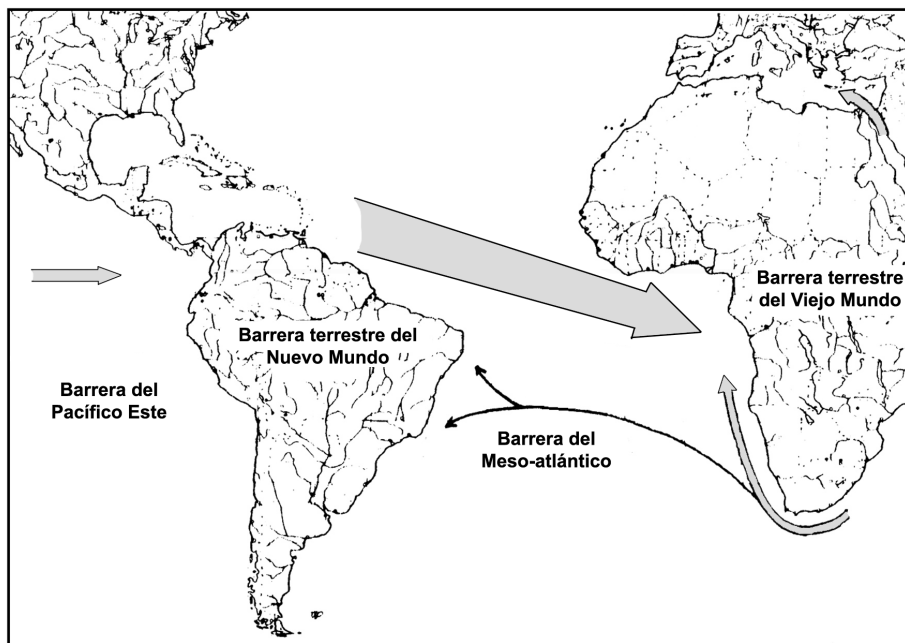


Figura 22. Barreras que separan las regiones de las plataformas continentales tropicales del mundo (Briggs, 1995). Las flechas indican la dirección y la cantidad relativa aproximada de migración exitosa (colonización) que ha tomado lugar a través de la barrera.

BARRERA DEL PACÍFICO ESTE

La Barrera del Pacífico Este fue reconocida y nombrada por Ekman (1953) quien demostró que sólo 2% de las 240 especies y 14% de los 11 ó 12 géneros de equinodermos encontrados en el área del Indo-Pacífico Oeste tuvieron éxito para alcanzar la costa oeste de América (lo cual es el mayor éxito de los géneros que han estado en existencia por un mayor tiempo que las especies individuales). Únicamente cerca de 15% de la fauna íctica actual del Pacífico Este se puede atribuir a migraciones transpacíficas (Briggs, 1995). Los corales hermatípicos del Pacífico Este están más cercanamente relacionados a aquellos del Atlántico Oeste que a aquellos del Pacífico Oeste (Grigg y Hey, 1992). Hay información que demuestra que la barrera que fue efectiva para inhibir la dispersión a través del Pacífico fue tan antigua como la época del Cretácico. La barrera es el estrecho de agua profunda que yace entre Polinesia y América. Además, el Pacífico Este está libre de islas, lo cual también evita que los organismos de la plataforma continental crucen el Pacífico. Es importante hacer no-

tar que no hay especies litorales de aparente origen en el Pacífico Este que aparezcan en Polinesia. Esto significa que las migraciones exitosas de especies de aguas poco profundas se presentan solamente en una dirección, de oeste a este. La ruta de migración parece encontrarse entre el ecuador y los 20°N (Briggs, 1995)

BARRERA TERRESTRE DEL NUEVO MUNDO

La Barrera Terrestre del Nuevo Mundo, junto con el Istmo de Panamá forma su extensión más angosta, virtualmente forma un bloque total que impide el movimiento de las especies marinas tropicales entre el Pacífico Este y el Atlántico Oeste. Esta condición ha existido desde el Pleistoceno tardío, de tal manera que, a nivel de las especies, las dos faunas son altamente distintas. En la actualidad, el Canal de Panamá no ha alterado notablemente esta relación, ya que a través de toda su extensa longitud, es un pasaje de agua dulce que es altamente eficaz como una barrera efectiva para todas las especies, menos para aquellas que son eurihalinas. Se trata de una de las cuatro barreras más efectivas que se discuten en este libro. De las 1 000 especies de peces que viven en las orillas a ambos lados de la América Central, solamente alrededor de 12 se pueden considerar idénticas (Briggs, 1995). Algunos grupos de invertebrados tienen más especies anfiamericanas, pero rara vez tienen más de un 10% del total. Esto quiere decir que cerca de 3 millones de años han sido suficientes para producir evidencia morfológica específica del cambio evolutivo.

La alternativa de un pasaje a nivel del mar a través de Panamá, que sustituyera la ruta actual de agua dulce, significaría la creación de una avenida migratoria para las especies marinas. Si se considera que 80-85% de todas las especies tropicales de invertebrados bentónicos tienen larvas planctónicas y que la mayoría de las larvas de peces y de los adultos son relativamente móviles, es probable que en unos cuantos años después de la apertura de un canal como éste, la mayoría de las especies de la plataforma continental fueran capaces de atravesar (Briggs, 1995). Se ha hecho una ligera estimación de más de 8 000 especies del lado del Atlántico y unas 6 000 especies del lado Pacífico (Briggs, 1974). Entonces, considerando su ecosistema con mayor diversidad, se ha sugerido que muchas de las especies del Atlántico serían capaces de excluir competitivamente a sus equivalentes en el Pacífico.

BARRERA DEL ATLÁNTICO MEDIO

La Barrera del Atlántico Medio es una región amplia, de aguas profundas que separa los trópicos del Atlántico Oeste de la costa africana del oeste. Para la biota de aguas poco profundas, la distancia a través de la barrera de aguas profundas no es tan grande como lo es en el Pacífico. Para esta región, hay una proporción de especies

transatlánticas mayor que en la mayoría de los grupos. El movimiento migratorio predominante a través de la Barrera parece ser de oeste a este. Las faunas de las plataformas continentales que fueron separadas gradualmente, aportan evidencia sobre la progresiva ampliación del Océano Atlántico. Ninguna de estas especies transatlánticas pertenecen a géneros típicos del Atlántico Este (Briggs, 1995). Las especies transatlánticas comprenden alrededor del 25% de la fauna íctica de la orilla de África del Oeste tropical. Trabajos de investigación sobre varios grupos de invertebrados de África del oeste parecen indicar el mismo tipo de relación.

BARRERA TERRESTRE DEL VIEJO MUNDO

La Barrera Terrestre del Viejo Mundo fue establecida en el Mioceno temprano, cuando la colisión entre África y Asia terminó con la existencia del Mar de Tetis. El paso alrededor del extremo sur de África posiblemente llegó a ser difícil para las especies de la plataforma continental tropical con el inicio del enfriamiento en las latitudes altas. Desde entonces, parece que algunas de las especies litorales circumpolares han podido preservar su continuidad genética por la migración alrededor del Cabo de Buena Esperanza. La migración exitosa de las especies de la costa tropical alrededor del Cabo puede haber sucedido en una sola dirección, de este a oeste. Desde la apertura del moderno Canal de Suez en 1869, han ocurrido algunos cambios significativos. La parte del canal de los lagos Amargos tenía una salinidad muy alta (68‰), que proporcionaba una barrera efectiva para los inmigrantes. Hacia mediados de los años 1990 la salinidad bajó a casi 41‰, no muy diferente a aquellos de la parte norte del Mar Rojo o del Mediterráneo sureste. Alrededor de 30 especies de peces de la orilla del Mar Rojo han invadido el Mediterráneo (Ormond y Edwards, 1987). Se encontró que más de 200 especies del Mar Rojo cruzaron por el Canal de Suez y colonizaron el Mediterráneo del este, pero hasta 500 especies de inmigrantes pueden realmente estar presentes en el Mediterráneo (Por, 1978). En contraste, unas cuantas especies mediterráneas se han trasladado hacia el sur por el canal pero no han colonizado el mar abierto.

BARRERAS BIOGEOGRÁFICAS Y EVOLUCIÓN

La acepción de que la Barrera del Pacífico Este y la Barrera Terrestre del Viejo Mundo operan como filtros unidireccionales, permiten entender mejor cómo la Región del Indo-Pacífico Oeste sirve como un centro de evolución y de distribución para mucha de la biota tropical de la plataforma continental del mundo. La Región del Atlántico Oeste puede considerarse como un centro secundario de radiación evolutiva. Muchas especies que se desarrollaron en ésta área, se han probado capaces de migrar

hacia el este para colonizar el Atlántico Tropical Este. La ventaja parece residir dentro del área que posee la fauna más rica y el nivel más alto de competencia (Briggs, 1995). El Pacífico del Norte, frío-templado, es otro centro importante de origen de la biota marina. Todos los centros de origen mencionados demuestran un alto nivel de resistencia a las invasiones por especies de otras regiones, lo cual se atribuye a una diversidad relativamente alta.

¿Favorecen las corrientes las migraciones transoceánicas?

En el caso de las especies tanto pelágicas como bentónicas, las corrientes les ayudan a cruzar el océano. Sin embargo, en la escala evolutiva, la biota de la plataforma continental ha estado migrando contra el flujo principal de las aguas superficiales. La dirección de los movimientos migratorios exitosos completamente al este a través de la barrera del Pacífico Este y los movimientos predominantemente hacia el este a través de la Barrera del Atlántico Medio, tienen lugar en una dirección opuesta a la del flujo principal del agua de superficie vía las corrientes Ecuatoriales del Norte y del Sur. En contraste, las corrientes de superficie y las contracorrientes de subsuperficie del Pacífico y del Atlántico tropical se desarrollan débilmente, pero estas corrientes menores obviamente son los medios principales por los que se logra un adecuado transporte.

Literatura citada

- Andriashev, A. P., 1974. Some additions to the system of vertical zonality of marine bottom fauna. p. 6-7. *In*: A. N. Golikov (ed.), Hydrobiology and biogeography of shelves of cold and temperate waters of the World Ocean, Nauka, Leningrad (en ruso).
- Appellöf, A., 1912. Invertebrate bottom fauna of the Norwegian Sea and North Atlantic. p. 457-560. *In*: J. Murray, y J. Hjost, Depths of the ocean, London.
- Balech, E., 1964. La division zonal en biología marina y su nomenclatura. *Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata*, 7: 73-78.
- Beklemishev, C. W., 1969. Ecology and biogeography of the open ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Bogorov, V. G., 1974. Plankton of the World Ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Bogorov, V. G., M. E. Vinogradov, N. M. Voronina, I. P. Kanaeva, y I. A. Suetova, 1968. Distribution of the biomass of zooplankton in the surface layer of the World Ocean. *Reports of the USSR Academy of Sciences (Doklady Akademii Nauk SSSR)*, 182(5): 1205-1207 (en ruso).
- Briggs, J. C., 1974. Marine zoogeography, McGraw-Hill, NY.
- Briggs, J. C., 1995. Global biogeography, Amsterdam, Elsevier.
- Broecker, W. S., 1987. The biggest chill. *Natural History Magazine*, 97: 74-82.
- Broecker, W. S., 1991. The Great Ocean Conveyor. *Oceanography*, 4(2): 79-89.
- Bruun, A. F., 1956. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin. *Nature*, 177: 1105-1108.
- Cox, C. B., y D. Moore, 1993. Biogeography: an ecological and evolutionary approach, 5th ed., Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Dall, W. H., 1921. Summary of the marine shellbearing mollusks of the northwest coast of America, from San Diego, California, to the Polar Sea, mostly contained in the collection of the United States National Museum, with illustrations of hitherto unfigured species. *Bulletin of the United States National Museum*, 112: 1-217, 22 pl.
- Dana, J. D., 1853. On an isothermal oceanic chart illustrating the geographical distribution of marine animals. *American Journal of Science*, 16: 314-327.
- Derjugin, K. M., 1915. Fauna of the Kola Bay and conditions of its existence, Petrograd (en ruso).
- Ekman, S., 1935. Tiergeografie des Meeres, Akad. Verlagsges, Leipzig.
- Ekman, S., 1953. Zoogeography of the sea, Sidgwick & Jackson, London.

- Forbes, E., 1856. Map of the distribution of marine life illustrated chiefly by fishes, Molluscs and Radiata; showing also the extent & limits of the Homiozoic belts, now first laid down for Keith Johnston's atlas by Professor Edward Forbes, F. R. S., of Kings College, London & the Government School of Mines, President of the Geological Society, Engraved & printed in colours by W. & A. K. Johnston", en Johnson A. K., The physical atlas of natural phenomena, William Blackwood & Sons, Edinburgh & London, Pl. 31, Ser. 37.
- Forbes, E., y S. C. Hanley, 1853. A history of British Mollusca, and their shells, vol. 4, John Van Voorst, London.
- Gembel, A. P., 1979. General geography of the World Ocean, Vysshaya Shkola, Moscow (en ruso).
- Golikov, A. N., 1980. Molluscs Buccinidae of the World Ocean, Fauna of the USSR, vol. 2, Nauka, Leningrad.
- Golikov, A. N., 1985. Zonations and organismic assemblages: comments on the comprehensive review by Pérès (1982). *Marine Ecology - Progress Series*, 23: 203-206.
- Grigg, R., y R. Hey, 1992. Paleoceanography of the tropical Eastern Pacific Ocean. *Science*, 255: 172-178.
- Häcker, V., 1904. Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 14: 122-157.
- Hedgpeth, J. W., 1957. Marine biogeography. p. 359-382, Chapter 13. In: J. W. Hedgpeth (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology, vol. 1, Ecology, Memoirs of the Geological Society of America 67.
- Hennig, W., 1966. Phylogenetic systematics, Univ. of Illinois Press, Urbana, IL.
- Hesse, R., 1924. Tiergeografie auf ökologischer Grundlage, G. Fischer, Jena.
- Humboldt, A. von, 1805. Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, Levrault, Schoell et compagnie, Paris.
- Ivanenkov, V. N., A. N. Chernyakova, A. N. Gusarov, y V. V. Sapozhnikov, 1979. Typification of waters and chemical-oceanographic zonation of the World Ocean. p. 75-84. In: O. K. Bordovsky y V. N. Ivanenkov (eds.), Chemistry of the ocean, vol. 1, Nauka, Moscow (en ruso).
- Jirkov, I. A., 2001. Poliquetes of the Arctic Ocean, Yanus-K, Moscow (en ruso).
- Jirkov, I. A., 2004. About a technique of realization of the biogeographical boundaries. p. 98-111. In: A. I. Kafanov (ed.), General problems in marine biogeography: in memory of the Academician O. G. Kusakin, Dalnauka, Vladivostok (en ruso).

- Kalesnik, S. V., 1970. General geographic regularities of the Earth, Mysl, Moscow (en ruso).
- Koblentz-Mishke, O. I., 1985. Photosynthetic primary production. p. 48-62. *In*: P.A. Moiseev (ed.), Biological resources of the ocean, Agropromizdat, Moscow (en ruso).
- Levushkin, S. I., 1982. The problem of island faunas in the light of relationship between biogeography and ecology. p. 26-51. *In*: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Lorenz, J. R., 1863. Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen in Quarnerischen Golfe, Kais. Kön. Hof- und Staatsdruck., Wien.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of island biogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H., y E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Menzies, R. J., R. Y. George, y G. T. Rowe, 1973. Abyssal environment and ecology of the World Oceans, Wiley and Sons, NY, London, Sydney, Toronto.
- Oort, A. H., 1970. The energy cycle of the earth. *Scientific American*, 223(3): 54-63.
- Ormond, R., y A. Edwards, 1987. Red Sea fishes. p. 251-287. *In*: A. J. Edwards, y S. M. Head (eds.), Red Sea, Pergamon Press, Oxford.
- Pérès, J.M., 1982. Zonations and organismic assemblages. p. 9-576. *In*: O. Kinne (ed.), Marine ecology, vol. 5, Ocean management, part 1, Wiley, Chichester.
- Por, F. D., 1978. Lessepsian migration, Springer-Verlag, Berlin.
- Rass, T. S., 1986. Vicariance ichthyogeography of the Atlantic Ocean pelagial. p. 237-241. *In*: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49, Paris.
- Romanovsky, V., C. Francis-Boef, y J. Boucard, 1961. El mar, Editorial Labor, S. A., Barcelona *et al.*
- Sokolova, M. N., 1986. Feeding and the trophical structure of deep-sea macrobenthos, Nauka, Moscow (en ruso).
- Starobogatov, Y. I., 1982. The problem of minimal unit in biogeography and its application to faunal (faunal-genetic) zoogeography of the sea. p. 12-17. *In*: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow.
- Stepanov, V. N., 1974. The World Ocean, Znanie, Moscow (en ruso).

- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25: 1-45.
- Van der Spoel, S., 1983, Patterns in plankton distribution and their relation to speciation: the dawn of pelagic biogeography. p. 291-334. *In*: R. W. Sims, J. H. Price, y P. E. S. Whalley (eds.), *Evolution in time and space: the emergence of the biosphere*, Acad. Press, London.
- Van der Spoel, S., y R. P. Heyman, 1983. A comparative atlas of zooplankton. *Biological patterns in the oceans*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NY, Tokyo.
- Volkovinsky, V. V., V. V. Zernova, H. J. Semina, I. N. Sukhanova, O. A. Movchan, L. V. Sanina, y I. A. Tarkhova, 1972. Distribution of phytoplankton in the World Ocean. *Ekspress-informatsiya CNIITEIRH, Ministry of Fisheries, USSR, Express information Commercial oceanology and underwater technology*, Ser. 9, 3: 1-10 (en ruso).
- Wallace, A., 1876. *The geographical distribution of animals*, vol. 1 and 2, Macmillan and Co., London.
- Zenkevich, L. A., Y. A. Birshtein, y Y. A. Belyaev, 1954. Fauna of Kuril-Kamchatka trench. *Priroda*, 2: 61-74.
- Zezina, O. N., 1982. Species, genus and family in the biogeographic analysis of the benthic fauna of the ocean. p.18-25. *In*: O. G. Kusakin (ed.), *Marine biogeography*, Nauka, Moscow (en ruso).

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

DERIVA CONTINENTAL Y LA TECTÓNICA DE PLACAS

¿En qué consisten las teorías de deriva continental y de placas tectónicas?

La teoría de la deriva continental es una teoría geológica que establece que las posiciones relativas de los continentes en la superficie de la Tierra han cambiado considerablemente a través del tiempo geológico. En principio, fue propuesta por el geólogo norteamericano Frank Bursley Taylor en una conferencia en 1908. No obstante, la primera versión detallada de la deriva continental fué presentada por el meteorólogo y geofísico alemán Alfred L. Wegener en 1912. La teoría de las placas tectónicas unifica los atributos y características de la deriva continental y la expansión del fondo marino hacia un modelo coherente. En resumen, el planteamiento moderno actual sobre las placas tectónicas sostiene que la corteza terrestre está dividida en un mosaico de placas en movimiento donde los continentes se encuentran insertos (figura 23).

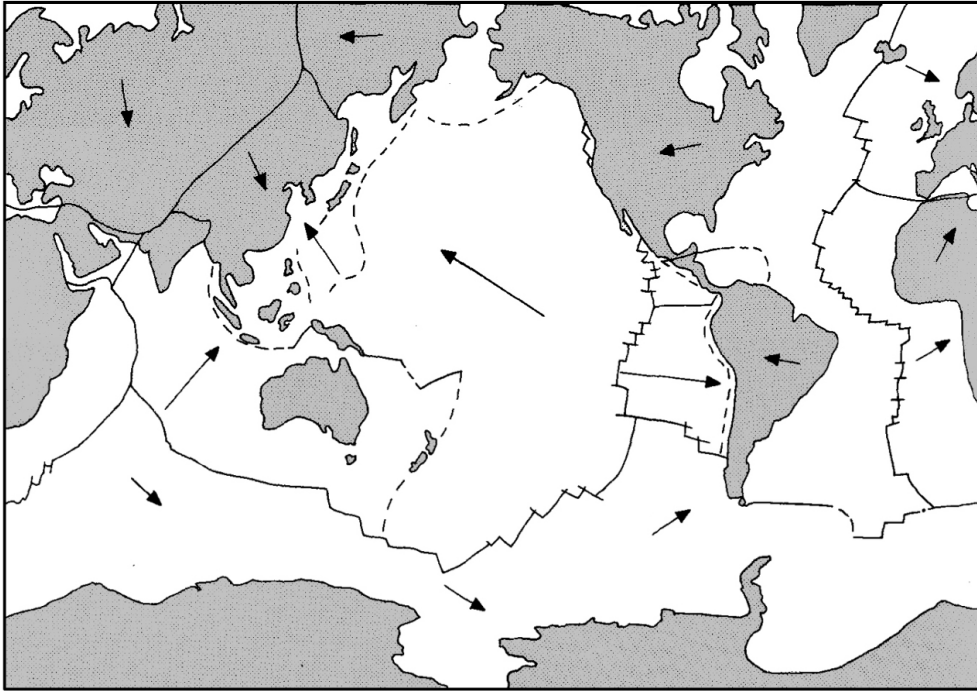


Figura 23. Principales placas tectónicas hasta el día de hoy (Cox y Moore, 1993). Las líneas dentro de los océanos muestran la posición de las cordilleras en expansión. Las líneas punteadas muestran la posición de las fosas oceánicas. Las líneas dentro de los continentes muestran las divisiones entre las placas de Eurasia, África, la India, China y Norteamérica. Las flechas muestran las direcciones y la velocidad de movimiento de las placas.

En los inicios del siglo XX se consideraba, de manera casi universal, que la corteza terrestre parecía tener una estructura sólida, sin movimiento. Wegener sugirió la hipótesis acerca de la deriva continental y entre 1915 y 1929 publicó cuatro ediciones de su libro "Die Entstehung der Kontinente und Ozeane", además de la edición inglesa "El origen de los continentes y los océanos" (en la figura 24 se muestra la deriva continental durante los últimos 200 millones de años). Como evidencia adicional, Wegener se refirió a la presencia poco común de los depósitos de carbón en las regiones del Polo Sur, las características glaciales de las regiones ecuatoriales actuales, y la forma de un rompecabezas en el cual embonan las plataformas continentales opuestas del Atlántico. La investigación sobre paleomagnetismo aportó evidencia sobre la deriva. Du Toit presentó detalles más precisos que correlacionaban las simi-

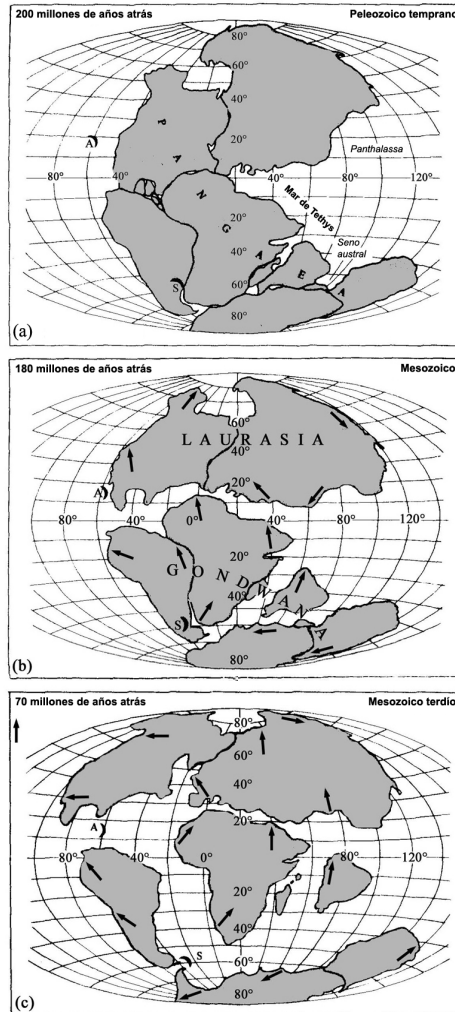


Figura 24. Posiciones aproximadas de las masas principales de tierra en diferentes tiempos en el pasado geológico mostrando sus probables movimientos. La ruptura de Pangea (adaptado de Dietz y Holden, 1970; Pianka, 1988).

litudes geológicas y paleontológicas con las semejanzas correlacionadas, geológicas y paleontológicas en ambos lados del Atlántico. Holmes sugirió que la convección térmica del manto era el mecanismo que conducía los movimientos continentales. Griggs realizó experimentos con modelos a escala para demostrar tales movimientos del manto.

¿Hay hipótesis alternativas a la teoría de las placas tectónicas?

Se propusieron varias modificaciones o alternativas a la teoría de las placas tectónicas. Tres de ellas fueron revisadas por Brown y Lomolino (1998). (1) Algunos científicos establecieron una hipótesis sobre la existencia de un antiguo continente llamado Pacífica. Ellos planteaban que durante el Mesozoico este continente se fragmentó y se dispersó, y sus restos se integraron a lo largo de los márgenes de otros continentes. (2) Otra hipótesis asegura la existencia de un supercontinente global pre-Pangaea durante el Paleozoico temprano o medio, que se separó y que sus masas de tierra emigraron a la posición relativa actual hacia el Carbonífero tardío. (3) La teoría de la expansión de la Tierra, que se proponía inicialmente en los años 1950, establece que el volumen de la Tierra no es constante, pero que se ha incrementado. Como resultado de esta expansión la corteza terrestre, que en el Pérmico era continental, se despedazó, y una nueva corteza oceánica llenó las cavidades en expansión (figura 26). Estas alternativas y modificaciones de la teoría de las placas tectónicas no se respaldan con los datos geológicos y paleomagnéticos disponibles.

¿En qué consiste el Ciclo de Wilson?

El Ciclo de Wilson (Wilson, 1963, 1973) es un megaciclo de un supercontinente hipotético, implica que en un período que se aproxima a los 500 millones de años, los continentes se integrarán, fragmentarán y después de una gran dispersión volverán a reintegrarse. Si en realidad el gran supercontinente Proterozoico (Rodinia) existió, se habría empezado a fragmentar supuestamente hace alrededor de 750 millones de años.

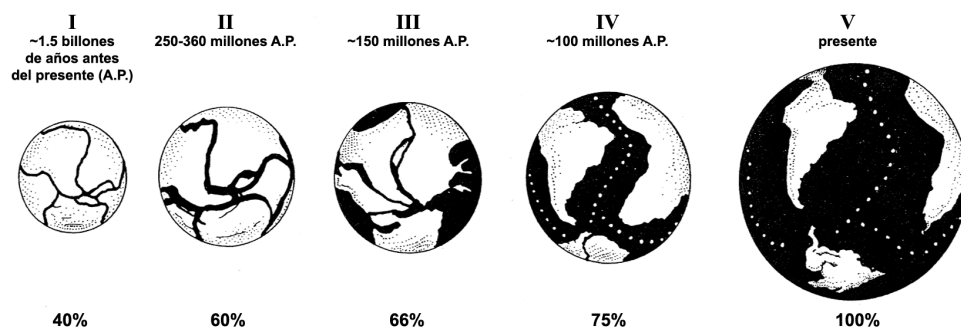


Figura 26. El modelo ilustra la hipótesis de la expansión de la Tierra (Brown y Lomolino, 1998).

¿Cuál es el efecto que ha tenido la teoría de placas tectónicas en la biogeografía?

La teoría de las placas tectónicas en las ciencias de la tierra tuvo un efecto decisivo en la biogeografía. Anteriormente, había sido necesario discutir las relaciones históricas de las regiones biogeográficas y sus biotas en un marco de los continentes estables. Fueron los paleontólogos interesados en la paleogeografía los primeros en conocer la ventaja completa del nuevo planteamiento sobre la tectónica de placas.

EL CONCEPTO DE CENTRO DE ORIGEN, LA DISPERSIÓN Y LA VICARIANZA EN LA BIOGEOGRAFÍA

ORGANISMOS AUTÓCTONOS Y ALÓCTONOS

Los organismos que viven en la misma área desde su origen se llaman autóctonos, lo cual es un sinónimo de “aborigen”. Los organismos que aparecen en una flora o fauna determinada debido a la dispersión se llaman alóctonos.

RELICTOS, PALEOENDÉMICOS Y NEOENDÉMICOS

Los relictos son los taxones de plantas o animales que quedaron de la flora o fauna de mayor distribución del pasado. Según Ekman (1935), relicto es un taxón que está aislado del centro principal de distribución y su presencia puede ser explicada solamente por el hecho que este taxón o su forma ancestral permaneció en las condiciones ambientales diferentes en el pasado comparado con las condiciones actuales. El término “relicto” se utiliza con frecuencia indicando la época geológica desde la cual el taxón existe, o para indicar la flora/fauna, un componente del que era parte en un principio, *e.g.*, “el relicto Ponto-Caspiano del Plioceno temprano”. Por tanto, los relictos son paleoendémicos, a diferencia de los neoendémicos, que son taxones jóvenes, de los cuales no se ha establecido su área de distribución.

EL CONCEPTO DEL CENTRO DEL ORIGEN

El concepto filogenético de Darwin basado en el origen monofilético de los taxones ha sido transformado naturalmente al concepto del centro del origen en la biogeografía. De acuerdo a éste, cada taxón está caracterizado por cierto tiempo y cierto lugar de origen, y sus peculiaridades subsecuentes de distribución se determinan por su capacidad de sobrepasar las barreras biogeográficas y de adaptarse a los hábitats colonizados. Se sugiere que los registros más antiguos paleontológicos del taxón tes-

tifiquen directamente sobre el lugar y el tiempo de su origen. También se sugiere que la riqueza de especies más alta está relacionada con el centro de origen del taxón. El concepto del centro de origen contrasta con la “hologénesis”, que supone la creación de las especies con áreas de distribución cosmopolitas.

BIOGEOGRAFÍA DE LA DISPERSIÓN

La biogeografía de la dispersión es una línea de investigación biogeográfica-histórica basada en el concepto de Darwin sobre el centro de origen. De acuerdo a lo anterior, la dispersión de las especies ocurre a través de una barrera pre-existente, que puede resultar en una especiación alopátrica. En la biogeografía de dispersión el origen de las áreas de distribución disyuntas se explica frecuentemente al aplicar la tan llamada Teoría de los Relictos Ahuyentados que data de la obra de Wallace. De acuerdo con esta teoría, las lagunas en la distribución geográfica de los organismos se relacionan con la eliminación de las poblaciones debido a condiciones desfavorables en gran parte de un área de distribución anteriormente continua. La mayoría de las áreas de distribución disyuntas de los organismos marinos se explican con la teoría de los relictos ahuyentados.

CENTROS DE REDISTRIBUCIÓN

El concepto de centros de redistribución de biota reúne al concepto de centros de origen y al de acumulación de biota, en el pasado considerados mutuamente excluyentes. De acuerdo con Mironov (2006), el centro de redistribución tiene tres fases de desarrollo: acumulación, diversificación y dispersión de biota. Durante la primera fase la riqueza de especies se incrementa debido a la inmigración de especies de otras regiones. En la segunda fase la riqueza de especies continua incrementandose debido a la especiación. Durante la fase de dispersión las fronteras bióticas sirven como eficientes barreras contra la invasión de especies, y las especies del centro de redistribución obtienen una ventaja sobre las especies de las áreas adyacentes cuando colonizan nuevos hábitats. Se sugiere que en el Neógeno los centros principales de la fauna marina de aguas someras estuvieron en el triángulo de las Indias Orientales, en el Atlántico Occidental y en el Pacífico Noroeste (figura 27). Las aguas profundas del Antártico y del Pacífico Occidental sirvieron como centros de distribución de la fauna del océano profundo.

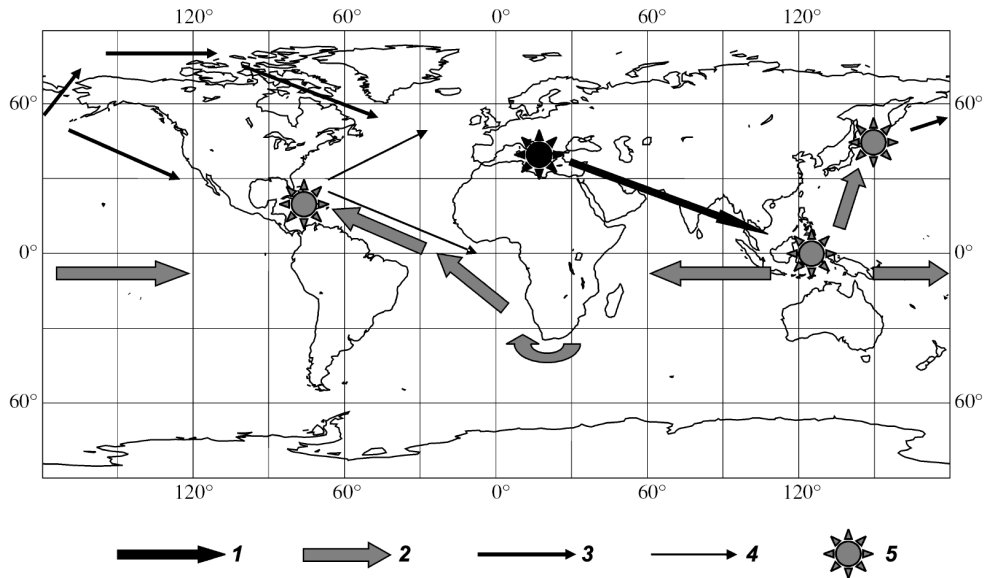


Figura 27. Centros principales de redistribución de la fauna marina de aguas someras en el Cenozoico. Las flechas indican las direcciones predominantes de dispersión del centro de distribución de Tetis (1) en la transición Paleógeno/Neógeno, de los centros de distribución de Indo-Malaya (de India Este) en el Neógeno (2), del Pacífico Norte (3) y del Atlántico Oeste (4); (5) son los centros de redistribución (Mironov, 2006).

BIOGEOGRAFÍA DE LA VICARIANZA

Los avances en la teoría de las placas tectónicas relacionados a una amplia distribución de los métodos de la taxonomía numérica o de la cladística en la sistemática de plantas y animales le dieron ímpetu al desarrollo de la teoría del “vicarismo”, también llamada biogeografía mobilística, o biogeografía de la vicarianza. La vicarianza se refiere a los patrones biogeográficos producidos por un tipo particular de especiación alopátrica en donde se desarrolla una nueva barrera geográfica que separa la distribución que anteriormente era continuo. Esto distingue el vicarismo de un tipo de especiación alopátrica, que tiene lugar como resultado de la migración o la dispersión de los individuos a través de la barrera para colonizar el otro lado. De hecho, el vicarismo se menciona desde la obra de Adolph Brongniart y Alphonse de Candolle, quienes postulan el vicarismo enfatizan que en realidad es la vicarianza lo

que produce diferenciación geográfica y multiplicación de especies, mientras que la dispersión produce solamente simpatría. Croizat *et al.* (1974) declararon: “Rechazamos el concepto darwiniano del centro del origen y su corolario, la dispersión de las especies, como un modelo conceptual de aplicabilidad general en la biogeografía histórica”. Debería notarse que la vicarianza en su sentido original (*sensu* Mayr, 1965) es un reemplazo ecológico y topológico. Con el paso del tiempo, la vicarianza, al usarse en conexión con el pasado geológico, se convirtió en un concepto filogenético.

Las teorías actuales de la vicarianza pueden dividirse en dos grupos, uno que reside fundamentalmente en los análisis cladísticos de las características de los organismos involucrados, mientras que otro inicia con el análisis de los patrones de distribución. De acuerdo con Heads (2005), la biogeografía de manglar y pastos marinos y sus rutas de migración se explican mejor por la vicarianza.

VICARISMO VERSUS DISPERSALISMO

Es obvio que tanto el vicarismo como el dispersionismo no sólo existen, sino que además pueden ocurrir simultáneamente. Por ejemplo, la terminación del puente terrestre de Panamá permitió la dispersión de algunos mamíferos del norte hacia el sur hasta Sudamérica, y en el mismo tiempo resultó en un evento de vicarianza al dividir una población previamente única de organismos marinos en poblaciones separadas del Caribe y del Pacífico Este. Un evento de vicarianza causado por cambios tectónicos afectará simultáneamente a una variedad considerable de organismos. La dispersión es un evento raro y comparativamente aislado que afectará sólo ocasionalmente a más de un tipo de organismos, *e.g.*, cuando un ciclón o las olas de mareas llevan consigo una serie de organismos de un área a otra.

LA HISTORIA FANEROZOICA DEL CLIMA

EL RÉGIMEN DE INVERNADERO

En la escala geológica del tiempo, en el Fanerozóico el clima de la Tierra se pudo presentar como una alteración de dos tipos de regímenes. Ambos están relacionados con la actividad volcánica y la correspondiente transgresión (ascenso) o la regresión (descenso) del nivel del mar (figura 28). Cuando existen actividad volcánica y transgresión del océano incrementadas, se establece el régimen de invernadero. La zonación climática y la natural no se distinguen claramente. Existen solamente tres cinturones climáticos: (1) el ecuatorial, caracterizado por temperaturas de 2-3°C más

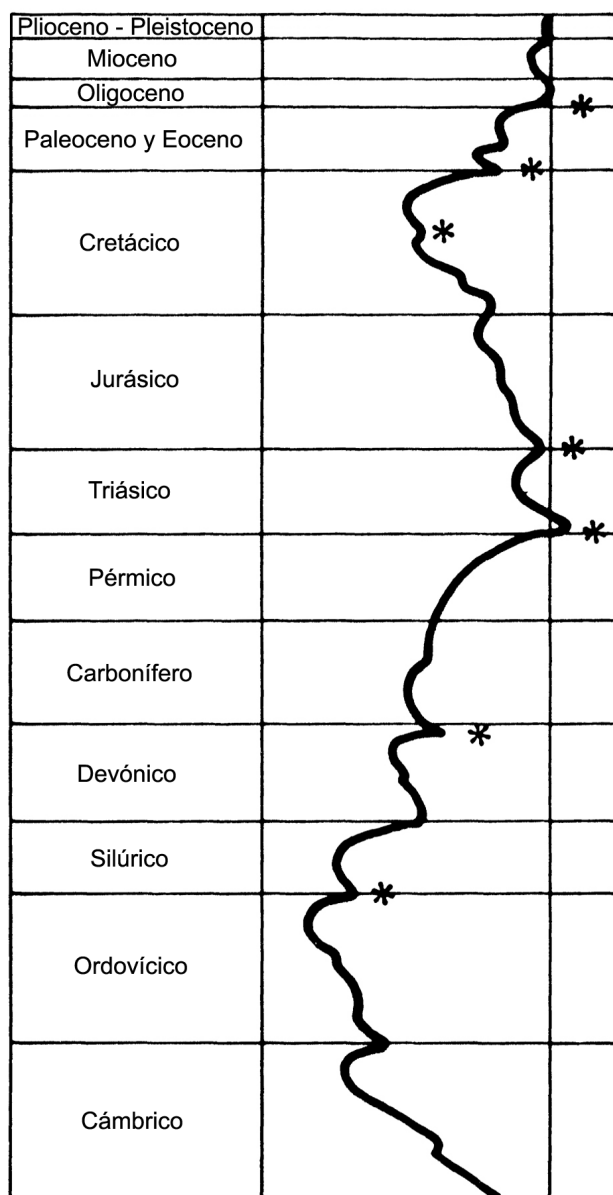


Figura 28. Gráfica del nivel del mar en el Fanerozoico (Hallam, 1992). Los asteriscos indican momentos de extinciones marinas significativas.

altas que las actuales, (2) el tropical, y (3) el paratropical, que predomina en las altitudes altas. En todas las latitudes los cambios en la temperatura estacional son insignificantes. Las diferencias entre la superficie y el fondo oceánico y entre el Ecuador y las latitudes altas no pasan de los 5-10°C, lo que resulta en altas concentraciones de H₂S en las aguas profundas debido a la ausencia de la convección vertical y a la falta de oxígeno. Esto hace que no sea posible la existencia del bentos del abisal ni del bentos del sublitoral inferior.

EL RÉGIMEN GLACIAL

En caso de actividad volcánica disminuida y la regresión del mar, ocurre el régimen glacial. La asimetría en la temperatura de ambos, tanto de la atmósfera como del océano, se distingue de manera drástica: la temperatura promedio del océano es dos veces más baja que la temperatura promedio del aire. La diferencia de temperatura entre el ecuador y las latitudes altas, y entre la superficie y el fondo del océano en los trópicos alcanza 15-20°C. La zonación climática y la estacionalidad se distinguen muy bien. Las glaciaciones terrestres, subterráneas y marinas se están desarrollando.

EL CLIMA DE LA TIERRA EN UNA RETROSPECTIVA HISTÓRICA: UNA SINOPSIS

Durante los pasados 2.7 mil millones de años, ocurrieron cinco veces las alteraciones de los regímenes de invernadero y glaciales. El régimen glacial ocurrió hace 2.6-2.2 mil millones de años, 770 (940)-620 millones de años, 450-400 millones de años, 330-240 millones de años y 38-0 millones de años, y cada vez no duraba menos de 50 millones de años. El régimen de invernadero también emergió por lo menos cinco veces, y su duración fue de no menos de 150-200 millones de años. En el Cenozoico existió principalmente un régimen glacial. Desde el máximo de temperatura que se dio en el Paleoceno-Eoceno temprano, la temperatura ha estado disminuyendo en comparación con varios máximos de temperatura en el Neógeno. La estacionalidad del clima fue incrementándose y varias glaciaciones globales se llevaron a cabo en el Pleistoceno (para la escala geológica de tiempo véase tabla 6).

Tabla 6. La escala geológica de tiempo.

Éon	Era	Periodo	Epoca	Duración (Millones de años)	Millones de años atrás (Millones de años)	
Fanerozoico	Cenozoico	Terciario	Cuaternario	Pleistoceno	1.64	1.64
			Neógeno	Plioceno	3.6	5.2
				Mioceno	18.1	23.3
				Paleógeno	Oligoceno	12.1
			Eoceno		21.1	56.5
			Paleoceno		8.5	65.0
	Mesozoico	Cretácico		80.6	145.6	
		Jurásico		62.4	208.0	
		Triásico		33.1	241.1	
	Paleozoico	Pérmico		48.9	290.0	
		Carbonífero		63.8	353.8	
		Devónico		42.5	396.3	
		Silúrico		42.7	439.0	
		Ordovícico		54.0	493.0	
		Cámbrico		67.0	560.0	
Proterozoico	Neoproterozoico			20.0	580.0	
	Mesoproterozoico			420	1 000	
	Paleoproterozoico			1 500	2 500	
Arqueano				1 350	3 850	
Hadeano				750	4 600	

LAS EXTINCIONES HISTÓRICAS

¿Cuántas extinciones a gran escala ocurrieron en el Fanerozoico?

En la historia del Fanerozoico hubo siete o tal vez ocho episodios identificados como grandes extinciones:

1. En el Vendiano medio, hace 650 millones de años (aunque esta extinción no es ampliamente reconocida).
2. En el Ordovícico tardío; duró 1-4 millones de años.
3. En el Pérmico-Triásico (P/T); duró 3-8 millones de años.
4. Hubo tres grandes extinciones en el Triásico, cada una duró varios millones de años.
5. En la transición Cretácico-Terciario (K/T o C-T); duró 2.5-2.7 millones de años.
6. En el Terciario; en el ambiente marino duró 14 millones de años, desde el Eoceno medio/tardío hasta el Oligoceno temprano/tardío; ésta pudo ser una serie extendida de eventos de extinciones menores.

En el Jurásico, se llevaron a cabo dos extinciones más, donde sus tasas pudieron haber sido extraordinariamente altas, pero su importancia fue regional. Sin embargo, de acuerdo con Briggs (1995: 204), *"aparte de la destrucción actual de los ecosistemas tropicales de la Tierra por el hombre, no hay ninguna evidencia de que se hayan sucedido extinciones globales masivas (definidas como eventos catastróficos de corto plazo)"*.

LA GRAN EXTINCIÓN DEL CRETÁCICO

La diversificación de los marsupiales y los placentarios sólo fue posible a causa de la repentina desaparición de los dinosaurios, los cuales dominaban el mundo desde el Triásico tardío. Los dinosaurios se extinguieron junto con otros grupos de reptiles (pterosauros, plesiosauros y mosasauros), de la misma forma que la biota oceánica que incluyó los amonites, muchos tipos de plancton marino, los corales constructores de arrecifes y los braquiópodos. En cuanto al plancton y a los braquiópodos, una ola de nuevos tipos los reemplazó, pero otros grupos ya habían desaparecido para siempre. Es muy probable que la causa de ello fuera el cambio climático. Como explicación se sugirieron la hipótesis del impacto de un aerolito y la hipótesis volcánica.

Cada vez se acumula una mayor evidencia del impacto de un enorme meteorito o "bólide" de alrededor de 10 km de diámetro (Alvarez *et al.*, 1980; originalmente ésta hipótesis se basaba en los altos niveles de los elementos metálicos del grupo de las tierras raras como el iridio en una delgada capa de arcilla en la frontera K/T).

Muchos hechos sugieren que la posición del impacto del meteorito está determinada por el diámetro del cráter de 180 km hecho hace 64.5 millones de años en Chicxulub, Yucatán, México. Vientos calientes correrían alrededor del mundo y habrían iniciado una gran cantidad de incendios forestales en muchas áreas. El calor habría producido notables volúmenes de ácido nítrico en la atmósfera y de lluvia ácida, habría defoliado muchas plantas y reducido el contenido de ozono en la atmósfera, lo que permitió que una más radiación de ultravioleta dañina penetrará hasta la superficie de la Tierra. Asimismo, en la atmósfera, se incrementaron los contenidos de CO_2 , SO_2 y de vapor de agua, lo cual tuvo un profundo efecto sobre el clima a nivel mundial. Los cielos debieron haberse oscurecido por el aerosol de ácido sulfúrico (que subió hasta la estratosfera y troposfera) y el humo de los incendios forestales, y con ello se alteró la fotosíntesis de las plantas, sufrieron trastornos los ecosistemas del mundo y se inició un enfriamiento global (McKinnon, 1992); además, la lluvia de ácido sulfúrico también pudo contribuir a la muerte de los dinosaurios. A este enfriamiento le habría seguido un efecto invernadero más duradero, debido a la producción de CO_2 , que podría haber durado varias decenas de miles de años. La extinción K/T coincidió con una notable ruptura del gradiente normal en la tasa $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, aunado a disminuciones significativas en los flujos de bario y carbonato, que persistieron por cerca de 0.5 millones de años (Zachos *et al.*, 1989). A pesar de que no hay vestigios en los registros de plancton marino de algún incremento de temperatura en la frontera K/T, este registro no muestra que muchos tipos de plancton se extinguieran en este tiempo y que la producción marina se haya mantenido baja por 0.5-1.0 millones de años (Crowley y North, 1991).

De cualquier forma, a los efectos del aerolito se habrían sumado aquellos de las erupciones volcánicas. Así, tanto en la tierra como en los océanos, muchos tipos de plantas se extinguieron, incapaces de adaptarse al repentino cambio climático, y sus efectos ascenderían a través de la red trófica. Entre 65 y 70% de las especies marinas de la zona somera del mar presentan un buen registro fósil. El evento de extinción K/T antecedió el comienzo del enfriamiento de las aguas del fondo de los océanos de alrededor de los 10°C hasta los 2°C que actualmente tienen (Shackleton, 1982). A medida que la escasez del alimento de las plantas se agravó, los herbívoros de mayor tamaño se extinguieron, seguidos por los grandes carnívoros que los depredaban. En tierra, habrían sobrevivido la catástrofe K/T sólo los vertebrados con peso menor de 25 kg, los reptiles de sangre fría más pequeños y los mamíferos diminutos ancestrales, que no tenían grandes exigencias de su medio ambiente.

¿Qué alcance tienen las extinciones?

De todas las grandes extinciones en el Fanerozoico, solamente el suceso P/T merece ser considerado como un fenómeno verdaderamente global donde se presentó una drástica disminución de la diversidad, tanto en el ambiente marino, como terrestre. La extinción K/T produjo un efecto pronunciado únicamente en la vida tropical marina (Briggs, 1990). De hecho, la mayoría de las extinciones se llevaron a cabo en las aguas marinas tropicales someras. En la literatura sobre el tema, la estimación de las especies extintas va del 50 al 80%. Estas estimaciones no tienen bases científicas, ya que el 98% de las especies vivas pertenecen a grupos (artrópodos terrestres, plantas vasculares y nemátodos) para los cuales casi no existe información al respecto de las extinciones. La disminución en la diversidad pudo haber sido menor al 1%; en la mayoría de los grupos de las latitudes altas y del mar profundo se han perdido solo unas pocas especies (Briggs, 1995).

¿Pueden atribuirse las extinciones a una sola causa?

Sólo hay un acontecimiento global fundamental que sucedió gradualmente a una tasa adecuada al ritmo de las extinciones K/T. Las extinciones generalmente coinciden con regresiones notables del nivel del mar (Newell, 1967; Hallam, 1992). En el caso de la regresión P/T, donde el nivel del mar bajó aproximadamente 280 m y probablemente se expuso casi toda la plataforma continental, éste factor en lo particular pudo haber sido responsable de la eliminación de la mayoría de la biota nerítica (Briggs, 1995). Obviamente, las regresiones afectaron tanto al ambiente terrestre como al marino. En el mar, redujeron el área de la plataforma continental y probablemente incidieron en la disminución de la producción primaria de éstas áreas. En tierra, el aumento y la posición más alta de los continentes ocasionaron la formación de desiertos, produjeron aridez y crearon patrones estacionales climáticos más severos. En el invierno, el movimiento de las masas de aire fuera de los continentes, incrementados por las latitudes medias y altas, redujo la temperatura superficial del mar y la diversidad de la biota marina (Briggs, 1995). Erwin (1993) propuso un modelo para la extinción P/T (figura 29). Sin embargo, a los factores considerados en este modelo deberían agregarse los efectos de especies/área que son particularmente importantes, si se toman en cuenta las amplias zonas de la plataforma continental que fueron expuestas después de la caída del nivel del mar (Briggs, 1995).

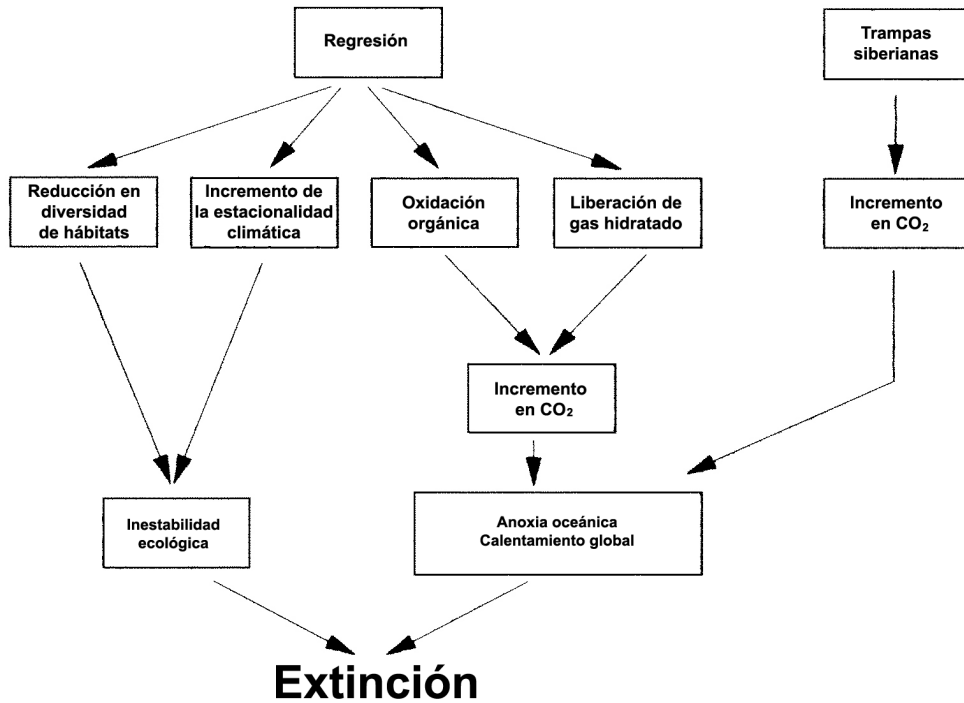


Figura 29. Factores que llevaron al episodio de la extinción Pérmico/Triásico (Erwin, 1993). Las trampas de Siberia se refieren a las erupciones volcánicas que liberaron inundaciones de basaltos a lo largo de grandes extensiones de Siberia.

¿Cuál es el significado global que han tenido las extinciones en la historia de la Tierra?

En contra de las opiniones convencionales, Briggs (1995) propone que las extinciones históricas fueron interrupciones desastrosas del progreso evolutivo. Estas retrasan el reloj del tiempo evolutivo, destruyen comunidades que tardaron millones de años para formarse y eliminaron innovaciones ecológicas que no resurgieron por 100 millones de años o más. Sin embargo, las extinciones históricas no fueron repentinas, ni catastróficas.

LA BIOGEOGRAFÍA DEL OCÉANO EN EL PASADO

EL PALEOZOICO TEMPRANO

Cámbrico. Se han reconocido dos provincias biogeográficas marinas ubicadas en el período Cámbrico temprano: (1) por Laurentia, Báltica, Siberia y Kazajstán; (2) por Gondwana. En el Cámbrico tardío, el provincialismo puede haberse incrementado, por lo que pueden distinguirse siete provincias de trilobites. La distribución de los conodontes pelágicos, sugiere la presencia de dos regiones. Durante el Cámbrico, las comunidades dominantes de trilobites sufrieron tres episodios de extinción. En cada una las comunidades de las latitudes bajas de la plataforma fueron las que sufrieron más. Las radiaciones subsecuentes se originaron en los grupos de organismos del mar profundo o de las latitudes altas que habían sobrevivido a las extinciones.

Ordovícico. En el Ordovícico, las comunidades ricas en trilobites comenzaron a ser desplazadas por un nuevo complejo rico en braquiópodos, que resultó en la restricción de los grupos de trilobites en las aguas más profundas. Las faunas de la plataforma continental integradas por los briozoarios, trilobites, graptolitos, conodontes y corales fueron separadas latitudinal y longitudinalmente al mostrar un considerable provincialismo. Los grupos pelágicos mostraron separaciones en las faunas tropicales y de aguas frías. Aparentemente, los grupos de mar profundo (los trilobites) contaban con distribución cosmopolita.

EL PALEOZOICO TARDÍO

Silúrico. Los briozoarios indican un provincialismo bien establecido en el Silúrico temprano, que desciende hacia un cosmopolitismo general para el final del período. Los estromatoporoides, conodontes y quitinozoarios muestran amplias distribuciones en las bajas latitudes a través del Silúrico, mientras que los ostrácodos y los braquiópodos parecen haber mantenido un relativamente alto nivel de provincialismo en las latitudes bajas.

Devónico. En el Devónico temprano se reconocen tanto las provincias latitudinales, como las longitudinales. Las asociaciones tropicales, de agua cálida y de agua fría parecen haber estado presentes. A través del Devónico, el provincialismo disminuyó a medida que los continentes se acercaban. Los invertebrados marinos muestran una cercana relación entre el noreste de Sudamérica y Laurussia (= Euramérica; un menor supercontinente creado por la colisión entre Laurentia y Báltica) del este, lo cual apoya la hipótesis de una colisión en el Devónico tardío entre Laurussia y Gondwana. En el Devónico tardío, la fauna tropical de aguas superficiales sufrió extinciones.

Carbonífero y Pérmico. La fauna de invertebrados marinos disminuyó en forma permanente en cuanto su diversidad genérica, con una caída repentina (33%) desde el Pérmico temprano hasta el Pérmico tardío. Los efectos del episodio de extinción P/T fueron más drásticos en las aguas someras de los trópicos, razón por la que quedó muy poco del hábitat en la plataforma continental. Hubo una expansión gradual de la fauna moderna, junto con un descenso en la fauna Paleozoica.

EL MESOZOICO

Triásico. Una recuperación lenta de la extinción P/T significaba una fauna marina altamente empobrecida en el Triásico temprano. Las colonias de esqueletos de organismos tales como las algas calcáreas, las esponjas, los corales y los briozoarios se encontraban completamente ausentes. Las distribuciones geográficas latitudinales fueron extremadamente amplias e indicaban temperaturas superficiales altas de un polo geográfico a otro. Las tres extinciones marinas ocuparon la mayor parte del Triásico.

Jurásico. Las cálidas temperaturas cosmopolitas prevalecieron en el Triásico y Jurásico temprano. Los patrones de distribución de los amonites y de belemnites marinos indican el desarrollo de temperaturas menos cálidas en las regiones polares hacia el Jurásico medio. La distribución de corales madreporarios indica que la tendencia del enfriamiento continuó hasta el Jurásico tardío. Dos extinciones regionales menores se llevaron a cabo en el Jurásico, aproximadamente hace 187 y 146 millones de años. Sus efectos se redujeron principalmente a las aguas marinas someras.

Cretácico. El Cretácico fue una era de extensos mares mediterráneas, un clima húmedo tropical y un alto nivel de CO₂ que produjo condiciones de invernadero. Estas condiciones permitieron un alto nivel de la producción primaria en tierra y en los mares continentales. Los movimientos continentales, que en lo particular resultaron en la formación completa del Mar de Tetis, en gran parte, establecieron patrones biogeográficos que todavía son evidentes en nuestras modernas floras y faunas. Hay tres ámbitos principales que se pueden distinguir basados en los registros de bivalvos cretácicos: un Reino Tropical de Tetis, un Reino Templado del Norte y un Reino Templado del Sur. Dentro de estas grandes divisiones, se reconocieron una serie de regiones, provincias, subprovincias y centros endémicos. Estas unidades pueden ser comparadas con las zonas biogeográficas modernas, ya que fueron definidas en términos de un endemismo genérico. El Mar de Tetis fue habitado por una biota pantropical relativamente homogénea. Ocurrieron amplias migraciones trans-tetarias de biota en el mar abierto y en la plataforma continental.

El episodio de la extinción Cretácica-Terciaria (K/T) tuvo severas consecuencias en el hábitat marino tropical (e.g., el enfriamiento y el encogimiento de las dorsales

oceánicas, el drenaje de los mares epicontinentales). Algunos grupos como los rudistas, los inocerámidos y amonites se extinguieron. Las faunas de mar profundo y de latitudes altas fueron poco impactadas.

PALEÓGENO

Paleoceno. En el Paleoceno, en los mares tropicales someros la biota se recuperaba de una extinción mayor K/T. En plancton, los grupos taxonómicos de aguas frías migraron de las altas latitudes a las latitudes bajas para reemplazar las formas tropicales extintas. El proceso de recuperación en el hábitat pelágico tomó alrededor de 3 millones de años. La recuperación del hábitat bentónico fue más lenta, casi 25 millones de años para una comunidad de moluscos. Cerca del final del Paleoceno, un calentamiento global rápido y los cambios oceanográficos asociados causaron una gran extinción en la fauna bentónica del mar profundo. Las altas temperaturas superficiales en las regiones polares interfirieron con la circulación termohalina normal y con el suministro del oxígeno en el mar profundo. El agua altamente salina del Mar de Tetis pudo haber elevado la temperatura del mar profundo. Durante la época de la extinción, las temperaturas superficiales del Antártico se habían incrementado hasta cerca de los 18°C. La biota del Océano Ártico había sido influenciada considerablemente por la biota del Mar de Tetis que había emigrado al Ártico a través del Mar de Turgai, un paso marino único del Océano Ártico al Mar de Tetis. Los relictos de la biota del Paleógeno temprano se pueden encontrar actualmente en la fauna del mar profundo de la Cuenca del Ártico. Los sirenios (los dugóngidos, los manatíes, las vacas marinas) habían aparecido en el Eoceno temprano.

Eoceno. Al inicio del Eoceno temprano, nuevos movimientos de las placas tectónicas terrestres, acompañados por un incremento del nivel del mar, tuvieron consecuencias biogeográficas importantes. Por primera vez desde el Cretácico, las aguas someras se volvieron lo suficientemente productivas para ser capaces de sostener a los grandes herbívoros y a los animales carnívoros (los grandes tiburones blancos, las primeras ballenas y los sirenios). Se difundieron ampliamente los pantanos de manglar y los pastos marinos. Desde el Eoceno medio-tardío hasta el Oligoceno tardío ocurrieron algunos movimientos tectónicos. Un enfriamiento drástico del clima del Eoceno tardío parece estar relacionado con la formación de la Deriva de los Vientos del Oeste, de lo cual, al quedar aislado el Océano del Sur, resultó en la glaciación del Antártico. Desde entonces se inició el régimen Cenozoico glacial. La acumulación de hielo en el Antártico bajó el nivel del mar, lo cual causó la desecación del Mar de Turgai. Se presentaron visos de extinción en los hábitats bentónicos, tanto como en los pelágicos relacionados a las drásticas disminuciones de la temperatura oceánica. Después de la desecación del Mar de Turgai y de la destrucción de los dos puentes

terrestres (el Estrecho de Bering y el Puente de Thule, que conectaban a Europa con América del Norte), la biota del Océano Glacial Ártico ha sido influenciada directamente por la biota del Atlántico del Norte.

Oligoceno. Desde el Oligoceno, debido a un aumento del enfriamiento, la biota del Mar de Tetis, anteriormente homogénea, comenzó a diversificarse, por lo que resultó el establecimiento de cuatro regiones biogeográficas tropicales, del Atlántico Oeste, del Atlántico Este, del Pacífico Este y del Indo-Pacífico Oeste, que actualmente se encuentran separadas. La región Mediterránea-Lusitana, que presenta una ubicación biogeográfica zonal incierta, permanece como relicto del Reino de Tetis Mesozoico-Cenozoico. A diferencia de muchos organismos bentónicos y pelágicos, las ballenas no experimentaron una extinción evidente. El Oligoceno temprano fue una época de fuerte radiación evolutiva. Hacia el Oligoceno tardío, había 11 familias y posiblemente entre 36 y 50 especies. Los pinnípedos (focas, leones marinos y sus parientes) aparecieron cerca de la frontera del Oligoceno/Mioceno.

NEÓGENO

Mioceno. Durante el Mioceno varios movimientos de las placas tectónicas tuvieron efectos biogeográficos importantes. Entre ellos se encuentra una conexión entre África y Asia, que hizo posible la creación de la Cuenca del Mediterráneo, y la formación del Istmo del Panamá. Por lo tanto, se debe hacer referencia al Mioceno por el establecimiento de las faunas tropicales modernas disyuntas. La circulación oceánica se hizo similar a la que existe en la actualidad. En el Mioceno se inició la formación de las regiones biogeográficas boreales del Atlántico del Norte y del Pacífico del Norte y la antiboreal. La Región del Atlántico del Norte se originó de las Regiones del Oeste y del Este del Atlántico conocidas en el Oligoceno, y la Región del Pacífico del Norte se originó de las regiones del Pacífico Este y del Indo-Pacífico Oeste. La región del Pacífico del Norte, especialmente su parte noroeste, heredó la gran riqueza de especies de la Provincia Indopolinesa de la región Indo-Pacífica del Oeste, y tuvo una importancia decisiva en la formación de la biota de aguas templadas y frías de todo el Hemisferio Norte.

Plioceno. Durante el Plioceno, ocurrieron tres grandes eventos: (1) finalizó la formación del Istmo de Panamá durante los pasados 3 millones de años, y en el presente hay unas pocas especies comunes a ambos lados del istmo; (2) la inundación de la Beringia, que hizo posible el gran intercambio biótico transártico; (3) inició la glaciación del Hemisferio Norte.

Al establecerse el Estrecho de Bering hace cerca de 3.5 millones de años, unas 261 especies de moluscos marinos boreales entraron al Ártico-Atlántico del Pacífico del Norte. Aproximadamente unas 34 especies emigraron en dirección opuesta. La fau-

na del Pacífico del Norte era entonces el doble de rica, pero ello no explica la proporción de casi 8:1 a favor de las exitosas dispersiones del Pacífico. Cerca de 0.5 millones de años después, empezaron las grandes extinciones en el Ártico y el Atlántico del Norte. Una aguda caída de la temperatura hace cerca de 3.5 millones de años eliminó la fauna marina boreal de la Cuenca del Ártico y de las aguas circundantes. Fue así que se establecieron las bases para la evolución de una nueva biota ártica en aguas frías. Tanto en el Pacífico del Norte como en el Atlántico del Norte, la biota boreal estaba separada en dos partes, una en el este y otra en el oeste. Las glaciaciones del Hemisferio Norte tenían un efecto mucho más severo en el Atlántico del Norte que en el Pacífico del Norte, porque el primero es un océano más pequeño con una reserva calorífica menor y fue invadido por hielo y las corrientes frías del Océano Glacial Ártico.

Pleistoceno. El Pleistoceno abarcó los pasados 1.6 millones de años. Cuando menos hubo una docena de glaciaciones mayores y muchas pequeñas. La sucesión de etapas glaciales e interglaciales afectaron profundamente la distribución y la evolución de los animales y las plantas. Las regresiones del nivel del mar en la Era del Hielo restringieron el paso marino entre el Pacífico tropical del Oeste y el Océano Índico, aislaron al Mar Rojo, separaron al noroeste del noreste de Australia y eliminaron el Estrecho de Bering. Los arrecifes coralinos del Pacífico Este se diezmaron repetidamente, probablemente por causa de la eutroficación al incrementarse las surgencias. Todos estos eventos tuvieron consecuencias biogeográficas importantes.

INTRODUCCIONES ANTROPOGÉNICAS Y EL IMPACTO HUMANO EN EL CLIMA

¿Por qué nos debería importar?

Los últimos 10 000 años aproximadamente difieren del resto de la historia de la Tierra en un aspecto importante: una sola especie, el *Homo sapiens* (L.) se volvió influyente y dominante ecológicamente. En la actualidad, nuestra especie ha pasado de ser uno entre muchos depredadores socialmente organizados hasta una posición en la que, no solo puede, sino que realmente modifica los ciclos globales y los climas. No existe ya un hábitat o un proceso ecológico en la Tierra que pueda estudiarse sin una referencia al impacto humano. Actualmente nuestra especie se ha convertido en un potente factor cambiante del mundo orgánico que, aunque pequeño en comparación con los factores geológicos, es capaz de cambiar el mundo con mucha mayor rapidez. Todos los eventos históricos de extinciones se han presentado a través de extensos períodos que van de 1 a 10 millones de años o aun más.

¿Cuándo ocurrió la dispersión del *Homo sapiens*?

Es un hecho que en el Holoceno sólo permaneció el *Homo sapiens*. La dispersión de nuestra especie hacia el Nuevo Mundo probablemente ocurrió durante el último episodio glacial, cuando el nivel del mar era lo suficientemente bajo que hizo que quedara expuesto un puente terrestre a través del Estrecho de Bering. La evidencia indirecta de la geografía de los lenguajes humanos sugiere que la invasión debe haber tenido lugar antes del gran avance de la última glaciación (Wisconsin) hace cerca de 20 000 años.

¿Están relacionadas las extinciones de la megafauna con la dispersión de la especie humana?

La dispersión de la especie humana al final de la glaciación estuvo acompañada por una alteración en las faunas de América del Norte y de Europa, concretamente la extinción de muchas grandes especies de mamíferos – la megafauna. En su mayoría se trataba de grandes animales herbívoros (en total cerca de 55 especies de 35 géneros) o pájaros sin capacidad de vuelo que pesaban cerca de 50 kg. El momento de estas extinciones corresponde con la evolución de los humanos que tenían técnicas relativamente avanzadas para la caza (Martin y Wright, 1967). Extinciones similares tomaron lugar en África y Sudamérica. Muchas especies norteamericanas se extinguieron hace alrededor de 11 500-10 500 años, mientras que hay zonas en Europa en donde las extinciones ocurrieron a lo largo de un período mucho mayor.

LA DOMESTICACIÓN

Conforme ocurrían las extinciones de los grandes mamíferos, los humanos que habitaban en Asia suroeste, en donde ahora se encuentran Palestina, Siria (Oriente Medio) experimentaban con una nueva técnica para acrecentar sus suministros alimenticios con los pastos anuales de semillas comestibles – los antecesores de nuestros trigos (*Triticum L.*) y de la cebada (*Hordeum vulgare L.*). Otras plantas silvestres del Medio Oriente, tales como el centeno (*Secale cereale L.*), la avena (*Avena sativa L.*), la ciruela (*Prunus spp.*), la zanahoria (*Daucus carota L.*), eran sembradas y cultivadas por los humanos. La idea de domesticar las plantas parece haber evolucionado de manera independiente en sitios y momentos distintos. Aproximadamente 5 000 especies de plantas han sido utilizadas como alimento por los humanos, pero cerca de 20 especies sostienen actualmente la mayor parte de la población global, de las cuales sólo tres o cuatro son las más importantes (Cullen, 1995). La domesticación

de ciertos animales tales como el lobo o el chacal (*Canis* spp.) puede haber precedido la de las plantas. Se han encontrado los restos de perros domesticados que datan de 12 000 a.C. en Irak. Es probable que otros animales tales como las ovejas o los chivos se hubiesen domesticado durante el temprano período Neolítico, poco después del primer cultivo de plantas. Los primeros registros de ovejas domesticadas vienen de Palestina alrededor de 6 000 a.C. En la zona de lo que ahora es Israel ocurrió un gran cambio en la dieta entre los años 10 000 y 8 000, las gacelas y los venados fueron reemplazados por los chivos y las ovejas (Cox y Moore, 1993).

EL IMPACTO HUMANO EN EL CLIMA

La tendencia actual en la temperatura global es claramente ascendente. Se inició a mediados del siglo XIX, pero fue interrumpida entre 1940 y 1970. El incremento actual ha sido claramente marcado y rápido, por lo que existe la posibilidad de que haya sido generado por la actividad humana. En 1974 el científico estadounidense Frank Rowland y el investigador mexicano Mario Molina descubrieron la reducción del grosor en la capa de ozono, principal responsable en evitar la penetración de la radiación solar en la superficie de la Tierra. La atmósfera ha acumulado ciertos gases que han incrementado sus propiedades de retención de calor y que han creado el “efecto invernadero”. La energía del Sol penetra la atmósfera en forma de luz de longitud de onda corta, pero parcialmente se convierte en energía de onda larga, es decir, rayos infrarrojos reflejados de cuerpos opacos. Los gases tales como el dióxido de carbono, el metano, los óxidos de nitrógeno, el vapor de agua y los clorofluorocarbonos, absorben fuertemente la energía de la parte infrarroja del espectro. Se considera, por ejemplo, que el nivel de CO₂ ha estado en aumento desde los inicios de la tala global intensiva de bosques para la agricultura, y su impacto ya era bastante severo en el centro y el oeste de Europa hace 2 000 años. Actualmente, los cambios en el uso de suelo, incluyendo la tala de bosques tropicales, se estima que produce 1-2 gigatoneladas de carbono anualmente. Las emisiones anuales de CO₂ de las actividades industriales se estiman en 6 gigatoneladas de carbono, y son justamente las regiones industrializadas del Hemisferio Norte las fuentes principales. Por lo tanto, el CO₂ constituye el mayor contribuyente al efecto invernadero.

La teoría del cambio global predice que un aumento en la temperatura provoca que los glaciares y las capas de hielo se derriten, incrementando los niveles del mar y adicionado a los cambios en las propiedades reflectivas de la superficie de la Tierra (albedo), cambios en las áreas de distribución de las especies y en la composición y en los límites geográficos de los principales biomas. Para Europa, se predice que un alza de un 5°C aunado a un incremento en la precipitación promedio de un 10% resultaría en el reemplazo de los bosques boreales de Escandinavia por bosques ca-

ducifolios, y en que la zona que actualmente tiene bosque caducifolio se desarrollaría una vegetación de tipo mediterráneo. Un incremento de 3°C permitirá a los británicos sembrar maíz a lo largo de toda la Gran Bretaña. Cambios similares en los EE.UU. causarían una alteración en el cinturón de los cereales hacia el noreste, alrededor de los Grandes Lagos. Un mundo más cálido vería un potencial mayor de productividad de plantas, aunado a un movimiento de muchas especies hacia latitudes más altas y a un abandono de las latitudes bajas. Los cambios en el clima y en las condiciones físicas y químicas de nuestro planeta resultarían en una modificación de su biogeografía, incluyendo inevitablemente la extinción de algunas especies.

Los “florecimientos” de microalgas nocivas se incrementan en número y distribución geográfica, lo que, aunado a la eutroficación antropogénica, tiene la capacidad de modificar el estado, el tiempo o aun hasta el propio clima, al influenciar el intercambio de carbono entre el océano y la atmósfera (la producción de carbonato de calcio por los cocolitofóridos incrementan la presión parcial del CO₂ en las aguas superficiales), y mediante la producción del sulfuro dimetílico, que es otro importante gas invernadero (Matrai y Keller, 1993; Angel, 1995).

AUTOINTRODUCCIONES, ACLIMATACIÓN, REACLIMATACIÓN

Las introducciones intencionales y no intencionales de plantas y animales a nuevos hábitats extendieron considerablemente sus áreas de distribución, de lo que resultaron cambios esenciales en la composición de la biota y las comunidades (figura 30). Aun en la región antártica (principalmente en las islas subantárticas) se encuentra una amplia diversidad de plantas, invertebrados y vertebrados no indígenas; la mayor parte de las especies invasoras registradas en el Antártico son del origen europeo (Frenot *et al.*, 2005; Convey *et al.*, 2006). En la Península Antártica se registró la primera especie invasora marina bentónica (Tavares y de Melo, 2004). En general, la mayoría de las introducciones se originaron en el Indo-Pacífico, caracterizado únicamente por una alta riqueza de especies. Las migraciones bióticas parecen facilitarse en dirección a la menor riqueza de especies y a relaciones competitivas menos tensas. Las introducciones no intencionales se denominan autointroducciones. La aclimatación y la reaclimatación se adscriben como introducciones intencionales. La aclimatación es un transporte intencional de organismos a un nuevo hábitat o a un antiguo hábitat donde habían vivido previamente, pero que por alguna razón desapareció posteriormente (reaclimatación). Se realizan aclimataciones para enriquecer los recursos pesqueros naturales o cultivados (acuacultura) o para incrementar los recursos alimenticios de las especies aborígenes. La aclimatación puede tener consecuencias positivas o negativas, ya que puede causar una influencia desfavorable de los ecosistemas aborígenes. La revisión de los problemas relacionados a las especies acuáticas no indígenas en México fue realizado recientemente (Okolodkov *et al.*, 2007).

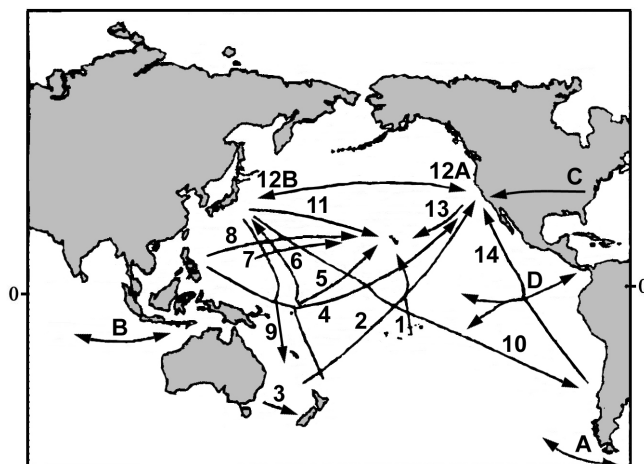


Figura 30. Las rutas principales de la dispersión de especies acuáticas introducidas en el Pacífico (Carlton, 1987): 1 – seis especies de peces; 2 – isópodos *Sphaeroma quoyanum* e *Iais californica*, poliqueto *Ficopomatus enigmaticus*, briozoario *Watersipora arcuata*?, anfípodo *Transorchestia chilensis/enigmatica* y isópodo *Cirolana arcuata*, las dos especies posteriores pueden haberse también distribuido a lo largo de la ruta 14; 3 – por lo menos cinco especies de algas, briozoario *Watersipora arcuata*, poliqueto *Hydroides elegans*, cangrejo *Cancer novaezealandiae*, bivalvos *Crassostrea* y *Limaria*, los dos posteriores pudieron haberse distribuido a lo largo de la ruta 9; 4 – isópodos *Corophium* sp., copépodo *Oithona davisae*, cirrípedo *Balanus amphitrite*, isópodos *Sphaeroma walkeri*, *Laniropsis serricaudis* y *Dynoides dentisinus*, bivalvos *Musculista senhousia* y *Theora fragilis*, las cuatro especies posteriores podrían haberse distribuido a lo largo de la ruta 12A; 5 – peces *Tilapia mossambica* y *Herklotsichthys quadrimaculatus*, isópodo *Sphaeroma walkeri*, cangrejos *Scylla serrata* y *Panopeus pacificus*, estomatópodo *Gonodactylus "falcatus"* /aloha, cirrípedos *Balanus amphitrite* subsp. *amphitrite*, *B. reticulatus* y otros(?), poliquetos *Ficopomatus enigmaticus* e *Hydroides elegans*, isópodo *Sphaeroma walkeri*, bivalvos *Martesia cuneiformis*? y *Teredo furcifer*?, nudibranquios *Okenia pellucida* y *Berghia major*?, ésta última puede haberse distribuido también a lo largo de la ruta 11; 6 – cirrípedos *Balanus amphitrite* subsp. *amphitrite*, *B. venustus* subsp. *venustus* y otros(?), poliquetos *Ficopomatus enigmaticus* e *Hydroides elegans*, isópodos *Sphaeroma walkeri*; 7 – cangrejos *Schizophris aspera*, *Neoliomera immigrans* y *Glabropilumnus seminudus*, gastrópodos *Trochus niloticus*, alga *Acanthophora spicifera*; 8 – tres sciphozoa, algas *Eucheuma alvarezii* y *E. denticulatum*, bivalvos *Teredo princesae*?; 9 – peces *Acanthogobius flavimanus*, *Tridentiger trigonocephalus* y *Lateobrax japonicus*, camarón *Palaemon macrodactylus*, cangrejo *Pyromaia tuberculata*, nudibranquio *Okenia plana*, bivalvos *Crassostrea gigas*, *Musculista senhousia* y *Theora fragilis*, tunicado *Styela clava*, briozoario *Schizoporella unicornis* y otros; 10 – varias especies de copépodos y cladóceros; 11 – bivalvos *Ruditapes philippinarum* y *Crassostrea gigas*, isópodo *Gnorimosphaeroma rayi*, hidroido *Ostroumia horii*, nudibranquios *Aeolidiella tokanosimensis* y *Berghia major*?, el último pudo también haber sido distribuido a lo largo de la ruta 5; 12A – cerca de 35 moluscos, crustáceos, poliquetos y otras especies de invertebrados, alga *Sargassum muticum*, pasto marino *Zostera japonica*; 12B – poliqueto *Nereis succinea*?, cangrejos *Pyromaia tuberculata*, *Pachygrapsus crassipes* y *Cancer magister*, gastrópodo *Crepidula onyx*, bivalvo *Mytilus edulis*; 13 – isópodo *Paracerceis sculpta*, por lo menos ocho especies de gasterópodos; 14 – anfípodo *Transorchestia chilensis/enigmatica*, isópodo *Cirolana arcuata*, los dos últimos podrían haberse distribuido a lo largo de la ruta 2.

VECTORES DE INTRODUCCIONES DE LAS ESPECIES ACUÁTICAS NO INDÍGENAS

La especie no indígena se define como cualquier especie que ingresa a un ecosistema más allá de su área de distribución histórica. Los vectores de invasiones acuáticas, o mecanismos de dispersión de las bioinvasiones, son numerosos: los barcos, las plataformas de perforación, los muelles secos, las boyas de navegación, los aviones anfibios y los aviones marinos, los canales, los acuarios públicos, la investigación, los escombros marinos flotantes, el equipo recreativo, la pesquería que incluye acuicultura marina, la industria de las mascotas de acuario, la restauración y la educación (Carlton, 2001). Entre ellos, el agua de lastre y los sedimentos asociados transportados por medio de los barcos y los propios barcos a los que los organismos se adhieren parecen ser los más peligrosos en el presente.

INTRODUCCIONES MARINAS RECIENTES DE ORGANISMOS

Ostenfeld (1908) sugirió que la diatomea tropical *Odontella sinensis* (Grev.) Grunov, que en 1889 llegó a aguas europeas, fue introducida al Mar del Norte a través del agua o del sedimento contenido en los tanques de aguas de lastre de los barcos. Ahora la especie se considera un ingrediente importante de la flora de diatomeas de invierno y primavera en toda la Gran Bretaña. *Coscinodiscus wailesii* Gran et Angst, otra especie de diatomea, fue introducida en el Mar del Norte, lo que causó problemas debido a la obstrucción de las redes de pesca por la producción extensiva de mucosidad. Tres especies de diatomeas *Thalassiosira punctigera* (Castr.) Hasle, *T. tealata* Takano y *Pleurosigma simonsenii* Hasle, parecían haberse transferido de 1950 a 1970 en aguas europeas por medio de agua de lastre o con ostiones importados. Asimismo, tres especies de dinoflagelados no indígenas *Gymnodinium catenatum* H. W. Graham, *Alexandrium catenella* (Whedon et Kof.) Balech y *A. minutum* Halim, fueron introducidas de las costas japonesas y coreanas a las aguas australianas, con consecuencias desastrosas para el cultivo comercial de mariscos.

Carlton (1985) fue el primero que revisó la información sobre dispersión transoceánica e interoceánica de los organismos costeros marinos (las algas, las hidromedusas, los copépodos, los mísidos, los poliquetos, los moluscos, los peces). Hay estimaciones de que en los años 1990 el agua de lastre pudo haber transportado cerca de 3 000 especies de animales y plantas en un día alrededor del mundo. En el presente, las aguas de lastre de los barcos se reconocen como un contaminante internacional con grandes consecuencias potenciales, con cerca de 100 especies marinas que han sido translocados alrededor del mundo para principios de los años 1990. Muchos han establecido nuevas poblaciones en aguas extranjeras con significativas implica-

ciones ambientales y ecológicas. Por ejemplo, en la Bahía y en la región del estuario de San Francisco, se conocen unas 240 especies no indígenas. El Estrecho Puget, en el estado de Washington, alberga a cuando menos 50 introducciones; la Bahía de Coos, en el estado de Óregon, 60 introducciones; más de 40 especies han aparecido en los Grandes Lagos desde 1960.

Los problemas que las especies no indígenas no deseadas pueden causar incluyen: (1) enfermedades serias como el cólera y los parásitos que afectan a humanos, animales y plantas, que incluyen las especies de acuicultura; (2) impactos ecológicos en las especies nativas, *e.g.*, las depredaciones, las cruces entre especies y los efectos en el hábitat; (3) contaminación, como el bloqueo de las tuberías y los malos olores. El problema se complica por el hecho de que virtualmente todas las especies marinas tienen ciclos de vida que incluyen uno o varios estadios planctónicos. Se relaciona directamente al problema de las mareas rojas, que globalmente han incrementado su frecuencia, intensidad y distribución geográfica, además de los fenómenos como envenenamiento paralítico por consumo de mariscos. Los impactos de las especies marinas no indígenas son irreversibles en su mayoría.

Literatura citada

- Alvarez, L. W., W. Alvarez, F. Azaro, y H. V. Michel, 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208: 1095-1108.
- Angel, M. V., 1995. Importance of biogeography in global change and biodiversity studies. p. 27-35. *In*: A.C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49, Paris.
- Briggs, J. C., 1990. Global extinctions, recoveries and evolutionary consequences, Evolutionary Monograph 13. Univ. of Chicago, Chicago, IL.
- Briggs, J. C., 1995. Global biogeography, Amsterdam, Elsevier.
- Brown, J. H., y M. V. Lomolino, 1998. Biogeography, 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, MA.
- Carlton, J. T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 23: 313-374.
- Carlton, J. T., 1987. Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 41(2): 452-465.
- Carlton, J. T., 2001. Introduced species in U.S. coastal waters: Environmental impacts and management priorities, Pew Oceans Commission, Arlington, VA.
- Convey, P., Y. Frenot, N. Gremmen, y D. M. Bergstrom, 2006. Biological invasions. p. 193-220. *In*: D. M. Bergstrom, P. Convey, y A. H. L. Huiskes (eds.), Trends in Antarctic terrestrial and limnetic ecosystems. Antarctica as a global indicator, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Cox, C. B., y D. Moore, 1993. Biogeography: an ecological and evolutionary approach, 5th ed., Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Croizat, L., G. Nelson, y D. E. Rosen, 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23: 265-287.
- Crowley, T. J., y G. R. North, 1991. Paleoclimatology, Oxford Monographs in Geology and Geophysics 8, Oxford Univ. Press, NY.
- Erwin, D. H., 1993. The great Paleozoic crisis, Columbia Univ. Press, NY.
- Frenot, Y., S. L. Chown, J. Whinam, P. M. Selkirk, P. Convey, M. Skotnicki, y D. M. Bergstrom, 2005. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews*, 80: 45-72.

- Hallam, A., 1992. Phanerozoic sea level changes, Columbia Univ. Press, NY.
- Heads, M., 2005. Toward a pangeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 675-723.
- Kauffman, E. G., 1973. Cretaceous Bivalvia. p. 353-383. In: A. Hallam (ed.), Atlas of palaeogeography, Elsevier, Amsterdam.
- Martin, P. S., y H. E. Wright Jr., 1967. Pleistocene extinctions: the search for a cause, Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- Matrai, P. A., y M. D. Keller, 1993. Dimethylsulphide in a large-scale coccolithophore bloom in the Gulf of Maine. *Continental Shelf Research*, 13: 831-843.
- Mayr, E., 1965. Animal species and evolution, Belknap Press, Harvard Univ. Press, Oxford Univ. Press, London.
- McKinnon, W. B., 1992. Killer acid at the K/T boundary. *Nature*, 357: 15-16.
- Mironov, A. N., 2006. Centers of marine fauna distribution. *Entomological Review*, 86 (Supl. 1): S32-S44.
- Newell, N. D., 1967. Revolution in the history of life. *Geological Society of America Special Paper*, 89: 63-91.
- Okolodkov, Y. B., R. Bastida-Zavala, A. L. Ibáñez, J. W. Chapman, E. Suárez-Morales, F. Pedroche, y F. J. Gutiérrez-Mendieta, 2007. Especies acuáticas no indígenas en México. *Ciencia y Mar*, 11(32): 29-67.
- Ostenfeld, C. J., 1908. On the immigration of *Biddulphia sinensis* Grev. and its occurrence in the North Sea during 1903-1907. *Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser, Serie Plankton*, 1: 1-25.
- Pianka, E. R., 1988. Evolutionary ecology. Harper & Row Publ. NY.
- Shackleton, N. J., 1982. The deep-sea sediment record of climate variability. *Progress in Oceanography*, 11: 199-218.
- Tavares, M., y G. A. S. de Melo, 2004. Discovery of the first known benthic species in the Southern Ocean: the North Atlantic spider crab *Hyas araneus* found in the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 16(2): 129-131.
- Vine, F. D., y D. H. Matthews, 1963. Magnetic anomalies over oceanic ridges. *Nature*, 199: 947-949.
- Wegener, A., 1929. The origin of continents and oceans (1966 English translation of the 4th ed.). Methuen, London.
- Wilson, J. T., 1963. Continental drift. *Scientific American*, 208(4): 86-100.
- Wilson, J. T., 1973. Mantle plumes and plate motions. *Tectonophysics*, 19: 149-164.

BIOGEOGRAFÍA GENERAL DEL PELAGIAL

BIOTOPOS, POBLACIONES DE UNA SOLA ESPECIE Y COMUNIDADES PELÁGICAS

BIOTOPOS

HÁBITAT Y EL BIOTOPO

El hábitat es aquella parte del ambiente ocupada por la población de una determinada especie (Udvardy, 1959). De manera similar, un biotopo es aquella parte del ambiente ocupado por una biocenosis (una comunidad). Las masas de agua sirven como hábitat para poblaciones pelágicas y como biotopos para biocenosis pelágicas, lo cual significa que estas masas de agua difieren en su población. La denominada Teoría de las Masas de Agua sobre la asociación de los límites de distribución de los organismos pelágicos con las fronteras de las masas de agua fue desarrollada por Haffner (1952), Brinton (1962), Ebeling (1962) y Beklemishev (1969).

¿Funciona siempre la Teoría de las Masas de Agua?

De acuerdo con Boltovskoy (1986), la distribución de la mayoría de las especies planctónicas y de las comunidades pelágicas se asocia con las masas de agua, pero apenas se restringe o se dispersa a través de la totalidad de éstas, y se genera una baja asociación entre la distribución de especies y las masas de agua para la gran mayoría de los organismos planctónicos. Además, la distribución de los peces bentónicos-pelágicos, en particular, la ausencia de la expatriación de los individuos adultos de especies bentónicas-pelágicas en el mar abierto y la ausencia de una dispersión considerable de sus estadios mesoplanctónicos, no puede ser explicada por la Teoría de las Masas de Agua (Parin, 1986).

¿Qué peculiaridades de las masas de agua son esenciales para sus habitantes?

Según la definición de Dobrovolsky (1961), las siguientes características de las masas de agua como biotopos pelágicos son importantes: (1) la individualidad de las masas de agua, en otras palabras, cada masa de agua está formado bajo ciertas condiciones oceanográficas y es más o menos estable, tanto en el tiempo como en el espacio, debido a suficientes diferencias en cuanto a la densidad del agua; (2) a pesar de la homogeneidad espacial de las masas de agua, éstas presentan una estructura jerárquica; (3) ciertas condiciones en la formación de las masas de agua; (4) las leyes sobre la transformación de las masas de agua son diferentes para las masas de agua primarias y secundarias; (5) el establecimiento convencional de las fronteras de las masas de agua, lo que significa que las masas de agua en sus diferentes partes no están separadas equitativamente de otras.

Masas primarias de agua

Las masas primarias de agua ocupan una de las zonas climáticas del océano, en donde se forman bajo condiciones locales. Dentro de los límites de las masas primarias de agua siempre es posible distinguir los giros, de manera que el agua permanecerá ahí por un período comparativamente largo. Las masas primarias de agua se transforman principalmente a lo largo de sus márgenes.

Masas secundarias de agua

Las masas secundarias de agua se forman como resultado de (1) la mezcla de dos masas primarias de agua circundantes, o (2) por la invasión del agua de mar al océano. No se presenta una circulación cerrada dentro de las masas secundarias de agua,

se transforman en movimientos descendentes, los cuales tienen frecuencias altas, de manera que su individualidad no permanece por mucho tiempo. Pueden encontrarse en (1) las regiones neutrales con las corrientes convergentes, (2) en las zonas latitudinales de los giros en contacto, y (3) en las corrientes cercanas a las costas occidentales de los continentes, que conectan las regiones neutrales en la periferia oriental de las masas centrales de agua (las últimas se definen por Van der Spoel y Heyman (1983) como aguas de flujo giratorio localizadas entre las corrientes fronterizas del oeste y este, las corrientes ecuatoriales y las que se dirigen al oeste en la latitud ca. de 40°; las corrientes fronterizas del oeste se dirigen de las regiones tropicales a las templadas (*e.g.*, las corrientes del Golfo, de Brasil, de Kuroshio), y las corrientes fronterizas del este se dirigen al rumbo opuesto (*e.g.*, las corrientes de las Canarias, de Benguela, de Perú).

¿Cuál de las características del biotopo pelágico es la más importante?

Las comunidades pelágicas viven en un medio en constante movimiento, por lo que difieren de las comunidades que habitan en sustrato firme. Las comunidades en tierra y en el fondo marino pueden vivir casi en cualquier parte, desde luego si el ambiente les resulta favorable. Este es el caso también de las comunidades pelágicas, pero éstas, adicionalmente, requieren de giros más o menos cerrados, donde las poblaciones independientes de las especies puedan vivir. Estos giros sirven como base de los biotopos para las comunidades pelágicas y como la base para las áreas de distribución de las especies individuales. El papel de los giros para el mantenimiento de la estabilidad de la población planctónica fue enfatizado por Damas (1905) y Hesse (1924).

¿Por qué se encuentran sólo unas cuantas grandes biocenosis pelágicas en el océano y por qué son obligadamente grandes?

La movilidad de los biotopos de las comunidades pelágicas crea el problema de *Immobilis in Mobile*. La esencia de este problema radica en si los giros son permanentes o no. La mayoría de los giros oceánicos, los vórtices, no son permanentes. Los giros de gran escala son hidrodinámicamente inestables y se componen de giros más pequeños, y así en adelante; los giros mas pequeños son tan pequeños, que representan el movimiento caótico de las moléculas. Hay tres categorías de los giros más estables: (1) unos que tienen 10 m de diámetro a causa de las olas producidas por el viento; (2) los que tienen aproximadamente 10 km en diámetro, debido a oscilaciones de la inercia producida por la rotación de la Tierra; (3) los que tienen 1 000 km de diámetro, debido a factores globales tales como las diferencias en el aporte de calor a

la superficie oceánica, los ciclones y los vientos alisios (Ozmidov, 1965). Únicamente los giros de gran escala, de alrededor de 1 000 km, pueden servir como base para los biotopos y de las áreas de distribución de especies en el océano abierto. Es por ésto que las comunidades pelágicas oceánicas tienen el tamaño de las circulaciones oceánicas de gran escala. Por tanto, la existencia de biocenosis homogéneas pelágicas y sus dimensiones tienen una explicación hidrodinámica. Cada giro transporta agua de cierta estructura, por lo tanto los límites de los giros son fronteras de las aguas de estructura diferente. Sin embargo, la movilidad de poblaciones no solamente depende del transporte y de las migraciones, pero también de la reproducción, mortandad y la dinámica de poblaciones (Van der Spoel y Heyman, 1983).

Campo de deformación

Las corrientes oceánicas forman varios giros de gran escala que se expanden de un continente a otro. La circulación oceánica de gran escala se puede describir en un espacio geográfico bidimensional como campo de deformación (figura 31) que comprende los vórtices principales y las regiones neutrales entre ellos (Defant, 1961; Beklemishev, 1967, 1969). El uso de este modelo hace posible comparar los biotopos pelágicos y a sus partes entre si, y se puede aplicar el concepto de homología de los biotopos.

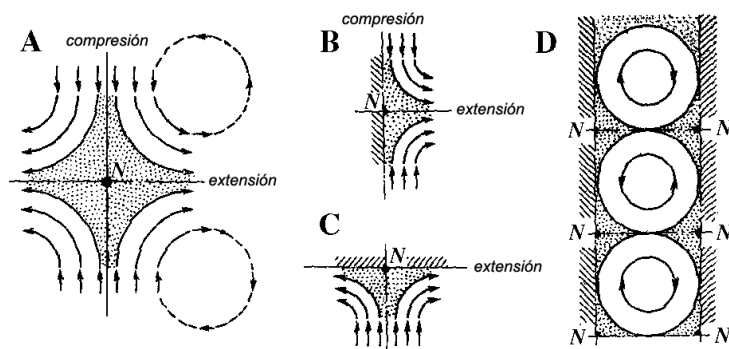


Figura 31. Campo de deformación (A-C – modificado de Defant, 1961; D – Beklemishev, 1967): A – cuatro giros adyacentes que forman un campo de deformación; compresión – eje de compresión; extensión – eje de extensión; N – punto neutro; las zonas neutrales aparecen punteadas; B y C – dos giros adyacentes, uno de los ejes coinciden con la línea costera; D – tres giros que se extienden de costa a costa, ambos ejes verticales coinciden con la línea costera. Los mismos ejes entre los dos giros adyacentes pueden ser ejes de compresión o ejes de extensión. Lo rayado indica la costa.

¿Cuáles biotopos pelágicos son homólogos?

Los biotopos (y los hábitats) pelágicos homólogos son similares entre si en su posición entre otros biotopos, en sus procesos físicos que les integran, y en el patrón de sus corrientes. Una homología general, serial, puede encontrarse entre todos los biotopos primarios, tanto como entre todos los secundarios oceánicos y en todos los neríticos-lejanos. Una homología más estricta existe entre los biotopos que forman pares a ambos lados del ecuador y entre miembros de los mismos pares en océanos diferentes.

POBLACIONES DE UNA SOLA ESPECIE

POBLACIÓN: DEFINICIONES

La población puede definirse como una asociación de individuos de la misma especie que interactúan entre ellos (la reproducción, los cambios resultantes favorables o desfavorables en el ambiente, la competencia o el mutualismo), que habitan el mismo espacio. En el pelagial, las posibilidades de los organismos para cambiar el contenido de los nutrientes son mínimas.

Una especie puede existir como: (1) poblaciones aisladas espacialmente, (2) superpoblaciones homogéneas muy numerosas, o (3) poblaciones aisladas de manera incompleta que interactúan unas con otras. Las poblaciones pueden estudiarse cuando menos desde tres puntos de vista: de las interacciones interpoblacionales, el morfológico y el funcional. El primero toma en cuenta si hay interacción entre individuos a través del hábitat de la población total, es decir, si le corresponde a una población o a una superpoblación. El segundo considera la composición de una población que consiste de subpoblaciones y el lugar de una población determinada en un complejo más grande de poblaciones. El último considera el intercambio de los individuos dentro de un complejo de poblaciones.

Una superpoblación es una población que habita de manera continua en una zona, de manera que su tamaño impide interacciones entre partes remotas de la población. Las grandes distancias en el océano abierto traen como resultado un aislamiento mayor (Brinton, 1962). La duración de los ciclos de vida de los organismos planctónicos no es comparable con la duración del movimiento del agua dentro de un giro de gran escala, por ejemplo, en el giro norteño central del Atlántico 1.25 años y 2.25 años en el giro sureño (Hesse, 1924).

Las subpoblaciones son las unidades intrapoblacionales aisladas débilmente que, en ocasiones, difieren en cuanto a la densidad de su población. Éstas pueden representar las peculiaridades genotípicas o las fenotípicas, y pueden ser consideradas como las categorías taxonómicas menores (*e.g.*, los morfos).

La población independiente puede sostenerse a sí misma mediante la reproducción. La población dependiente puede reproducirse pero no puede sostenerse a sí misma sin la afluencia de los individuos del exterior. Las pseudopoblaciones no pueden sostenerse a sí mismas por las ausencias en la reproducción, por la salida de individuos ocasionada por las corrientes, o por la muerte de todos sus descendientes. De hecho, la pseudopoblación es una población dependiente donde los individuos no pueden completar su ciclo de vida. En el pelagial una pseudopoblación está compuesta generalmente por individuos estériles.

Las poblaciones temporales son un tipo de poblaciones dependientes que invaden los biotopos. Se presentan donde existen condiciones favorables para determinadas especies y podrían sostener a la población periódicamente.

Las hemipoblaciones son poblaciones en ciertas fases de los ciclos de vida de los organismos heterotópicos que habitan en los diversos biotopos (*e.g.*, las hemipoblaciones larvales planctónicas de las especies bentónicas con un desarrollo pelágico). Las hemipoblaciones pueden diferenciarse no sólo funcionalmente sino también morfológicamente, y se diferencian siempre en las interacciones intrapoblacionales, ya que solamente una de ellas es capaz de reproducirse sexualmente.

El complejo funcional de las poblaciones está formado por una o varias poblaciones dependientes e independientes. Los complejos biotópicos son hábitats para los complejos funcionales de las poblaciones. Estos comprenden masas de agua primarias y secundarias, sus modificaciones costeras y de cerca del fondo marino, etc.

LAS CONDICIONES COSTERAS Y LAS POBLACIONES NERÍTICAS

Poblaciones neríticas

Las poblaciones neríticas habitan en las masas de agua costeras modificadas. La mayoría son heterotópicas y muchas de ellas tienen necesidad de aguas someras. La dependencia obligada de las especies neríticas pelágicas las asemeja a las especies que habitan dentro o sobre sustrato firme. Las especies neríticas pelágicas que no tienen el estadio bentónico en su ciclo de vida son comparables a las especies oceánicas. La especificidad del ambiente de las especies neríticas se debe al agua dulce, a la costa y al fondo marino.

¿Cuáles son los principales tipos de ciclos de vida de las especies neríticas?

Los principales tipos de los ciclos de vida de las especies neríticas son: (1) las especies bentónicas con larvas pelágicas, (2) las algas planctónicas con estadio bentónico, (3) los animales planctónicos que producen huevos o quistes de resistencia, (4) las

especies que alternan generaciones bentónica y planctónica, (5) los animales necto-bentónicos, y (6) las especies neríticas que no están relacionadas al fondo marino.

Las especies bentónicas con larvas pelágicas

Se conocen tres tipos de larvas pelágicas: planctotróficas de vida larga, planctotróficas de vida corta y lecitotróficas (Thorson, 1946). Cerca de 70% de las especies de invertebrados bentónicos tienen larvas planctotróficas, aunque 5.5% de las especies son de vida larga, y son capaces de vivir en la columna del agua por más de 14 semanas (Thorson, 1961). Este tipo de larvas tienen dos períodos: (1) un período de alimentación facultativo, cuya duración depende de la cantidad de las sustancias maternas dentro del huevo, y (2) un período de alimentación obligatorio determinado por la cantidad de energía exógena necesaria para alcanzar su metamorfosis. En cuanto a la abundancia total del zooplancton, las larvas planctónicas pueden alcanzar a menudo 75%, y en ocasiones llegan a tener 100%. Por eso, aunque una larva de una especie bentónica filtra en promedio 10 veces menos agua que un copépodo nerítico, es grande la influencia de las larvas en la biocenosis del plancton nerítico, particularmente en las cadenas tróficas. El desarrollo de la masa de las larvas pelágicas puede retrasar el principio del “florecimiento” primaveral de las microalgas planctónicas. Las larvas pueden servir como alimento para los peces, el plancton carnívoro y los invertebrados bentónicos; *e.g.*, un individuo adulto de bivalvo *Mytilus* puede eliminar 100 000 larvas pelágicas durante 24 horas (Thorson, 1946).

Los organismos planctónicos con el estadio bentónico

Las especies planctónicas, principalmente las diatomeas que forman esporas de resistencia (de reposo) y algunos dinoflagelados formadores de quistes, son neríticas. Estos requieren aguas someras para terminar sus ciclos de vida. En el mar abierto, sin su hemipoblación bentónica, estas algas no pueden existir por largos períodos. Por ejemplo, el transporte de las algas neríticas árticas-boreales puede formarse por una extensión del agua dulce que se distribuye en primavera de la costa hacia el mar abierto. De manera similar, se comportan los animales planctónicos que producen huevos o quistes.

Las especies que tienen generaciones bentónica y planctónica

Las medusas metagenéticas (la metagénesis comprende la producción de los individuos sexuales de manera no sexual) tienen generaciones medusoide (planctónica) y polipoide (bentónica), ambas de larga vida. También hay muchos animales que

tienen una generación bentónica diploide y una haploide planctónica temporal. Los gametos de los animales bentónicos pasan solo un corto tiempo en la columna de agua y difícilmente desempeñan un papel importante en las biocenosis planctónicas. Las hemipoblaciones planctónicas de las especies heterotópicas no requieren constantemente de una circulación cerrada.

Los animales nectobentónicos

Las migraciones verticales regulares de las especies nectobénticas (que a menudo están motivadas por alimentos), incluyen el nectobentos del mar profundo, y permiten considerarlos como un componente de la biocenosis nerítica planctónica.

Las especies neríticas que no están relacionadas al fondo marino

Algunas especies del zooplankton que habitan en las áreas ártica y antártica cubiertas de hielo, que se denominan neríticas de hielo, pueden existir en el pelagial por un tiempo indefinidamente largo. De manera similar, algunas especies estuarinas pueden vivir lejos de la costa debido a la descarga fluvial (Zenkevich, 1947). A grandes rasgos, el neritismo ártico se caracteriza por la abundancia de formas neríticas, dulceacuícolas y de agua salobre debido al hielo (Bursa, 1963). Las especies neríticas no relacionadas al fondo marino deben tener poblaciones independientes en circulaciones horizontales cerradas alrededor de islas, en bahías, etc. (Beklemishev, 1969). También, las poblaciones independientes pueden prevalecer en circulaciones verticales dentro de las lagunas de atolón (Johnson, 1949).

REGIONES NEUTRALES Y POBLACIONES NERÍTICAS-LEJANAS

¿Qué son las especies neríticas-lejanas?

Las especies neríticas-lejanas eran consideradas inicialmente como una categoría separada, con base en la distribución observada del quetognato *Zonosagitta bedoti* (Beraneck) por Tokioka (1959), quien distinguió entre los diferentes tipos de agua de acuerdo con la distribución de las especies de quetognatos. Pero el término “nerítico-lejano” se propuso posteriormente (Beklemishev, 1961). Según Tokioka, las especies neríticas-lejanas viven en agua mezclada, es decir, en las masas secundarias de agua, pero no entran en el agua que ha sido más modificada. Se pueden encontrar lejos, en océano abierto (figura 32). El análisis de las áreas de distribución de las especies y de los elementos del campo de deformación permiten concluir que las regiones neutrales son los hábitats de las especies neríticas-lejanas (figura 32). Las especies neríticas-lejanas son completamente independientes del fondo marino.

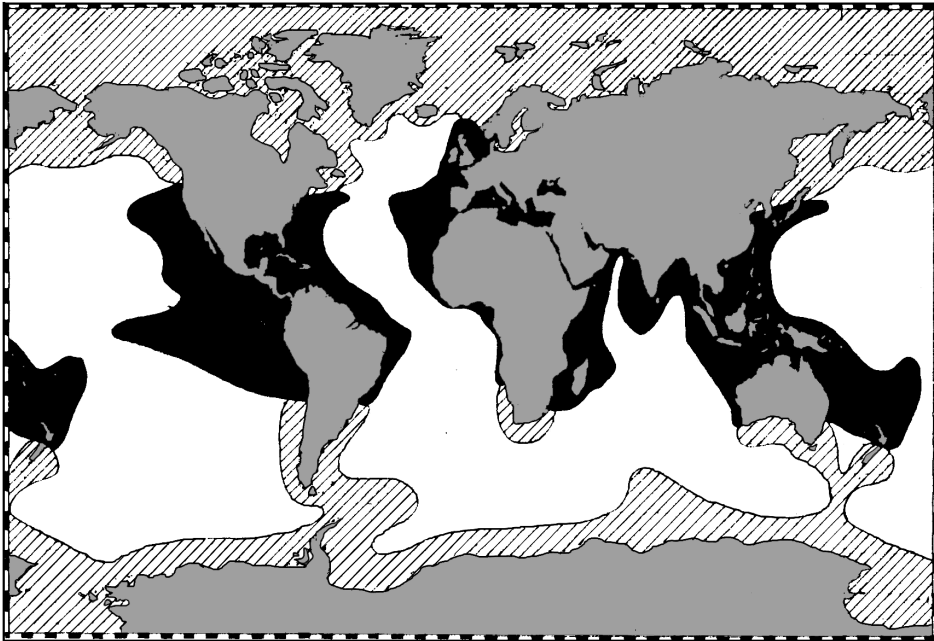


Figura 32. Distribución mundial de los grupos de plancton neríticos-lejanos (Van der Spoel, 1983). Comunidades de agua cálida (en negro) y comunidades de agua fría (rayado).

¿Dónde viven las especies neríticas-lejanas?

La mayoría de las especies neríticas-lejanas habitan los trópicos. Todas las especies neríticas-lejanas tropicales tienen las bases de sus áreas de distribución cerca del ecuador y se distribuyen en aguas del origen ecuatorial. Las especies neríticas-lejanas son más bien euri térmicas y euri halinas. En la parte oeste de los océanos, las regiones neutrales son pequeñas, y las especies neríticas-lejanas no se alejan de la costa. En sus partes orientales, donde las regiones neutrales se extienden, las especies neríticas-lejanas se distribuyen por miles de kilómetros de costa y algunas también se distribuyen a lo largo de la línea costera. En el Pacífico, siempre hay una distancia entre las poblaciones de especies neríticas-lejanas occidentales y las orientales. En el Atlántico, que es mucho más estrecho y donde las regiones neutrales del oeste y del este forman la continuidad, las especies neríticas-lejanas están distribuidas a través

del océano desde un continente hasta el otro (e.g., el copépodo *Calanus helgolandicus* Claus). Estas prefieren las regiones con alto contenido de fosfatos, por lo que viven principalmente en áreas eutróficas más allá de los principales giros.

¿Dónde viven poblaciones independientes de las especies neríticas-lejanas?

Las especies neríticas-lejanas anfiocéánicas pueden tener dos poblaciones complejas, cada una de las cuales consiste de subpoblaciones, a veces independientes, especialmente en las vastas regiones neutrales del oriente que tienen corrientes divergentes. En las corrientes de las costas occidentales de los continentes, algunas especies ampliamente distribuidas pueden tener poblaciones locales independientes. La presencia de las especies endémicas de las corrientes de California y de Perú (= de Humboldt) prueba las circulaciones cerradas dentro de estas corrientes. Las regiones neutrales occidentales, incluso con las corrientes divergentes, son pequeñas y, como regla, se adosan a los archipiélagos, a los mares marginales o a las bahías. Pueden sostener poblaciones independientes de especies neríticas-lejanas. También pueden localizarse entre la costa oriental de los continentes y el margen izquierdo de las corrientes oceánicas como la Corriente del Golfo o de Oyashio. En el Pacífico Oeste, las subpoblaciones independientes pueden vivir en las aguas del Archipiélago Malayo, en los mares de la China Oriental, de la China Meridional y de Coral. El Océano Índico del Norte es muy especial: hay circulación del monzón con cambios continuos en la dirección de las corrientes, lo que proporciona una existencia estable para cualquier especie planctónica que sobreviva a las condiciones locales (acerca de los monzones, véase Capítulo 4, Asimetría en la distribución de las zonas naturales y de la antimería biológica, la zonación circumcontinental).

¿Dónde se encuentran las poblaciones dependientes y las pseudopoblaciones de las especies neríticas-lejanas?

Las poblaciones dependientes de especies neríticas-lejanas habitan en las corrientes latitudinales que conectan las regiones neutrales occidentales con las orientales y probablemente en algunas áreas de las islas que tienen la circulación complicada. En las zonas de interacción de las corrientes fuertes, como la de Kuroshio y de Oyashio, las especies planctónicas se pueden reproducir hasta la frontera de sus áreas de distribución y no se observan las pseudopoblaciones.

¿Cómo se asemejan las especies neríticas-lejanas a las especies neríticas?

Las estructuras morfológicas y funcionales de especies neríticas-lejanas son similares a aquellas de las especies neríticas, especialmente a aquellas que no están relacionadas con el fondo marino. En primer lugar, en ambas, los sistemas de poblaciones o subpoblaciones están ligados obligatoriamente a las masas de agua adicionales o a los sistemas de corrientes y de contracorrientes. La diferencia es que los hábitats de las especies neríticas-lejanas son más grandes y están situados más lejos de la costa. En segundo lugar, en ambos, hay un gran número de poblaciones independientes o de subpoblaciones que sostienen a las poblaciones dependientes numerosas. Tercero, tanto para las especies neríticas-lejanas como para las neríticas, las poblaciones independientes que viven en circulación vertical ya fueron descritas (Jashnov, 1961). Cuarto, las condiciones ambientales en los hábitats de ambas categorías de especies se caracterizan por una alta productividad y un ciclo de producción marcadamente desbalanceado (Beklemishev, 1969). Adicionalmente, las poblaciones de las especies neríticas-lejanas tienen mucho en común con las poblaciones de las masas secundarias de agua.

MASAS PRIMARIAS DE AGUA Y POBLACIONES OCEÁNICAS INDEPENDIENTES

¿Cuántas poblaciones los giros de gran escala pueden soportar?

Los principales giros a gran escala de las masas primarias de agua dentro de sus límites pueden sostener poblaciones independientes de especies pelágicas oceánicas. Un giro puede soportar una población de una especie (*e.g.*, el quetognato *Serratosagitta pseudoserratodentata* (Tokioa) que no representa un complejo funcional de poblaciones (Bieri, 1959). Dos poblaciones independientes, que habitan en dos giros adyacentes pueden formar una población compleja, habitando también en aguas costeras (el copépodo *Calanus cristatus* Krøyer). Las especies distribuidas ampliamente a través del océano forman varias subpoblaciones independientes en diversos giros. A las especies con áreas de distribución disyuntas las representan poblaciones aisladas independientes, cada una habita un giro separado.

¿Qué tan estables son los giros de gran escala?

Los giros pueden perder agua, principalmente en regiones neutrales que tienen corrientes divergentes (Uda, 1963). Esto significa que entre más cerca se encuentre la frontera de la distribución de cualquier especie a la periferia de un giro, tendrá ma-

yor probabilidad de comprender poblaciones dependientes. En los giros cerrados anticiclónicos cuyas aguas tienen movimiento centrípeto, las poblaciones se sostienen con mayor facilidad que en los ciclónicos con movimiento centrífugo del agua, pero incluso estos últimos pierden cerca de 10% del agua anualmente. Las poblaciones pueden habitar los principales giros de gran escala mientras estos existan.

¿Cómo influyen las migraciones verticales a la retención de las poblaciones en sus hábitats?

Algunos animales planctónicos pueden realizar migraciones verticales extensivas. En la mayoría de los casos, no impactan marcadamente la estructura espacial de las poblaciones pelágicas, debido a que la circulación horizontal en profundidades distintas es, por lo general, casi la misma dentro de los 1 000 m superiores. Algunas especies, como el copépodo *Calanus cristatus*, que llegan a mayor profundidad, son llevadas a los extremos en sus hábitats. De manera similar, las larvas de los mictófidios (Pisces: Myctophidae) de profundidad media que habitan en las aguas superficiales pueden ser llevadas por el viento. En general, las migraciones verticales parecen prevenir la retención de las especies dentro de sus hábitats. Podrían ser útiles sólo para algunas especies heterotópicas (e.g., el celenterado *Veleva lata* Ch. et Eys.).

¿Cuál es el destino de las especies oceánicas cuando éstas se acercan a la costa?

Algunas especies oceánicas no tolerarían la vida bajo condiciones costeras. Otras no podrían finalizar sus ciclos de vida, como sucede con el eufáusido *Euphausia triacantha* Holt et Tattersall (Brinton, 1962), es decir, éstas cuentan con pseudopoblaciones en la zona nerítica.

MASAS SECUNDARIAS DE AGUA Y POBLACIONES OCEÁNICAS DEPENDIENTES

¿Por qué las masas secundarias de agua no sostienen a las poblaciones independientes?

No se establecen circulaciones estables en las zonas donde los giros entran en contacto con las masas secundarias de agua. Internamente, las corrientes llevan una dirección y están sujetas a considerables transformaciones agua abajo, lo que resulta en la muerte del plancton. Por esto las masas secundarias de agua no pueden sostener a las poblaciones independientes, pero sólo a las dependientes. El grado de la dependencia es usualmente desconocido, porque es difícil de obtener la evidencia directa de la posibilidad o de la imposibilidad de completar de ciclo de vida.

¿Sería posible que las masas secundarias de agua circularán verticalmente?

La mayoría de las especies que habita en las masas secundarias de agua no se encuentran en aguas profundas (Brinton, 1962). No se ha observado la circulación vertical en las masas secundarias de agua, lo que a estas especies las enviaría de regreso a la parte superior de la corriente.

¿A qué tipo de poblaciones dependientes podrían sostener las masas secundarias de agua?

Existen dos tipos de poblaciones a las que podrían sostener: (1) las propias especies de las masas secundarias de agua, y (2) a las especies que habitan los principales giros de gran escala.

Especies propias de las masas secundarias de agua

La mayoría de las áreas de distribución de las especies características de las masas secundarias de agua son una corriente latitudinal que conecta las regiones neutrales de los lados opuestos del océano. Sus poblaciones independientes no son numerosas y viven en pequeñas circulaciones, principalmente en regiones neutrales y entre las islas (el eufáusido *Thysanoëssa gregaria* G. O. Sars, el quetognato *Mesosagitta minima* (Grassi)). Por ejemplo, varias especies del zooplankton que tienen poblaciones independientes en el Pacífico Oeste contribuyen con regularidad con individuos a la Corriente del Pacífico del Norte, y si éstas logran reproducirse exitosamente, se transportan con la Corriente de California. Estas especies no pueden volver al Pacífico Oeste a través del Pacífico Ecuatorial, ya que hacia el oeste no se encuentran ni corrientes superficiales ni profundas. La mayoría de los individuos de estas especies han sido parte de las poblaciones dependientes transportadas en una dirección, se encuentran lejos de sus poblaciones independientes, y, eventualmente, podrían morir.

Las especies en los giros de gran escala

Las poblaciones independientes de especies de los giros de gran escala y la mayoría de sus áreas de distribución se encuentran dentro de los giros. Las especies euribiónicas también pueden tener sus poblaciones independientes en las regiones neutrales. A diferencia de las especies propias de las masas secundarias de agua, las especies de los giros de gran escala pueden entrar a zonas en donde los giros están en contacto (que también se debe al turbulento intercambio del agua) no solamente por las regiones neutrales sino a lo largo de las corrientes latitudinales. Los individuos

transportados por las corrientes latitudinales pueden regresar a su giro original o invadir un giro adyacente para seguir manteniéndose vivos. Las especies estenotérmicas boreales o tropicales no van más allá de los giros, ni habitan la zona donde los giros están en contacto, y por tanto no tienen poblaciones dependientes.

La Corriente del Pacífico del Norte

Antes de llegar a América del Norte, las poblaciones dependientes de las especies planctónicas boreales y tropicales que habitan la Corriente del Pacífico del Norte van hacia el norte o hacia el sur por la región neutral del este. En el agua, que llega al Golfo de Alaska, las especies boreales sobreviven y las especies tropicales mueren. En el Golfo de Alaska, las especies euritéticas tropicales pueden vivir hasta el otoño (Beklemishev, 1961). Sin embargo, las especies tropicales no pueden sobrevivir en el giro subártico y representan las poblaciones dependientes o pseudopoblaciones. De manera contraria, las especies tropicales que van hacia el sur con la Corriente de California sobreviven y las especies boreales mueren. La divergencia de la Corriente del Pacífico del Norte resulta en una surgencia en la región neutral del este, la cual a su vez resultaría en una contracorriente dirigida hacia el oeste. La contracorriente sirve como un mecanismo inverso, que sostiene a las poblaciones independientes de especies de la región neutral del este. Una situación parecida puede ocurrir en el Subantártico, cerca de las costas de América del Sur. Las regiones neutrales del este parecen tener sus propias especies endémicas motivadas por la presencia de pequeños giros cerrados dentro de las regiones. La dispersión de los individuos de las poblaciones independientes de la región neutral del este contra corriente puede ocurrir a distancia, lo que excede la extensión de una región neutral por un factor de 1.5 (Beklemishev, 1969).

La Corriente de California

La Corriente de California está formada por una masa secundaria de agua que se origina por la mezcla de las aguas subárticas y tropicales, especialmente las del este-eccuatorial y las centrales. En general, el transporte de aguas hacia el sureste se observa hasta el extremo sureño de la península de California, en donde cambia su dirección hacia el suroeste. Las aguas cálidas superficiales son principalmente habitadas por especies tropicales. Debajo de la termoclina (50-100 m de profundidad), el perfil vertical muestra la estructura subártica.

TRANSFORMACIÓN DE MASAS DE AGUA Y PSEUDOPOBLACIONES

¿Cómo distinguir las pseudopoblaciones de las poblaciones dependientes?

Prácticamente, la distribución de las corrientes y la composición de edad de las poblaciones pueden indicar indirectamente la presencia, y en ocasiones, el número de pseudopoblaciones. Sin embargo, es difícil evaluar funcionalmente las poblaciones, puesto a menudo se desconoce qué había en otras estaciones y en aguas adyacentes.

¿Cómo se compara el transporte de los organismos a través de las corrientes con la duración de sus ciclos de vida?

Es necesario alrededor de medio año para que el plancton sea transportado del Cabo Hateras a las Islas Azores (Thorson, 1961). Esto significa que el zooplancton que vive mucho tiempo, tal como los eufáusidos, puede cubrir esta ruta como parte de su ciclo de vida. En el Pacífico, le lleva alrededor de cinco años al agua para llegar de Japón a América, mientras que la duración de la vida de los eufáusidos es de un año (Brinton, 1960).

¿Cuál es el papel de la transformación del agua en la vida del plancton?

Durante el camino de Japón a América del Norte los organismos planctónicos deben pasar a través de por lo menos cuatro lugares que sufren una marcada transformación en el agua: (1) la zona de interacción del Kuroshio y del Oyashio, al entrar a la región neutral occidental, (2) cuando entran a la Corriente del Pacífico del Norte que contiene una amplia porción de agua subártica, (3) cuando entran a la región neutral este cerca de la costa americana, y (4) cuando al moverse con la Corriente de California, entran a la región neutral donde convergen las aguas de los giros subtropical y tropical del norte. En la última etapa, las poblaciones dependientes de algunos zooplanctones (*e.g.*, el eufáusido *Nematoscelis difficilis* Hansen) se transforman en pseudopoblaciones.

¿Qué explicación hay para la existencia de pseudopoblaciones en especies planctónicas?

Las poblaciones dependientes, que se forman por influjo de las corrientes, a diferencia de las pseudopoblaciones que surgen por las transformaciones de agua, podrían ser estacionales o estar causadas por transformaciones resultantes de aguas

entremezcladas. Las transformaciones estacionales solamente tienen influencia sobre las partes periféricas de una población aislada de su hábitat principal, o cuando se encuentran distribuidas demasiado lejos de ésta. Las transformaciones por combinaciones son especialmente eficientes en la creación de una pseudopoblación, y actúan junto con la transformación zonal. Por ejemplo, esto ocurre cuando las especies adaptadas al agua fría se mueven de la Corriente de California a las áreas que tienen las impurezas de las aguas ecuatoriales. Como resultado de la creación de pseudopoblaciones, la salida de las poblaciones hacia aguas profundas, así como a las aguas enfriadas, representan ejemplos del transporte de organismos a diversos ambientes, más que un ejemplo de la influencia de la transformación del agua. El transporte mediante las corrientes puede también jugar un papel en la creación de pseudopoblaciones.

LA TRANSFORMACIÓN DE LAS MASAS DE AGUA Y LAS ADAPTACIONES MORFOFISIOLÓGICAS DE POBLACIONES PLANCTÓNICAS

¿Hay alguna diferencia principal en las condiciones ambientales entre las partes occidental y oriental de los océanos?

Las especies características de las masas secundarias de agua que habitan los giros subpolares y los subtropicales generalmente tienen poblaciones independientes en las regiones neutrales occidentales. Asimismo, tienen sus poblaciones y pseudopoblaciones dependientes en las corrientes cerca de las costas occidentales de los continentes. Cerca de las costas orientales, las áreas habitadas por estas especies tienen mayor extensión que las regiones neutrales occidentales o las zonas donde los giros entran en contacto, y las temperaturas son mayores. De esta forma, la respuesta de las mismas especies hacia la temperatura es diferente cerca de las costas este y oeste de los continentes. De hecho, la hipótesis sobre la variación morfológica regular de las especies planctónicas en diferentes partes de los giros oceánicos, el cual es similar a la ciclomorfosis, fue formulada claramente por Hesse (1924).

¿Son diferentes los individuos de las poblaciones dependientes, independientes y pseudopoblaciones de la misma especie?

Algunas especies de las masas secundarias de agua tales como los eufáusidos *Thysanoessa gregaria*, *Nematoscelis megalops* G. O. Sars o *N. difficilis* muestran una considerable variabilidad fisiológica dentro de sus áreas de distribución y una leve diferencia en cuanto a su morfología. Hay especies que muestran gran variabilidad morfológica pero presentan una variabilidad fisiológica insignificante. Ambas formas de va-

riabilidad parecen facilitar la distribución de determinadas especies en los hábitats con mayor diversidad de condiciones. Otros organismos tales como el quetognato estenobiótico nerítico-lejano *Zonosagitta bedoti* no se encuentran más allá de las regiones neutrales, y su mortandad ocurre en zonas donde los giros hacen contacto. Las especies que logran adaptarse y sobrevivir al moverse en agua que se modifica constantemente en la frontera de sus hábitats pueden dar lugar a nuevas variedades (e.g., el eufáusido *Stylocheiron affine* Hansen) en lugar de transformarse en pseudo-población.

¿Muestran variación morfológica las especies dentro de circulaciones cerradas?

Algunas especies polimórficas que habitan en giros cerrados son capaces de variación morfológica cíclica (ciclomorfosis). Por ejemplo, en el giro subpolar el pterópodo *Limacina helicina* (Phipps) exhibe dos formas morfológicas, que se transforman entre ellas. Para el eufáusido *Stylocheiron affine* se conocen cuatro morfotipos, dos de los cuales son capaces de transformarse entre sí. Sin embargo, hay otra posibilidad para interpretar información sobre la variación morfológica de las especies mencionadas: todas las variedades son “buenas” especies y las formas transitorias son híbridos, en este caso no hay especies polimórficas.

COMUNIDADES

Definiciones

La comunidad, o biocenosis (Möbius, 1877), consiste de cualquier conjunto de poblaciones interrelacionadas de los organismos vivos que cohabitan en un área o un hábitat determinado.

Un taxocenosis, o taxoceno comprende un grupo de las poblaciones de las especies de cierta posición taxonómica. Todos los animales de una biocenosis forman la zoocenosis/el zooceno, y todas las plantas forman la fitocenosis/el fitoceno. Uno puede referirse al taxoceno de crustáceos o de copépodos.

La ergocenosis es un grupo de poblaciones de especies que habitan nichos ecológicos similares, es decir, poseen las mismas formas de vida. Por ejemplo, uno se puede referir a la ergocenosis de organismos planctónicos fitófagos o a la ergocenosis de organismos filtradores.

Una esquizocenosis es una ergocenosis de heterótrofos, es decir, es una biocenosis con una composición incompleta, diferente a la biocenosis que está compuesta por los autótrofos y los heterótrofos. Toda la población bentónica y pelágica es una esquizocenosis. Por ejemplo, las capas de dispersión profunda (CDP) son también

esquizocenosis. La posición de la CDP en las redes alimenticias es similar a la del bentos de mar profundo (Cushing, 1959). Ambas son dependientes de los valores de los picos de la biomasa en la zona eufótica, en lugar del total de la producción de esta capa por año (Beklemishev, 1957; Cushing, 1959; Steele, 1961).

El ecotono es un biotopo dentro de una comunidad, consiste en una mezcla de especies de dos biocenosis que entran en contacto, es decir, es un biotopo de una comunidad secundaria. No podría existir separadamente de las dos principales biocenosis, pero tiene su propia población específica, para la cual las condiciones del ecotono son más propicias que en otros biotopos. Una comunidad nectobentónica ocupa un ecotono. La atmósfera no alberga a la población aeroplanctónica, por lo tanto la frontera entre la atmósfera y la superficie del océano no es un ecotono, a pesar de que las condiciones mecánicas y térmicas específicas confieren vida a los complejos del plancton superiores del océano. Algunos organismos peculiares viven cerca de la superficie del océano, pero no existe mezcla entre especies de los dos ambientes que entran en contacto.

El ecosistema (el término fue propuesto por Tansley (1935) para la vegetación) es una entidad (que implica interacción) entre los organismos vivos y el ambiente no vivo y la capacidad de unidades definidas de vegetación para reproducir el sistema del mismo tipo durante la sucesión. Sukachev (1964) usó el sentido similar en el término "biogeocenosis", sin embargo, frecuentemente, la biocenosis se considera como uno de los tipos de ecosistemas. De acuerdo con Odum (1959), el concepto de ecosistema no fue nuevo y está basado en los trabajos de los científicos clásicos quienes ofrecieron una variedad de términos: microcosmo (Forbes, 1887), holoceno (Friederichs, 1930), biosistema (Thienemann, 1939) y cuerpo bioinerte (Vernadsky, 1944). Odum (1959: 11) determina el ecosistema como *"la unidad funcional básica en ecología", ya que incluye los organismos (comunidades bióticas) y el ambiente abiótico, cada uno de los cuales influyen en las propiedades de otro, y ambos son necesarios para mantener la vida como la tenemos en la Tierra"*. Según él, es conveniente reconocer cuatro componentes: sustancias abióticas, productores, consumidores y decomponedores. En las ediciones más recientes de su libro, Odum considera los términos "ecosistema" y "biocenosis" como sinónimos (Mironov, 2004). Toda la variedad de los puntos de vista sobre el ecosistema, se puede dividir en dos categorías, con énfasis en "población-comunidad" y en "procesos-funciones" (O'Neil *et al.*, 1986). Sin embargo, la mayoría de los autores están de acuerdo que el ecosistema es un sistema natural en donde hay interacción e interdependencia entre las partes vivas y no vivas. La característica clave del ecosistema es su capacidad para su autoregulación, autodesarrollo y autoreproducción (Mironov, 2004).

El nicho ecológico, como fue determinado por Grinnel (1917 y 1928), incluye el hábitat y el compartamiento de una especie, con énfasis en el espacio físico. Hutchinson (1965) propuso la interpretación hiperespacial del nicho ecológico, la cual se convirtió en la más popular y la cual abarca un intervalo total de las condiciones en donde vive y se reproduce un individuo o una población.

La zona adaptiva, según G. G. Simpson (1944), es un conjunto de condiciones externas adecuadas para la vida de una especie. A. V. Markov y E. Naymark (1998) determinan la zona adaptiva realizada como una suma de los nichos de todas las especies de un taxón. De acuerdo con este, se recomienda usar el término “nicho ecológico” para una especie y el término “zona adaptiva” para un taxón de nivel arriba de especie. La zona adaptiva se divide en varios constituyentes como tópico (espacio físico), trófico, compartamental, reproductivo, genético, etc. (Mironov, 2004).

El nicho tópico, o la zona adaptiva tópica, se entiende como una parte del área de distribución de un taxón. Por eso, la zona adaptiva realizada por una especie se distingue del área de distribución por su tamaño más pequeño y por su discontinuidad.

Forma de vida como concepto se remite al trabajo de A. von Humboldt (1806) quien distinguió varias formas de plantas por su hábito y las aplicó para describir la vegetación de diferentes regiones. Warming (1895 y 1908) propuso la definición de la forma de vida como “forma en la cual el cuerpo vegetativo de planta (individuo) está en armonía con el ambiente externo durante toda su vida de la cuna al cofre, del semen a la muerte”. Entre las clasificaciones de formas de vida de plantas, la de C. Raunkiaer (1905, 1934) es la más famosa y popular independientemente de las modificaciones recientes. Más tarde, se dieron al término tantos nuevos significados que se translapó en su mayor parte con otros términos, y ahora se puede constatar que hay crisis del término “forma de vida” (Mironov, 2004).

¿Cuáles tipos de comunidades pelágicas del océano abierto pueden distinguirse?

Los giros de gran escala que van de costa a costa comprenden las masas primarias de agua que sostienen a las comunidades oceánicas (cíclicas) primarias. Las corrientes zonales, intercaladas entre las zonas estables de cada uno de los pares de los giros que entran en contacto, transportan masas secundarias de agua mixtas pobladas con las comunidades oceánicas secundarias de la transición (terminal). Estas últimas están formadas básicamente por una mezcla de las especies de dos comunidades madres adyacentes primarias. Entre la costa y cada par de los giros, en las regiones neutrales del campo de deformación, viven las comunidades neríticas-lejanas (cíclicas-terminales). Los vórtices dentro de las áreas neutrales tienen un diámetro menor que los giros de gran escala, son estables debido a la influencia de la costa. De esta

manera, están los tres tipos de comunidades pelágicas más simples del océano abierto, las cuales se contraponen a las comunidades estrictamente neríticas. Cada giro oceánico a gran escala, que incluye las aguas circundantes, contiene una comunidad primaria con dos comunidades secundarias y cuatro neríticas-lejanas, a las que esta comunidad primaria comparte dos comunidades primarias adyacentes (figura 33).

¿Cuáles son las características más importantes de las comunidades secundarias?

Cuando dos masas primarias de agua se entremezclan, cada una de ellas se transforma junto con su población. El número de especies de cada comunidad primaria disminuye y los organismos que sobreviven se mezclan. Estas comunidades se llaman secundarias. El biotopo de una comunidad secundaria es un ecotono. En los ecotonos, las condiciones ambientales favorecen el desarrollo de algunas especies euribiónticas, que no pueden sostener una fuerte competencia. Generalmente, los ecotonos están empobrecidos en cuanto al número de especies. Las comunidades secundarias no tienen la base del biotopo. Ellas consisten de poblaciones dependien-

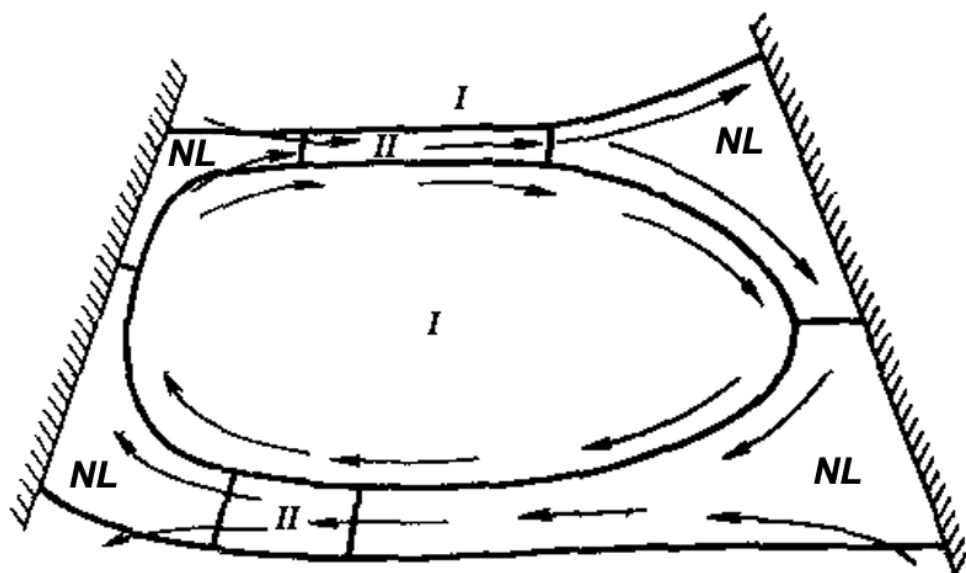


Figura 33. Esquema de un complejo arquitectónico de comunidades pelágicas oceánicas: I – comunidades de las masas primarias de agua; II – comunidades de las masas secundarias de agua; NL – comunidades neríticas-lejanas; las flechas simbolizan las corrientes (Beklemishev, 1969).

tes de las especies. Las comunidades secundarias existen en un estado de equilibrio dinámico y a diferencia de las biocenosis de sustrato firme se forman en un extremo y se destruyen en el otro. En la parte inicial de una fuerte corriente latitudinal, se forma una comunidad pelágica secundaria a partir de dos primarias y de una biocenosis nerítica-lejana, que se transporta de manera continua agua abajo. Una nueva comunidad se transforma mediante una difusión transversal turbulenta a lo largo de la corriente. Eventualmente, la masa de agua que contiene la comunidad secundaria se transforma marcadamente y la comunidad muere. Las masas secundarias de agua de los vientos alisios se sitúan entre los giros subtropicales y tropicales y no difieren mucho de las aguas de estos giros; no parecen tener especies peculiares, no obstante que algunas especies pueden tener una abundancia más alta en estas masas de agua.

¿Qué tan específicas son las comunidades neríticas?

Desde punto de vista ecológico, las zonas neríticas son los ecotonos entre los biotopos pelágicos y bentónicos. Las especies puramente pelágicas habitan junto con las especies heterotópicas, que también lo hacen en el fondo del mar como parte de las comunidades bentónicas, al igual que las especies planctónicas favorecidas por las condiciones costeras. Ekman (1953) considera que el mesoplancton del mar profundo corresponde al plancton nerítico.

¿Cuáles son las características más importantes de las comunidades neríticas-lejanas?

Las comunidades neríticas-lejanas tienen las bases de sus áreas de distribución en los biotopos pero no ocupan su área total. Los biotopos neríticos-lejanos (las regiones neutrales, algunos mares marginales y los archipiélagos) son ecotonos insertos entre los giros principales. A diferencia de las masas secundarias de agua en las zonas donde los giros entran en contacto, son influenciados por la costa y por las surgencias (Hart y Currie, 1960). También, a diferencia de las comunidades de las masas secundarias de agua, las comunidades neríticas-lejanas contienen poblaciones independientes debido a las circulaciones cerradas.

Comunidades balanceadas y desbalanceadas

Las comunidades balanceadas y desbalanceadas implican un balance del ciclo trófico. Un ciclo trófico desbalanceado tiene una base dinámica desigual en cuanto a la abundancia del fitoplancton, que, a través del tiempo, fluctúa significativamente. En invierno, en las regiones polares, las algas planctónicas mantienen su metabolismo a

nivel bajo. En comunidades subtropicales, la abundancia del fitoplancton disminuye en los períodos de una estratificación muy fuerte. En las zonas de afloramiento, situadas principalmente cerca de las costas occidentales de los continentes, cuando no ocurren los afloramientos, se establece una fuerte estratificación. Por ello, en la mayoría de las áreas oceánicas, la vegetación planctónica es temporal. Consecuentemente, es más o menos posible el desarrollo continuo del fitoplancton (1) en la periferia de los trópicos, donde la radiación solar es suficientemente buena pero la estratificación no es fuerte, (2) en regiones ecuatoriales, y (3) en latitudes bajas cercanas a la costa. Sin embargo, incluso en estas áreas el ciclo trófico no está totalmente equilibrado. En ciclos tróficos, no son los promedios de los picos de biomasa y abundancia, sino los valores de los picos los que desempeñan un importante papel (Steele, 1961). La heterogeneidad en la distribución espacial de la abundancia del plancton en una biocenosis podría ocurrir solamente cuando el ciclo está desequilibrado (Beklemishev, 1953). La heterogeneidad en la distribución cuantitativa del plancton da lugar a una distribución similar de otros animales que se alimentan de zooplancton herbívoro y a niveles más altos que incluyen a los peces (Cushing, 1959; Steele, 1961). Esto significa que hay base trófica para las especies neríticas y neríticas-lejanas en otros grupos de animales y no de los crustáceos herbívoros. Es por ello que el equilibrio del ciclo trófico es un factor independiente de la productividad. En todas las regiones, que son pobres en fauna y ricas en cuanto a la producción, es posible esperar un ciclo trófico menos balanceado y una comunidad menos estable.

¿Cómo se adapta el zooplancton herbívoro a los ciclos tróficos desbalanceados?

Los organismos planctónicos se pueden adaptar a cierto grado de equilibrio en la comunidad, que es a su vez producto de la madurez de la propia comunidad (Margalef, 1962). Por ejemplo, los copépodos herbívoros boreales se adaptan a la alimentación de las diatomeas que se desarrollan estacionalmente, por lo cual los copépodos pueden resistir la inanición (Beklemishev, 1954). En los períodos de las floraciones de las diatomeas, los copépodos herbívoros que se alimentan excesivamente pueden producir grandes gotas de lípidos muy rápidamente, que utilizan en parte para las migraciones verticales circadianas y que les sirven como fuente de energía durante las hambrunas (Petipa, 1964). Los ciclos desbalanceados con posibles excesos alimenticios de zooplancton herbívoro se observan principalmente en las comunidades neríticas y neríticas-lejanas, que se caracterizan comparativamente por una baja diversidad de especies y un conjunto incompleto de formas de vida (Beklemishev, 1962). Algunas especies que habitan en las aguas superficiales parecen estar adaptadas al equilibrio de los ciclos tróficos de manera diferente: algunas

son más competitivas cuando las condiciones tróficas son estables y otras cuando las condiciones son inestables.

¿Qué papel juegan los factores aislados en la distribución del zooplancton?

Fager y McGowan (1963) analizaron la información sobre las 48 especies de zooplancton recolectadas en el Pacífico del Norte y las correlacionaron con 10 características hidrológicas. Ellos establecieron que muchas características que se miden generalmente, tales como temperatura, profundidad de la termoclina, contenido de oxígeno y otras, no se relacionan con las diferencias en abundancia. Los autores sugieren que los organismos reaccionan con un complejo de factores que incluyen la historia del agua, o que los hidrólogos no miden las características, que son necesarias para los biólogos. De todos los factores hidrológicos, una mezcla vertical intensiva parece favorecer el desarrollo del zooplancton.

Los factores biológicos tales como la competencia entre las especies puede también limitar la distribución de algunas especies, aunque parece que ninguna de las fronteras biogeográficas principales se forma por un factor biológico. Las relaciones biológicas desfavorables son solamente algunas de los factores negativos del ambiente ajeno.

¿Qué es la paradoja del plancton y cómo se explica?

Los hábitats pelágicos sostienen una mayor cantidad de especies planctónicas a las esperadas bajo el principio ecológico general, de que la especies que compiten en un sistema de equilibrio, no pueden coexistir indefinidamente. A esto se le nombra la paradoja del plancton, o en ocasiones se denomina la paradoja de Hutchinson. Tres tipos de hipótesis se han desarrollado “para explicar la coexistencia aparente de competidores en ecosistemas aparentemente en equilibrio” (Venrick, 1986). (1) Las hipótesis de la diversificación de nichos (Schoener, 1974) predicen que las especies similares pueden coexistir porque se han especializado para hacer uso de diversas partes del hábitat espacial o temporal, por tanto reducen las interacciones competitivas. (2) Las teorías del desequilibrio, o de las alteraciones predicen que los competidores coexisten porque el ecosistema no está en equilibrio y, por el contrario, las fluctuaciones ambientales ocurren a tal escala que impide la competencia (Hutchinson, 1961; Richerson *et al.*, 1970; Paine y Levin, 1981). (3) Las teorías sobre depredación (Darwin, 1859; Caswell, 1978) han hecho predicciones sobre la presión de la depredación, ya que conserva la abundancia de los organismos depredadores con un bajo nivel de limitación de los recursos o esto sucede de manera heterogénea, de tal modo que mantienen al ecosistema en estado de desequilibrio. Mientras que

éstos últimos no se han formulado de tal manera que se pueda probar en campo, las dos anteriores fueron probadas basándose en material recopilado en el giro central del Pacífico del Norte (Venrick, 1986). Para ninguno de los grupos de organismos se encontraron evidencias convincentes que los procesos de la diversificación de los nichos o desequilibrio/ disturbio son responsables del mantenimiento de la diversidad de especies del Pacífico del Norte.

¿Cuántas comunidades pelágicas de mar abierto hay en un océano?

La distribución de las comunidades pelágicas alrededor del océano no es ocasional y múltiple, sino que es regular y sigue algunos patrones básicos (tipos arquitectónicos). Típicamente, en un océano (el Atlántico y el Pacífico) hay cinco comunidades primarias (más sus respectivas comunidades secundarias): dos templadas, dos centrales y una ecuatorial, ésta última habita en dos giros que están en contacto. El Océano Índico, a diferencia de los demás océanos, no tiene parte norte. Las comunidades se han desarrollado en cada océano de manera independiente.

¿Existe un prototipo del complejo oceánico de las comunidades?

Existe un prototipo del complejo oceánico de las comunidades, que resulta de un modelo de una serie de giros en contacto, ubicados en las diversas zonas climáticas. La composición de las especies y un número de características funcionales de las biocenosis de los giros oceánicos son diferentes de acuerdo a la latitud geográfica. Algunas diferencias también se deben a la forma y al tamaño de las circulaciones. El prototipo del complejo oceánico de comunidades, sin considerar las comunidades neríticas a lo largo de todas las costas, incluye un par de comunidades psicrófilas neríticas de hielo, un par de las comunidades subpolares templadas psicrófilas y dos pares de comunidades tropicales y subtropicales. Las comunidades eutróficas de los giros tropicales están espacialmente menos desarrolladas que las comunidades oligotróficas de los giros subtropicales. También, hay comunidades secundarias entre cada uno de los pares de giros adyacentes.

¿Qué hace que las poblaciones pelágicas del mar profundo sean específicas?

La población pelágica del mar profundo, especialmente la que no migra, no difiere mucho del bentos en cuestión de la red trófica. Ambas esquizocenosis son prósperas solamente en sitios en donde las aguas superficiales en que habitan las comunidades de una composición integral (es decir, se componen tanto de autótrofos como de heterótrofos), donde los puntos más altos de la producción primaria son subutiliza-

dos. A diferencia de los complejos continentales, las esquizocenosis están muy desarrolladas en el océano. Entre más lejos de la superficie del mar, más compleja es la relación entre las esquizocenosis del mar profundo y las comunidades superficiales, debido a las corrientes del mar profundo, al relieve del fondo, etc. En el pelagial, la estructura del campo de deformación aún se distingue en las comunidades de las aguas intermedias.

¿Por qué son peculiares las comunidades pelágicas?

En el océano, sustancias y organismos están distribuidos estrictamente de acuerdo a los patrones de la circulación. La estructura de la totalidad de los complejos oceánicos, que incluyen a los pelágicos del mar profundo y los bentónicos, depende casi totalmente de la estructura del campo de deformación, lo cual no sucede en el caso de los complejos continentales.

La existencia de las comunidades terminales, cíclicas y cíclicas-terminales está relacionada con las corrientes del océano y con la estructura del campo de deformación. Esto también distingue a las biocenosis pelágicas de las bentónicas y terrestres.

El transporte constante y rápido y la mezcla de flora y fauna pelágica debido a la continua mezcla de su ambiente para el pelagial no tiene analogías en sustrato firme. Esta especificidad difícilmente puede ser mapeada. Sin embargo, se debería tomar en cuenta al aplicar los modelos de los procesos desarrollados para los hábitats de la tierra o del fondo marino.

¿De qué manera es posible distinguir los complejos arquitectónicos pequeños de los grandes?

Para distinguir los complejos arquitectónicos (patrones básicos en la distribución de las comunidades), es posible utilizar dos criterios. Primero, entre más estable sea un complejo dado o una asociación en el tiempo, más cercano estará a una biocenosis apartada. Podría cambiar, pero no puede desaparecer por un tiempo. Por ejemplo, las diversas fitocenosis del Océano Índico, que cambian su forma pero no obstante existen continuamente, están más cercanas a una biocenosis. Las polynyas a corto plazo (las áreas del mar libres de hielo) en el Antártico serán más cercanas a los componentes estructurales de la comunidad antártica del plancton. En segundo lugar, entre más grandes sea el papel de la advección y los cambios relacionados con la composición de las especies, más se asemeja al cambio de la comunidad y no al cambio en los aspectos de la misma comunidad.

LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

LA ESTRUCTURA MORFOLÓGICA DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

El aspecto histórico

Cleve (1897) formuló sus “tipos del plancton” seguido por “los elementos del plancton” por Gran (1902). Margalef (1961) propuso el concepto de los tipos del “área de distribución” desarrollado por Semina (1967, 1974) para el fitoplancton y para el zooplancton por Beklemishev (1969) quien desarrolló la primera división de los océanos basado en la distribución geográfica de plancton.

¿Qué tan estables son las fronteras de las áreas de la distribución de los organismos pelágicos?

De acuerdo a las fluctuaciones (estacionales o periódicas y no-periódicas a largo plazo) de fronteras hidrológicas alrededor de su posición media, los límites de distribución de las especies también cambian en el tiempo. Estas fluctuaciones son mucho más rápidas que aquellas de las especies terrestres o de las bentónicas. Durante cualquier recorrido por la región, límites de distribución de una especie pelágica dada se observan en una posición geográfica distinta. Sin embargo, estas posiciones momentáneas de un área de distribución fluctuante no pueden caracterizar por completo a las especies. Por lo tanto, en la práctica, todos los registros de una especie están marcados en el mapa. Como resultado, el área de distribución total resulta ser más extensiva que cualquier área de distribución de especie, y en realidad, se encuentra en algún sitio dentro del área de distribución total en un momento dado (Beklemishev, 1961). Por tanto, la definición del área de distribución por Hesse (1924): “*El área de distribución está delimitada por las líneas que conectan los registros más periféricos de una especie*”, se refiere al área total de distribución y está basada en los estudios de las especies bentónicas que habitan en el sustrato firme. En cuanto a la forma, el área total de la distribución refleja en mayor grado al área donde las especies pelágicas fueron encontradas en los sedimentos.

Las fronteras de los biotopos pelágicos son “transparentes” no solo a causa de los individuos que emigran, sino también por el biotopo mismo, que se mueve junto con su población. La transparencia de las fronteras hidrológicas es resultado de la formación de bandas con población mixta a lo largo de ambos lados de cada frontera entre las masas de agua diferentes.

¿Por qué los frentes hidrológicos agudos implican también fronteras biogeográficas bien marcadas?

Los frentes hidrológicos conspicuos resultan en fronteras biogeográficas abruptas por dos razones: (1) el intercambio del agua a través de las fronteras hidrológicas pronunciadas es insignificante, y por tanto la entrada de especies alóctonas es pequeña; (2) las especies invasoras tienen menos oportunidad de sobrevivir en otras aguas. Las fronteras biogeográficas más acentuadas son observadas en regiones neutrales, en las áreas de las corrientes convergentes. De acuerdo con Briggs (1974), las tasas más aceleradas de cambio faunístico están en las fronteras norte y sur de las faunas tropicales, las cuales aparentan estar más relacionadas a la isoterma de 20°C para el mes más frío del año.

¿Qué resulta de las fronteras hidrológicas mal definidas?

Las fronteras hidrológicas mal definidas resultan en la formación de amplias zonas con condiciones de transición, las cuales no están disponibles para las especies estenobióticas de ambas masas de agua que se mezclan. Estas áreas son empobrecidas en términos de flora y fauna pero es a través de ellas que ocurre el intercambio de especies euribióticas, las cuales se extinguen gradualmente. Estas áreas son las más características de las partes medias y del este de los océanos, donde la distribución del plancton depende considerablemente de los valores absolutos de las características hidrológicas. Las fronteras biogeográficas menos definidas se observan en las regiones neutrales, con las corrientes divergentes. Las áreas ecológicamente diferentes pero adyacentes pueden ser más similares en la composición de especies que las áreas del mismo ecosistema (Voronina, 1978).

Un enfoque probabilístico en la descripción del área de distribución

El enfoque de aproximación puede ser útil cuando se aplica al área de distribución como un biotopo. Idealmente, es necesario realizar muchos monitoreos, que abarcarían toda el área de distribución en diversas estaciones durante varios años. Después de cada monitoreo el área concreta de distribución podría delimitarse. Como resultado se encontraría una banda delimitada por dos líneas: (1) una línea más allá de la cual una especie no se habría encontrado en lo absoluto; (2) la línea dentro de la cual la especie se encontró en cada exploración. Es decir, éstas son las isolíneas que se encuentran en la frontera del área de distribución, que son iguales en 0% y 100%, respectivamente, si se considera practicar un monitoreo como a una unidad. Estas isolíneas podrían indicar la probabilidad de llegar a encontrar un límite concreto del

área de distribución en el futuro. Sin embargo, aun dentro del área de distribución concreta, una especie no se encuentra obligatoriamente en cada estación debido a la abundancia baja o a la herramienta de muestreo utilizada.

Tipos de las áreas de distribución de los organismos fitoplanctónicos

Los grupos de las especies con una distribución geográfica similar (o más exactamente, con las bases de las áreas de distribución similares, según Parin, 1986) se pueden llamar elementos geográficos de flora y fauna. Ecológicamente, se trata de los “grupos recurrentes”. Estos representan ciertos tipos de las áreas de distribución, o de los patrones de la distribución. Las áreas de distribución pueden ser zonales o interzonales. Las áreas de distribución zonales ocupan una cierta área dentro de una zona latitudinal. Las áreas de distribución interzonales abarcan varias zonas latitudinales. Actualmente, entre el fitoplancton, se pueden encontrar los siguientes tipos de áreas de distribución: (1) cosmopolita, (2) tropical, (3) bipolar, (4) indopacífico tropical, (5) ártico-boreal, (6) boreal (las especies distribuidas en el Atlántico del Norte y Pacífico del Norte se llaman circumboreales o anfiboreales), (7) boreal-tropical, (8) antártico-boreal-tropical, (9) tropical-antártico-notal, (10) antártico-notal, (11) boreal-notal (Semina, 1997; Okolodkov, 1999; Matthiessen *et al.*, 2005; el término “notal” significa antiboreal, o templado del sur; Hedgpeth (1970) recomienda no usarlo). Los diferentes tipos de las áreas de distribución se pueden dividir más a fondo entre los subtipos de acuerdo a las especies de las masas de agua que habitan. A pesar de que Van der Spoel (1983) considera algunos términos mencionados geográfico-climatológicos, estos son de uso amplio.

LA ESTRUCTURA FUNCIONAL DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN

Un organismo pelágico se puede encontrar en: (1) su área de distribución, (2) el área no estéril de expatriación, (3) el área estéril de expatriación (figura 34); expatriación puede tener lugar en la dirección horizontal o vertical. Las dos anteriores son partes del área de distribución *sensu stricto*. La base del área de distribución es más o menos un giro cerrado, donde una especie puede vivir indefinidamente, sin importar su presencia o su ausencia en las demás partes del océano (Beklemishev, 1969). Es posible que las bases de las áreas de distribución se localicen dentro de la circulación vertical (Bruun, 1958). El área de la reproducción (Ekman, 1953) es la parte del área de distribución de las especies donde la reproducción puede ocurrir con tal intensidad que la población puede mantenerse sin la necesidad de la afluencia de los individuos de otras partes del área de distribución. Por lo tanto, la base del área de distribución

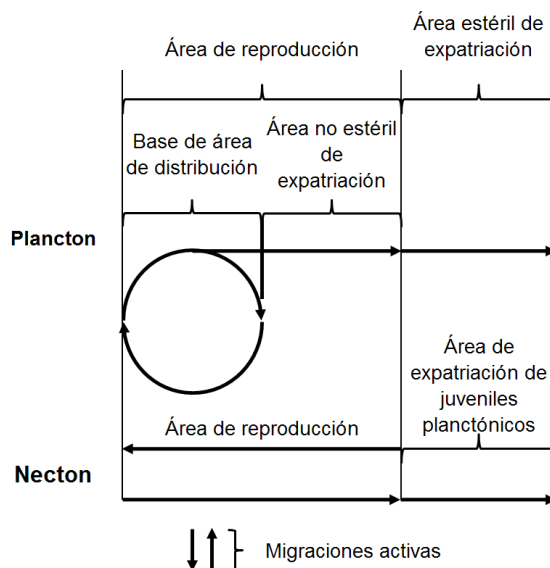


Figura 34. Estructura funcional del área de distribución de los animales pelágicos (Parin, 1968). Las flechas significan las direcciones de las migraciones activas y transportación de individuos por corrientes.

es una parte del área de la reproducción, que se puede dividir aun más en el área de la reproducción sexual y el área de la reproducción vegetativa. La parte del área de la reproducción ubicada fuera de su base es un área no estéril de expatriación; dentro de ella, una especie puede vivir y reproducirse normalmente pero la población no puede permanecer ahí indefinidamente. Afuera reside el área estéril de expatriación (Ekman, 1953), que es el área donde los individuos no pueden completar su ciclo de vida o donde la reproducción no recompensa la mortalidad; esta área es habitada por las pseudopoblaciones. A veces se distingue el área de distribución estacional (Van der Spoel y Heyman, 1983).

El área de distribución de los organismos planctónicos en los sedimentos siempre es diferente a la de la columna de agua por las siguientes razones: (1) la sedimentación ocurre a la velocidad variable en diferentes sitios y regiones debido a la estructura del fondo y a las diferencias en la tasa de mortandad; (2) mientras los organismos mueren y se caen al fondo, puede ocurrir su transporte horizontal a larga distancia, y (3) en algunas regiones la descomposición puede prevenir la fosilización (Van der Spoel y Heyman, 1983). Como resultado, el área de distribución de una especie en sedimentos puede ser más pequeña o más grande que la de la especie viva en la columna de agua.

VARIABILIDAD DE LAS ESPECIES DENTRO DE LAS ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN**¿Cuáles son las razones de la variabilidad de las especies pelágicas?**

Las grandes dimensiones de las áreas de distribución evitan interacciones genéticas entre las diversas partes de las superpoblaciones; esto puede explicar la variación infraespecífica (= intraespecífica) dentro del área de distribución. Las diferencias biotópicas pueden ser otra razón. Los sitios de los cambios más drásticos en la composición y en la morfología de las especies parecen corresponder a las áreas de transformación más pronunciadas de las masas de agua, por ejemplo, las corrientes latitudinales, en las fronteras de las zonas neríticas-lejanas (Beklemishev, 1969). Si una especie es polimórfica, ella formará variedades en las mismas regiones que otras especies polimórficas.

Variabilidad fenotípica *versus* genotípica

Donde existan varias bases de las áreas de distribución, en cada una de ellas puede presentarse una población fenotípica o genotípica distinta. Ambos casos parecen ocurrir en el pelagial. Algunos autores sustentan el predominio de la variabilidad fenotípica similar a la ciclomorfosis, es decir, los cambios reversibles (Beklemishev, 1961). Otros presentan evidencia a favor de la extinción de unas formas y supervivencia de otras genéticamente diferentes (McGowan, 1963). En el océano abierto, en ambos lados de una frontera hidrológica, se encuentran frecuentemente los pares de taxones estrechamente relacionados de posición taxonómica desconocida. Muy probablemente, tienen el mismo genotipo y sus diferencias se deben a las distintas condiciones ambientales. Los pares de “buenas” especies distintas viven generalmente lejos una de la otra (Johnson y Brinton, 1963). La variabilidad o estabilidad del genotipo está directamente relacionada a la variabilidad o estabilidad de patrones de distribución (Van der Spoel y Heyman, 1983).

Definición del área de distribución de las especies en el pelagial

El área de distribución de las especies en el pelagial puede definirse como el área de distribución de sus poblaciones dependientes e independientes, representadas en un mapa por una banda limitada por dos líneas: (1) la línea fuera de la cual una especie no ha sido encontrada en absoluto; (2) la línea dentro de la cual la especie se encontró en cada muestreo realizado (Beklemishev, 1969). Las áreas de distribución son producto de condiciones tanto históricas como ecológicas.

ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DE LA VIDA EN EL OCÉANO ABIERTO

¿Los animales del mar profundo que emigran dejan su hábitat cuando suben?

Es ampliamente aceptado que los animales del mar profundo migran hacia arriba hasta la superficie para alimentarse, y que dejan atrás su hábitat principal. Sin embargo, los animales no salen de su biotopo sino que se mueven dentro de sus límites; es decir, las zonas donde los organismos se encuentran en el día o en la noche son parte de su biotopo. Uno puede hacer referencia a abandono del biotopo, cuando algunas especies migran hacia arriba una vez al año o alguna vez en su vida (en el caso de las especies heterotópicas). Las especies zooplanctónicas que realizan migraciones circadianas, según Sournia y Frontier (1968) y Sournia (1974), a veces incorrectamente llamadas diurnas, ni son organismos del mar profundo, ni son organismos de la capa superficial. Estos se conocen como euribáticos, batipelágicos o interzonales (en el sentido de la zona vertical del pelagial). La capa con gradiente termal es también hábitat de los organismos planctónicos migratorios.

La clasificación de los organismos pelágicos interzonales

Todas las especies migratorias euribáticas pueden llamarse interzonales. Pueden dividirse en especies heterotópicas y homotópicas. Las especies heterotópicas emprenden migraciones interzonales estacionales y ontogenéticas. Las especies homotópicas emprenden migraciones interzonales circadianas a través de los biotopos, las cuales abarcan capas hidrológicamente diferentes. Entre los organismos homotópicos interzonales pueden distinguirse las especies que emigran dentro de la termosfera. Si se considera que la termosfera es una ancha capa de agua cálida, las especies homotópicas interzonales solamente viven en los trópicos. La termosfera se puede distinguir en los trópicos, en las corrientes de las costas occidentales de los continentes y en las áreas cálidas de las regiones neríticas-lejanas occidentales.

¿Por qué migran los animales pelágicos?

Los organismos tropicales que emprenden migraciones circadianas extensas se pueden beneficiar del denominado efecto de McLaren (1963, 1979): los animales pelágicos que se alimentan en el agua cálida por la noche y los que emigran hacia el agua fría, hacia abajo, durante el día se benefician energéticamente, lo cual puede ser útil para aumentar el potencial reproductivo. Es por eso que las migraciones circadianas extensas de los organismos macroplanctónicos son comunes en aguas tropicales. En

las aguas subpolares, que son más isotérmicas que las tropicales, las migraciones circadianas no conducen a ningún efecto McLaren notable y, consecuentemente, las migraciones circadianas no son típicas del macroplancton subpolar. En latitudes templadas, muchos animales migran solamente una vez al año.

¿Emprenden migraciones verticales todos los animales pelágicos?

Por la noche, las especies de peces que componen las capas de dispersión profundas, un número de copépodos y eufáusidos no migran más alto que la termoclina (Vinogradov y Voronina, 1963; 1964; Pearcy, 1964; Brinton, 1966). Algunos animales de aguas intermedias no migran y permanecen a la misma profundidad durante día y noche. Muchas especies de copépodos cruzan la termoclina cuando migran (Heinrich, 1957, 1960, 1961; Vinogradov y Voronina, 1963, 1964; Brinton, 1966). Por lo tanto, algunas especies, más estenobiónticas no emprenden migraciones verticales, y otras migran a través de varios estratos.

¿Cuál es el intervalo de las migraciones verticales de los animales pelágicos?

En ambas regiones de latitudes altas ocurren las extensas migraciones verticales (por lo menos, estacionales) del zooplancton de red, que consiste principalmente de los crustáceos pequeños como copépodos y ostrácodos. En las aguas subárticas en la capa superficial de 10 m, el incremento en biomasa del día a la noche es diez veces (Beklemishev, 1969). En los trópicos, en general, las migraciones verticales del zooplancton de red no son significativas: el incremento de la biomasa en la capa superficial de 100 m por la noche es, en promedio, dos veces (Heinrich, 1961; Banse, 1964).

El macroplancton y los peces interzonales se comportan de forma opuesta. En altas latitudes y en las zonas de transición no emprenden migraciones verticales o su amplitud es pequeña. En los trópicos, las migraciones verticales circadianas con gran amplitud prevalecen, y son especialmente grandes en el Atlántico Central. Casi por todas partes en las zonas tropicales, hay las CDP que pueden hundirse a una profundidad mayor de 500 m. La mayoría de las especies interzonales se hunden hasta 400 m de profundidad, en las regiones occidentales de los océanos y en el Hemisferio Sur, en promedio más profundo que en las partes orientales y en el Hemisferio Norte (Beklemishev, 1969). En el Atlántico, por lo general, las CDP no suben tan cerca de la superficie como en los océanos Pacífico e Índico. Lo más profundo que alcanza la CDP es entre 800 y 1 200 m, pero esto ocurre de manera esporádica o local. El macroplancton y el plancton de red (que es, sobre todo, mesoplancton), representan distintas formas de vida y con frecuencia diversos niveles tróficos, y por eso pueden ser considerados ergocenosis.

En los trópicos, en aguas ecuatoriales, en la noche, el zooplancton en promedio sube más alto, y en el día se sumerge no tan profundamente como en las aguas centrales, debido a la diferencia en la estructura del agua y de la temperatura (Beklemishev, 1964; Vinogradov y Voronina, 1964; Musaeva, 1965; Chindonova, 1966).

¿Qué papel juega la temperatura en la estratificación de las comunidades pelágicas?

Bajo condiciones normales, muchas especies migran dentro de un intervalo de temperatura de 10°C o más. En dirección horizontal un rango como éste, como regla, sería insuperable. Muchos autores (*e.g.*, Ekman, 1953) consideran esto como un enigma del plancton. La explicación es que la distribución del plancton se limita horizontalmente por lo general no a causa de la isoterma sino por una frontera insuperable entre las diferentes masas de agua. ¿Por qué ciertas capas de agua no limitan las migraciones verticales del plancton? Según Banse (1964), la estratificación no parece servir como obstáculo para la natación, sino que provoca cambios de comportamiento. En su momento, los cambios estacionales del comportamiento podrían modificar la reacción de los organismos a la frontera hidrológica (*e.g.*, Marshall y Orr, 1960). Por otro lado, la influencia directa de la temperatura puede ser desastrosa para los organismos. La mayor homogeneidad de la temperatura en aguas templadas comparada con la de los trópicos es responsable de las extensas migraciones verticales.

¿Cómo se estratifican verticalmente las comunidades planctónicas?

Para la distribución vertical del zooplancton, la subdivisión de la temperatura de la columna de agua es más importante que la subdivisión en las masas de agua. Esto se nota especialmente en los trópicos. Hay tres biotopos principales del zooplancton que se diferencian en cuanto a su temperatura: (1) la capa superior a la termoclina; (2) las aguas intermedias con un gradiente agudo de la temperatura; y (3) las aguas homogéneas profundas (Brinton, 1966; Beklemishev, 1969). En regiones templadas se puede distinguir con claridad el segundo biotopo. Las comunidades tropicales del plancton de red están más estratificadas, en comparación a las comunidades ártico-boreales y ántárticas, debido a una estratificación mayor de la temperatura.

El biotopo del fitoplancton es diferente. En mar abierto, se extiende la superficie del mar a la picnoclina básica, que puede tener un ancho de 100 a 200 m o mayor profundidad (Semina, 1966). Además, la capa superior a la picnoclina básica es un biotopo de la ictiocenosis del epipelágial (Parin, 1968). En general, los estratos diferentes de las biocenosis planctónicas se adscriben a las diferentes capas de temperatura.

¿Cuál es la importancia de la estratificación de la columna de agua en la clasificación de comunidades pelágicas?

Pueden distinguirse dos tipos de comunidades de acuerdo con la estratificación de la columna de agua: (1) las que habitan las aguas con la termosfera, y (2) las que viven en las aguas sin termosfera. Las comunidades que habitan las aguas con termosfera se caracterizan por una alta estratificación del plancton de red y de la débil estratificación del macroplancton. La estratificación del plancton de red se debe al grupo de las especies que tienen su máximo de abundancia en las diferentes capas y que migran dentro de su área de distribución. La mayoría de las especies interzonales del macroplancton migran con una amplitud de 400 m o más.

Las comunidades que viven en las aguas sin termosfera se caracterizan por una débil estratificación del plancton de red y una fuerte estratificación del macroplancton. El macroplancton no migra o la amplitud de sus migraciones circadianas son pequeñas, y los animales no alcanzan la termoclina.

La estratificación de las comunidades planctónicas en los trópicos

Puede distinguirse la siguiente estratificación de las comunidades del plancton en los trópicos (Beklemishev, 1969):

1. La capa superior de la comunidad completa (es decir, que incluye el fitoplancton) de la superficie del mar a la termoclina.
2. La capa baja de la comunidad completa entre la termoclina y la picnoclina básica.
3. La capa superior (la zona mesopelágica, según Bruun (1957) de la zoocenosis de aguas intermedias – desde la frontera superior de la picnoclina hasta cerca de la frontera por debajo de la termosfera, en donde la mayoría de los conjuntos del plancton de red interzonal y del macroplancton se concentran durante el día.
4. La capa baja (la zona batipelágica, según Bruun (1957) de la zoocenosis, donde se encuentra la parte más pequeña de los conjuntos del macroplancton interzonal.
5. La zoocenosis abisal de las aguas homogéneas.

La estratificación de las comunidades planctónicas boreales

La siguiente estratificación de las comunidades del plancton puede distinguirse en el Pacífico del Norte (Beklemishev, 1969):

1. La comunidad completa (es decir, que incluye el fitoplancton) de la superficie del mar hasta la picnoclina básica.
2. La capa superior de la zoocenosis de las aguas intermedias desde la picnoclina básica hasta el estrato de máxima temperatura de la capa intermedia cálida (de cerca

de 500 m). La zona se caracteriza por la fauna peculiar y por conjuntos de macroplancton interzonal que no migra o migra muy poco.

3. La capa baja (la zona batipelágica) de la zoocenosis de las aguas intermedias hasta el límite bajo de la capa intermedia cálida (cerca de los 3 000 m), donde las especies interzonales heterotópicas viven junto con las especies locales.

4. La zoocenosis abisal de las aguas profundas homogéneas.

¿Por qué son favorables las condiciones tróficas para el zooplancton tropical?

En los trópicos, la capa superior de la termoclina es una frontera biológica más importante que en las regiones de las altas latitudes y en las regiones de transición. En los trópicos, la capa de producción primaria que se sitúa entre la termoclina y la picnoclina básica se aísla menos de las capas profundas que en otras regiones, debido a las migraciones circadianas de numerosos animales interzonales. Por ello, las condiciones tróficas de las capas profundas son más favorables en las comunidades de agua cálida. Cuando el zooplancton herbívoro termina diariamente con el fitoplancton, esto previene la manifestación completa de las posibilidades productivas de las comunidades boreales, ya que la producción real es mucho menor que la potencial (Petipa, 1965). El zooplancton herbívoro interzonal tropical, que solo sube a la capa superficial productiva solamente en la noche, permite que las microalgas planctónicas fotótrofas restauren su abundancia en el día, lo cual resulta en una producción real siendo cercana a la producción potencial.

Literatura citada

- Banše, K., 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in Oceanography*, 2: 56-125.
- Beklemishev, C. W., 1953. On the relationship between marine zooplankton and phytoplankton, Synopsis of PhD Thesis, Moscow (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1954. Feeding of some mass planktonic copepods in the Far-Eastern seas. *Zoological Journal*, 33(6): 1210-1230 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1957. On spatial relationship between zoo- and phytoplankton. *Transactions of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*, 20: 253-378 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1961a. On spatial structure of planktonic communities in relation to the type of oceanic circulation. *Oceanology (USSR)*, 1(6): 1059-1072 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1961b. Zooplankton of the northwestern Pacific Ocean in the winter of 1958-59. *Transactions of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*, 45: 142-171 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1964. Echosond registration of macroplankton assemblages and their distribution in the Pacific Ocean. *Transactions of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*, 65: 197-229 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1967. Biogeographic division of the pelagial of the Pacific Ocean (within the surface and intermediate waters). p. 98-169. In: V. G. Bogorov (ed.), *The Pacific Ocean*, vol. 7, *Biology of the Pacific Ocean*, book 1, Plankton, Nauka, Moscow (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1969. *Ecology and biogeography of the open ocean*, Nauka, Moscow (en ruso).
- Bieri, R., 1959. The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnology and Oceanography*, 4(1): 1-28.
- Boltovskoy, D., 1986. Biogeography of the southwestern Atlantic, overview, current problems and perspectives. p. 14-24. In: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), *Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49*, Paris.
- Briggs, J. C., 1974. *Marine zoogeography*, McGraw-Hill, NY.
- Brinton, E., 1960. Changes in the distribution of euphausiid crustaceans in the region of the California Current. *Report of California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, 7: 137-146.

- Brinton, E., 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 8(2): 51-270.
- Brinton, E., 1966. Vertical distribution of euphausiid crustaceans. In: 11th Pacific Scientific Congress, Divis. Meeting Chem. Biol. Oceanogr., 11-2, Sept. 1, (Mimeoogr.) (citado por Beklemishev, 1969).
- Bruun, A. F., 1957. Deep sea and abyssal depths. p. 641-672. In: J. W. Hedgpeth (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology, vol. 1, Ecology, Memoirs of the Geological Society of America 67, Washington, DC.
- Bruun, A. F., 1958. On the restricted distribution of two deep-sea fishes, *Borophryne apogon* and *Stomias colubrinus*. *Journal of Marine Research*, 17: 103-112.
- Bursa, A. S., 1963. Phytoplankton successions in the Canadian Arctic. p. 625-628. In: C. H. Oppenheimer (ed.), Symposium on Marine Microbiology, Chapter 58, Thomas, Springfield, IL.
- Caswell, H., 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14: 215-230.
- Chindonova, Y. G., 1966. On assemblages of bathypelagic fishes and other animals registered by echosond in the Atlantic Ocean. p. 418-419. In: 2nd International Oceanographical Congress (May 30 – June 9, 1966), Abstracts, Nauka, Moscow, P. 418-419.
- Cleve, P. T., 1897. A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the periodical changes of the plankton of the Skagerak, 1897, Uppsala. P. 1-27, tables 1-25, pl. 1-4.
- Cushing, D. H., 1959. On the nature of production in the sea. *Fisheries Investigations Series*, 2: *Sea Fisheries*, 22(6): 1-40.
- Damas, D., 1905. Notes biologiques sur les copépodes de la mer Norvegienne. *Publications de Circonstance, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer (CIEM/ICES)*, 22: 1-23.
- Darwin, C., 1859. On the origin of species, Harvard Univ. Press, Cambridge, MA (reprint edition, 1964).
- Defant, A., 1961. Physical oceanography, vol. 1 and 2, Pergamon Press, Oxford.
- Dobrovolsky, A. D., 1961. On the definition of the water mass. *Oceanology (USSR)*, 1(1): 12-24 (en ruso).
- Ebeling, A. W., 1962. Melamphaidae. I. Systematics and zoogeography of the species in the bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther. *Dana-Report*, 58: 1-164.
- Ekman, S., 1953. Zoogeography of the sea, Sidgwick & Jackson, London.

- Fager, E. W., y J. A. McGowan, 1963. Zooplankton species groups in the North Pacific. *Science*, 140: 453-460.
- Forbes, S. A., 1887. The lake as a microcosm. *Bulletin of the Scientific Association*: 77-87, reprinted in *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 15: 537-550 (1925).
- Friederichs, K., 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der landund forstwirtschaftlichen Zoologie, Paul Parey, Berlin.
- Gran, H. H., 1902. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations*, 2(5): 1-219.
- Grinnel, J., 1917. Field test of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 51: 115-128.
- Grinnel, J., 1928. Presence and absence of animals. *University of California Chronicle* 30: 429-450.
- Haffner, R. E., 1952. Zoogeography of the bathypelagic fish, Chauliodus. *Systematic Zoology*, 1(3): 113-133.
- Hart, T. J., y R. I. Currie, 1960. The Benguela Current. *Discovery Reports*, 31: 123-298.
- Hedgpeth, J. W., 1970. Marine biogeography of the Antarctic region. p. 97-104. In: M. W. Holdgate (ed.), *Antarctic ecology*, vol. 1, Acad. Press, London and NY.
- Heinrich, A. K., 1957. Vertical distribution of plankton in the area to the southeast of the Bonin Islands. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 117(2) (en ruso).
- Heinrich, A. K., 1960. The main types of vertical distribution of copepods in the central Pacific Ocean. *Reports of the USSR Academy of Sciences* 132(4): 912-924 (en ruso).
- Heinrich, A. K., 1961. Seasonal phenomena in plankton of the world ocean. II. Seasonal phenomena in the plankton of low latitudes. *Oceanology (USSR)*, 3(1) : 485-497 (en ruso).
- Hesse, R., 1924. Tiergeografie auf ökologischer Grundlage, G. Fischer, Jena.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 137-144.
- Hutchinson, G. E., 1965. The niche: an abstractly inhabited hypervolume. p. 26-78. In: G. E. Hutchinson (ed.), *The ecological theatre and the evolutionary play*, Yale Univ. Press, New Haven, CT.
- Jashnov, V. A., 1961. Water masses and plankton. I. Species of *Calanus finmarchicus* s. l. as indicators of certain water masses. *Zoological Journal (USSR)*, 40(9) (en ruso).

- Johnson, M. W., 1949. Zooplankton as an index of water exchange between Bikini Lagoon and the open sea. *Transactions of the American Geophysical Union*, 30(2): 238-244.
- Johnson, M. W., y E. Brinton, 1963. Biological species, water masses and currents. p. 381-414. In: M. N. Hill (ed.), *The sea - Ideas and observations on progress in the study of the seas*, vol. 2, *The composition of sea-water and comparative and descriptive oceanography*, John Wiley and Sons Inc., NY.
- Margalef, R., 1961, Communication of structure in planktonic populations. *Limnology and Oceanography*, 6(2): 124-128.
- Margalef, R., 1962. Succession in marine populations. p. 137-188. In: Raghu Vira (ed.), *Advancing Frontiers of Plant Sciences*.
- Markov, A. V., y E. Naymark, 1998. Quantitative regularities of evolution. Experience in applying the system approach to the analysis of the evolution of supraspecific taxa, GEOS, Moscow (en ruso).
- Marshall, S. M., y A. P. Orr, 1960. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XI. Observations on vertical migration especially in female *Calanus*. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 39: 135-147.
- Matthiessen, J., A. de Vernal, M. Head, Y. Okolodkov, K. Zonneveld, y R. Harland, 2005. Modern organic-walled dinoflagellate cysts in Arctic marine environments and their (paleo-) environmental significance. *Paläontologische Zeitschrift* 79(1): 3-51.
- McGowan, J. A., 1963. Geographical variation in *Limacina helicina* in the North Pacific. Speciation in the sea. *The Systematic Association Publications*, 5: 109-128.
- McLaren, I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptative value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 20(3): 685-727.
- McLaren, I. A., 1979. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *The American Naturalist*, 108: 91-102.
- Mironov, A. N., 2004. Nature of the biotic boundaries. p. 65-95. In: I. A. Kafanov (ed.), *General problems in marine biogeography: in memory of the Academician O. G. Kusakin*, Dalnauka, Vladivostok.
- Möbius, K., 1877. *Die Auster und Austernwirtschaft*, Wiegandt, Hempel und Parrey, Berlin.
- Musaeva, E. I., 1965. Distribution of macroplankton in the eastern Indian Ocean in July-November 1962. *Oceanology (USSR)*, 5(6): 1043-1051 (en ruso).
- Odum, E., 1959. *Fundamentals of ecology*, W. B. Saunders Co., Philadelphia, PA.

- Okolodkov, Y. B., 1999. Species range types of recent marine dinoflagellates recorded from the Arctic. *Grana*, 38: 162-169.
- O'Neill, R. V., D. L. De Angelis, J. B. Waide, y T. F. H. Allen, 1986. Hierarchical concept of ecosystems, Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Ozmidov, P. B., 1965. Energy distribution in oceanic motions of different scales. *Reports of the USSR Academy of Sciences (Doklady Akademii Nauk SSSR), Ser. Physics of Atmosphere and Ocean*, 1(4): 257-261 (en ruso).
- Paine, R. T., y S. A. Levin, 1981. Intertidal landscape: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 51: 145-178.
- Parin, N. V., 1968. Ichthyofauna of oceanic epipelagial, Nauka, Moscow (en ruso).
- Parin, N. V., 1986. Distribution of mesobenthopelagic fishes in slope waters and around submarine rises. p. 226-229. In: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49, Paris.
- Pearcy, W. G., 1964. Some distributional features of mesopelagic fishes off Oregon. *Journal of Marine Research*, 22(1): 83-102.
- Petipa, T. S., 1964. On the lipid metabolism in *Calanus helgolandicus* (Claus) under experimental conditions. *Reports of the USSR Academy of Sciences (Doklady Akademii Nauk SSSR)*, 155(2): 470-473 (en ruso).
- Petipa, T. S., 1965. Feeding and energetic balance of some mass planktonic copepods of the Black Sea belonging to different ecological groups, Synopsis of PhD Thesis. Moscow (en ruso).
- Raunkiaer, C., 1905. Types biologique pour la géographie botanique. *Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger*, 1905: 347-438.
- Raunkiaer, C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of C. Raunkiaer, Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Richerson, P., R. Armstrong, y C. R. Goldman, 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of the plankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 67: 1710-1714.
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Semina, H. J., 1966. Biotope and quantitative development of oceanic phytoplankton. *Achievements in Modern Biology (USSR)*, 62, 2(5): 289-306.
- Semina, H. J., 1967. Phytoplankton. p. 27-85. In: V. G. Bogorov (ed.), The Pacific Ocean, vol. 7, Biology of the Pacific Ocean, book 1, Plankton, Nauka, Moscow, (en ruso).

- Semina, H. J., 1974. Phytoplankton of the Pacific Ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Semina H. J., 1997. An outline of the geographical distribution of oceanic phytoplankton. p. 527-563. *In*: J. H. S. Blaxter, A. G. Southward, A. V. Gebruk, E. C. Southward, y P. A. Tyler (eds.), The biogeography of the oceans, Advances in Marine Biology 32, San Diego.
- Simpson, G. G., 1944. Tempo and mode in evolution, Columbia Univ. Press, NY.
- Sournia, A., 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Advances in Marine Biology*, 12: 325-389.
- Sournia, A., y S. Frontier, 1968. Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Sér. 2, 39(5): 1001-1002.
- Steele, J. H., 1961. Primary production. p. 519-538. *In*: M. Sears (ed.), Oceanography, American Association of Advanced Science, Publ. 67, Washington, DC.
- Sukachev, V. N., 1964. Biogeocenosis as a result of interaction of living and dead nature on Earth's surface: interrelations between the terms "biogeocenosis", "ecosystem", geographical landscape" and "fascia". p. 5-49. *In*: V. N. Sukachev, y N. V. Dylis (eds.), Fundamentals of forest biogeocenology, Nauka, Moscow, (en ruso).
- Tansley, A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- Thienemann, A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie. *Archives für Hydrobiologie*, 35: 267-285.
- Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Serie Plankton*, 4(1): 1-523.
- Thorson, G., 1961. Length of pelagic life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by oceanic currents. p. 455-474. *In*: M. Sears (ed.), Oceanography, American Association of Advanced Science, Publ. 67, Washington, DC.
- Tokioka, T., 1959. Observation on the taxonomy and distribution of Chaetognatha. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 7(3): 349-356.
- Uda, M., 1963. Oceanography of the Subarctic Pacific Ocean. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 20(1): 119-179.
- Udvardy, M. F. D., 1959. Notes on the ecological concept of habitat, biotope and niche. *Ecology*, 40(4): 725-728.

- Van der Spoel, S., 1983. Patterns in plankton distribution and their relation to speciation: the dawn of pelagic biogeography. p. 291-334. *In*: R. W. Sims, J. H. Price, y P. E. S. Whalley (eds.), *Evolution in time and space: the emergence of the biosphere*, Acad. Press, London.
- Van der Spoel, S., y R. P. Heyman, 1983. A comparative atlas of zooplankton. Biological patterns in the oceans, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NY, Tokyo.
- Venrick, E. L., 1986. Patchiness and the paradox of the plankton. p. 261-265. *In*: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec, y R. K. Johnson (eds.), *Pelagic biogeography. Proceedings of an international conference. The Netherlands, 29 May - 5 June 1985. UNESCO Technical Papers in Marine Science 49*, Paris.
- Vernadsky, V. I., 1944. Problems in biogeochemistry, II. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 35: 493-494.
- Vinogradov, M. E., y N. M. Voronina, 1963. Distribution of plankton in the waters of equatorial currents in the Pacific Ocean. *Transactions of the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences*, 71: 22-59 (en ruso).
- Vinogradov, M. E., y N. M. Voronina, 1964. Distribution of plankton in the waters of equatorial currents in the Pacific Ocean. II. Vertical distribution of some species. *Transactions of the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences*, 65: 58-75 (en ruso).
- Voronina, N. M., 1978. Variability of ecosystems. p. 221-244. *In*: H. Charnock, y G. Deacon (eds.), *Advances in oceanography*, Plenum, NY, London.
- Warming, E., 1895. *Plantesamfund - Grundtræk af den økologiske Plantegeografi*, P. G. Philipsens Forlag, København.
- Warming, E., 1908. *Om planterigets livsformer*, G. E. C. Gad, København.
- Zenkevich L. A., 1947. The seas of the USSR, vol. 2, Fauna and biological production of the sea, Sovetskaya nauka, Moscow (en ruso).

BIOGEOGRAFÍA REGIONAL DEL PELAGIAL

El análisis biogeográfico realizado por Beklemishev (1969), presentado en los subcapítulos sobre los océanos Pacífico, Atlántico e Índico, trata sobre aguas superficiales e intermedias, pero no incluye las aguas profundas. Para el análisis se utilizaron a los siguientes grupos: diatomeas (Belyaeva, 1963), dinoflagelados (Graham y Bronikovsky, 1944), foraminíferos (Bradshaw, 1959), quetognatos (Bieri, 1959), eufáusidos (Brinton, 1962; Lomakina, 1964), copépodos (Beklemishev, 1961a y b; Brodsky *et al.*, 1959; Brodsky, 1964) y algunos casos de peces (Andriashev, 1964). A pesar de que las áreas de distribución de las especies antárticas y bipolares se han considerado piezas relevantes dedicadas a los Océanos Pacífico, Atlántico e Índico, los océanos Glacial Ártico y del Sur, se tratan por separado (véase El Océano Glacial Ártico, y El Océano del Sur).

Océano Pacífico

TIPOS DE ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

LAS ESPECIES NERÍTICAS-LEJANAS

A diferencia de los Océanos Atlántico e Índico, en el Pacífico, las especies neríticas-lejanas no están distribuidas de costa a costa a través del océano. Pueden encontrarse: (1) en el Mar de la China Oriental; (2) en el Archipiélago Malayo, en el Mar de la China Meridional, la Corriente de Kuroshio (cálida) y en la zona de interacción de las corrientes de Oyashio (fría) y de Kuroshio; (3) en Nueva Guinea y en el área al noreste de esta, en la contracorriente entre los vientos alisios, en el Mar de Coral, en un área entre 10° a 20°S hacia el este hasta los 180°; (4) en la región ecuatorial del este de América Central a 120°W, a veces hasta 180°; (5) en la región de la Corriente de California; y (6) en la región de la Corriente del Perú y en el área de divergencia de la Corriente del Pacífico del Norte. Consecuentemente, estas áreas de distribución neríticas-lejanas están divididas en partes del este y oeste.

LAS ESPECIES OCEÁNICAS

Las especies boreales

Algunas especies del Pacífico son anfiboreales y otras son endémicas. Pueden invadir el Océano Glacial Ártico solo con aguas del Pacífico (20 000 km³ por año, de acuerdo con Zenkevich, 1947), que usualmente representan áreas estériles de expatriación en el Ártico. Es posible agrupar las áreas de distribución boreal de las especies del Ártico en los siguientes subtipos: (1) las especies ampliamente boreales que viven a todo lo largo del Pacífico Subártico, la zona de interacción de las corrientes Kuroshio y Oyashio, las corrientes del Pacífico del Norte y de California; (2) las especies ampliamente boreales con la misma distribución, sin la Corriente de California; (3) las especies boreales-norteñas con la misma distribución sin la Corriente del Pacífico del Norte, ni la de California (a veces solamente en el verano en la Corriente de California); y (4) las especies boreales-sureñas que no se presentan en aguas dicotermiales pero que viven en la zona de interacción de las corrientes Kuroshio y Oyashio y al menos en la parte norte de la Corriente de California.

Las especies boreales-norteñas y las ampliamente boreales pueden tener la base de su área de distribución en el Giro del Oeste que abarca una parte del Mar de Bering al oeste de 170°W y el Pacífico noroeste cerca de la Península de Kamchatka y de

las Islas Kurilas, o en ambos de los giros del Oeste y de Alaska, éste último ocupa el Golfo de Alaska. Estas especies pueden morir en la Corriente de California, no solamente por ser transportadas en aguas que presentan condiciones desfavorables, sino también debido a los cambios estacionales sumamente acentuados. Para las especies boreales-sureñas la Corriente de California puede representar su segunda base de las áreas de distribución, pero aún éstas tienen un área de expatriación en la parte sur de la corriente.

Las especies de la zona norte de transición

Todas ellas se encuentran en la Corriente de Kuroshio, al sur de Japón, en la zona de interacción de las corrientes Kuroshio y Oyashio, en la Corriente del Pacífico del Norte, pero más lejos de la costa en comparación a las especies boreales. La distribución discontinua de las especies antitropicales (Hubbs, 1952), que en ocasiones se denominan anfitropicales o biantitropicales (Brinton, 1962), o de las especies bipolares, que se encuentran en las zonas de transición de ambos hemisferios, se asemeja en lo que concierne a la zona norte de transición, sin embargo, no se han encontrado al sur de Japón. Existen algunos endémicos al norte de la zona de transición. El área de expatriación puede estar en el Golfo de Alaska y en la continuación de la Corriente de California.

Las especies periféricas bicentrales

Viven en la parte norte de las masas de agua centrales del norte y en la parte sur de las masas de agua centrales del sur e invaden la Corriente del Pacífico del Norte y algunas invaden el Subantártico. En cuanto a su distribución, las especies periféricas bicentrales son similares a las especies de las zonas de transición, pero a diferencia de esta última, ellas (1) penetran las aguas centrales del noreste en mayor grado, (2) generalmente están ausentes de las corrientes de California y del Perú y, (3) se presentan en el Archipiélago Malayo. Algunas especies periféricas no son bicentrales ya que ocurren solo en un hemisferio. En el Hemisferio Norte, generalmente no se presentan al oeste de las masas de agua centrales. Tienen las bases de sus áreas de distribución en la Corriente y la Contracorriente de Kuroshio y en el Mar de Tasmania. La parte oeste de la Corriente de California parece ser el área de expatriación para ellas. Parecen vivir en las zonas marginales de los giros tropicales, porque estas partes periféricas representan regiones más productivas que los centros de los giros, es decir, están más adaptados a una alta producción primaria y a ciclos tróficos menos balanceados.

Las especies centrales-norteñas

Las especies centrales-norteñas habitan el giro subtropical del norte. No se aproximan a la costa de California, ni viven en la Corriente del Pacífico del Norte. Se encuentran distribuidas en el sur hasta los 10-15°N.

Las especies centrales-sureñas

Las especies centrales-sureñas habitan las masas de agua centrales sureñas, según Sverdrup *et al.* (1942), y se distribuyen entre los 10-20°S y 30-35°S.

Las especies bicentrales (antitropicales)

Habitan las aguas centrales en ambos hemisferios y tienen disyunción de las áreas de distribución en la región ecuatorial. En algunas especies la disyunción es incompleta y el área de distribución es continua en la parte occidental del océano, donde no se distinguen tan claramente las aguas ecuatoriales. Estas especies se pueden llamar ecuatoriales-occidentales-bicentrales. Muchos peces tienen una distribución bicentral.

A las especies centrales-norteñas, centrales-sureñas y las bicentrales (anti-tropicales) se les puede llamar centrales. Las bases de sus áreas de distribución se sitúan en los giros subtropicales, dentro de las aguas centrales. Las especies que viven en el Archipiélago Malayo pueden también tener ahí las bases de sus áreas de distribución. Las especies centrales no tienen áreas extensivas de expatriación. La disyunción de las áreas de distribución en la zona ecuatorial podría ser debido a distintos grados de tolerancia de varias especies centrales.

Las especies ecuatoriales-occidentales-centrales

Habitan las aguas ecuatoriales pero muchas evitan la región oriental cerca de América Central. En el Hemisferio Norte viven en las masas de agua centrales occidentales y en ocasiones únicamente en su parte del oeste. También están presentes en el Archipiélago Malayo, el Mar de la China Oriental y el Mar de la China Meridional. En el Hemisferio Sur, las especies ecuatoriales-occidentales-centrales tienen sus áreas de distribución indistinguibles de las especies ampliamente ecuatoriales. Pueden tener las bases de sus áreas de distribución en el Archipiélago Malayo, en la masa de agua ecuatorial y posiblemente en el giro de aguas ecuatoriales del norte. Sus áreas de expatriación podrían estar situadas en la Corriente del Pacífico del Norte y, probablemente, en la contracorriente de los vientos alisios y el Mar de Tasmania.

Las especies ecuatoriales

Existen dos subtipos de las áreas de distribución de las especies ecuatoriales: (1) las especies que viven a todo lo largo del ecuador, junto con las especies neríticas-lejanas del este, y (2) las especies, que evitan a las especies ecuatoriales del este, que no se presentan junto con ellas. Las áreas de distribución de algunas especies ecuatoriales se estrechan hacia el oeste. Las especies ecuatoriales, como las neríticas-lejanas, parecen preferir áreas altamente productivas con ciclos tróficos débilmente balanceados. Las especies ecuatoriales del segundo subtipo pueden tener las bases de sus áreas de distribución en los giros tropicales muy estrechos que consisten de las corrientes y contracorrientes de los vientos alisios. Además, las especies del primer subtipo pueden tener las bases de sus áreas de distribución en aguas neríticas-lejanas cerca de América Central y del Archipiélago Malayo. Sus áreas de expatriación se pueden situar en las corrientes de Kuroshio, de California, de Perú y, posiblemente, en el Mar de Tasmania.

Las especies ampliamente tropicales

Como si fuera regla, estas especies se distribuyen a lo largo de toda la parte tropical del Pacífico entre 40°N y 40°S, y a veces en el Subantártico. Ciertas especies ampliamente tropicales no habitan en las corrientes de California, de Perú y otras cerca de América Central. Algunas van hasta el norte, al Golfo de Alaska. Muchos copépodos, dinoflagelados y peces parecen ser ampliamente tropicales.

Las especies de la zona sur de transición (el Subantártico)

Las especies de la zona sur de transición habitan continuamente el Subantártico alrededor del continente antártico, a pesar de que algunas de ellas tienen una disyunción en el Estrecho de Drake. Las especies difieren grandemente en la posición de sus fronteras norte con las diferentes bases de las áreas de distribución. Las aguas subantárticas hospedan muchas especies endémicas, sin embargo, no hay alguna que sea endémica del Océano Pacífico. La Deriva de los Vientos del Oeste es una base del área de distribución para las especies subantárticas. También estas pueden tener la base de su área de distribución en el Mar de Tasmania, en cuyo caso la Corriente de Perú puede ser su área de expatriación. Sus áreas de distribución difieren uno del otro principalmente por la posición de sus fronteras norte.

Las especies antárticas

Todas las especies antárticas que se han investigado son circumpolares. Las bases de sus áreas de distribución están en las corrientes circulares del Océano del Sur. Las especies ampliamente antárticas se distribuyen tanto en la deriva oriental, como en la occidental. A las especies que no cruzan la Convergencia Antártica (está aproximadamente a 200 km al sur del frente polar, con temperaturas de 3 a 5°C en verano y de 1 a 2°C en invierno) hacia el sur se les denomina bajas-antárticas. Estas evitan la zona nerítica de hielo. Otras se distribuyen alrededor del continente y no van al norte más allá de la Convergencia Antártica; son denominadas altas-antárticas (neríticas de hielo). Algunas especies antárticas pueden alcanzar los 40°S en la parte media del Pacífico.

Las especies antitropicales de ambas zonas de transición

Estas especies pueden habitar la Corriente del Pacífico del Norte, la parte sur del Golfo de Alaska, la Corriente de Kuroshio, la zona de interacción de las corrientes de Kuroshio y de Oyashio, la Contracorriente del Kuroshio, la Corriente de California, el Archipiélago Malayo en el Hemisferio Norte y el Subantártico.

Las especies bipolares

Ciertas especies se distribuyen como boreales (de hecho, como anfiboreales) o ártico-boreales en el Hemisferio Norte y como antárticas en el Hemisferio Sur y se llaman bipolares.

DIVISIÓN BIOGEOGRÁFICA

Áreas de expatriación

Las especies de las masas de agua primarias. Las áreas estériles de expatriación de especies de aguas subárticas se localizan principalmente en la Corriente del Pacífico del Norte que entra al Océano Glacial Ártico a través del Estrecho de Bering y en la Corriente de California. Los giros del Oeste y de Alaska pierden cerca de 10% de su población planctónica anualmente. Las especies tropicales euribiónticas durante el periodo del monzón del sureste invaden la capa superior de las aguas subárticas en el verano, al norte de la zona de interacción de las corrientes de Kurishio, de Oyashio y de la Corriente de América del Norte, o a lo largo de la longitud 180°. Cerca de la costa americana, el área estéril de expatriación de las especies tropicales euritéricas se encuentra en el Golfo de Alaska; la de las especies estenotérmicas está en la parte

norte de la Corriente de California (Berner y Reid, 1961). En general, las especies de las masas de agua primarias tienen áreas de expatriación en regiones neutrales, a lo largo de todo el año (en las áreas que tienen corrientes divergentes) y tienen áreas de expatriación estacional en otras regiones. Las pérdidas de población a lo largo de todo el año se relacionan con el intercambio de agua de la turbulencia. Las áreas estériles de expatriación estacional se deben a fluctuaciones en las fronteras hidrológicas, de lo cual resulta la separación y la transformación de las masas del agua, a diferencia del caso de los meandros.

Las especies de masas de agua secundarias. Las especies neríticas-lejanas y ecuatoriales (que son cercanas a ellas) tienen áreas de expatriación en la Corriente de Kuroshio, en la zona de la interacción de las corrientes de Kuroshio y de Oyashio, en la Corriente del Pacífico del Norte y las corrientes de Alaska y de California. La continuación de la Corriente de California y de la corriente de los vientos alisios del norte son las áreas de expatriación para las especies neríticas-lejanas del este.

Ni la Corriente del Pacífico del Norte, ni la zona de la interacción de las corrientes de Kuroshio y de Oyashio son áreas estériles de expatriación. La separación biogeográfica de la región de la Corriente de California se debe en mayor grado a las especies neríticas-lejanas locales, que a la mezcla de la flora y fauna boreal y tropical.

La asimetría norte-sur

La asimetría norte-sur de las regiones biogeográficas en el Pacífico está incompleta, debido a la contracorriente de los vientos alisios que no sigue la latitud 0°. Además, la configuración de las masas continentales también tiene influencia. Como resultado, las zonas del Hemisferio Norte están más comprimidas latitudinalmente y los gradientes hidrológicos y biogeográficos son más agudos. La zona de transición del sur está más extendida a lo largo del meridiano que la del norte, y la superposición de las áreas de distribución de las especies de las zonas de transición es más pronunciada en el sur.

La asimetría este-oeste

En lo que se refiere al plano meridional, el Océano Pacífico es fundamentalmente asimétrico. En los trópicos, el Pacífico Este está empobrecido en cuanto a las especies oceánicas y está enriquecido de especies (del este-ecuatorial) neríticas-lejanas. Las especies occidentales-ecuatoriales son oceánicas. Mientras que en las zonas mezcladas en el Pacífico Oeste más del 50% de las especies de cuatro tipos de áreas de distribución se presentan de manera simultánea, en el Pacífico Este solamente se presentan uno o dos tipos de áreas de distribución. Las zonas más empobrecidas en

términos de la diversidad de especies están en la parte oriental de aguas centrales, en el margen izquierdo de la Corriente del Perú y en el margen derecho de la Corriente de California. La divergencia de los giros centrales y subárticos resulta en el debilitamiento de los gradientes de las características hidrológicas en el Pacífico Este, que parecen ser las más débiles en el Hemisferio Sur. En el Pacífico Oeste, los giros convergentes subtropicales y los subpolares son responsables de los gradientes hidrológicos y biogeográficos agudos, que son especialmente fuertes en el Hemisferio Norte. En la región de la Corriente del Pacífico del Norte y en el Subantártico, donde hay zonas planetarias de transición de corrientes latitudinales más o menos paralelas, la zonación es esencialmente diferente de la de aquellas áreas con las corrientes convergentes y divergentes.

Número relativo de las especies con diferentes tipos de área de distribución

Basados en las investigaciones que se mencionan anteriormente (Graham y Bronikovsky, 1944; Bieri, 1959; Bradshaw, 1959; Brinton, 1962; Tebble, 1962; Belyaeva, 1963), se ha calculado que en el Pacífico el número de algas planctónicas y de invertebrados boreales es menor por un factor de 10, que el número de aquellos que son tropicales. Aproximadamente la misma proporción es característica para los peces de la capa alta de la zona batipelágica. Las especies neríticas-lejanas constituyen cerca de un 14%, el resto son oceánicas.

Regiones biogeográficas en el Océano Pacífico abierto y su subdivisión

Ninguna de las regiones biogeográficas pelágicas se sitúa dentro del Océano Pacífico. Es posible distinguir tres subregiones biogeográficas: Ártico-Boreal, Tropical y Antártico (figura 35). Están separadas por las zonas de transición que no tienen su propio rango biogeográfico. Dentro de la Subregión Tropical, dos provincias pueden delimitarse: Bicentral (disyunta en el ecuador) y la Nerítica-Lejana-Ecuatorial, que se compone de las unidades este y oeste. En las zonas de transición, una oceánica y dos áreas neríticas-lejanas pueden distinguirse en cada una de ellas.

Conclusiones

El análisis de las áreas de distribución de las especies y de sus tipos hace posible establecer ciertas conclusiones:

1. La mayoría de las regiones biogeográficas del Océano Pacífico tienen la forma de zonas latitudinales, a pesar de que la distribución de las especies presenta características de la zonación latitudinal y circumpolar.

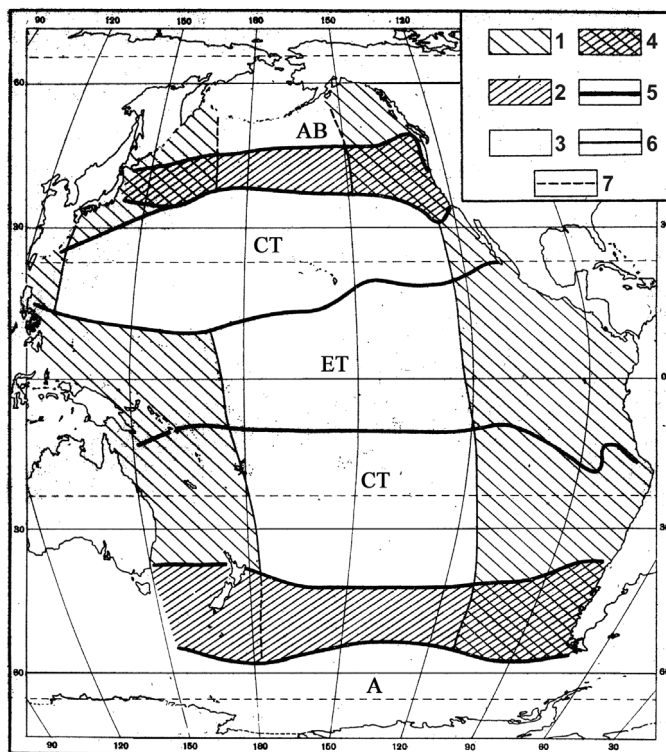


Figura 35. División biogeográfica del Océano Pacífico (Beklemishev, 1969). A – sector Pacífico de la Región Antártica; AB – parte boreal de la Subregión Pacífica de la Región Ártico-Boreal; ET – Provincia Ecuatorial del Pacífico de la Región Tropical; CT – Provincia Central del Pacífico de la Región Tropical; 1 – áreas con zonación nerítica-lejana; 2 – zonas de transición; 3 – áreas en las zonas de transición con zonación oceánica; 4 – áreas en las zonas de transición con zonación nerítica-lejana; 5 – fronteras biogeográficas; 6 – fronteras de las áreas bien delimitadas; 7 – fronteras de las áreas con delimitación escasa.

2. Las regiones biogeográficas Boreal, Tropical y Antártica, son las regiones principales; cada una de ellas se puede subdividir.
3. La zonación biogeográfica tiene un carácter distinto cerca de la costa y en el mar abierto.
4. Cerca de la costa en la región ecuatorial y en las zonas de transición es posible distinguir las regiones neríticas-lejanas.

EL OCÉANO ÍNDICO

TIPOS DE ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

LAS ESPECIES NERÍTICAS-LEJANAS

En el Océano Índico, las especies neríticas-lejanas se presentan principalmente en la parte noroeste y parcialmente cerca del noroeste de Australia y al sur de la Isla de Java. Su distribución a través del océano es un mosaico y tiene las siguientes características: (1) su ausencia en el Mar Árabe abierto; (2) su distribución en la dirección hacia fuera de la costa, con las corrientes latitudinales; (3) el 50% de sus registros se sitúan dentro de las regiones más productivas; y (4) tienen semejanzas con las especies ecuatoriales en el patrón de distribución.

LAS ESPECIES OCEÁNICAS

Las especies ecuatoriales

Las especies ecuatoriales se distribuyen en el Océano Índico con mayor amplitud que en el Pacífico. La frontera más cercana a la costa se encuentra aproximadamente 10° más al sur de su distribución. Algunas especies ecuatoriales no se presentan en el Mar Árabe ni en las partes orientales de las corrientes ecuatoriales del norte ni del sur.

Las especies ampliamente ecuatoriales

Habitan tanto en las aguas ecuatoriales como en las centrales. Pero, en general, las áreas de distribución ecuatoriales-centrales no son tan variadas como en el Pacífico.

Las especies centrales

Las especies centrales también viven en la masa central de agua, pero también habitan la parte este del Océano Índico, la Bahía de Bengala y el Mar Árabe, es decir, las áreas donde el número de las especies ecuatoriales neríticas-lejanas es reducido.

Las especies centrales periféricas

Habitan en la parte sur de las aguas centrales y algunas invaden el Subantártico y el Archipiélago Malayo.

Las especies ampliamente tropicales

Son especies tropicales euribiónticas que se distribuyen de los 40°N a los 40°S. La mitad de ellas no viven en el Mar Árabe.

Las especies de la zona sur de transición (el Subantártico)

Habitan la masa de agua subantártica. A semejanza del Pacífico, sus áreas de distribución difieren uno del otro básicamente por la posición de sus fronteras norte.

Las especies antárticas

Los registros más norteños de especies antárticas aparecen desde los 40°S y aun más lejos, cerca de la costa australiana. Algunas especies antárticas no llegan a la costa antártica. Sin embargo, en algunos casos, esto se debe a la variación estacional en su distribución.

Las especies bipolares

Las especies bipolares que se encuentran en el Océano Índico pueden habitar en el Antártico y el Subantártico.

DIVISIÓN BIOGEOGRÁFICA

Bases de las áreas de distribución

Debido al carácter temporal de las corrientes en el área al norte de los 20°S, es difícil determinar ahí las bases de las áreas de distribución. Las especies neríticas-lejanas occidentales y ecuatoriales pueden tener las bases de sus áreas de distribución en el giro ciclónico cercano al Archipiélago de los Chagos, y las especies ecuatoriales también en el giro producido por las corrientes ecuatoriales del norte y del sur. Las especies neríticas-lejanas orientales pueden tener las bases de las áreas de distribución en el Archipiélago Malayo y ser transportadas al Océano Índico con la Corriente de Timor. Debido a los cambios en la dirección del monzón, en invierno para el Hemisferio Norte, las bases de las áreas de distribución pueden situarse más al oeste en el verano y en el otoño más al este (sobre los monzones, véase Capítulo 4, Asimetría en la distribución de las zonas naturales y de antimería biológica, la zonación circumcontinental). Las especies centrales y periféricas pueden tener sus propias bases de las áreas de distribución en el giro central anticiclónico entre los 20°S y 30°S. Las

especies de la zona de transición y antárticas son circumpolares y las bases de sus áreas de distribución están de acuerdo con las corrientes circumpolares.

La asimetría norte-sur

A diferencia de los océanos Pacífico y Atlántico, en el Océano Índico no existe simetría en la distribución de las regiones biogeográficas en relación con el ecuador.

La asimetría este-oeste

La asimetría en relación al plano meridional tiene un carácter semejante a los océanos Pacífico y Atlántico. A diferencia del Pacífico, la parte este del Océano Índico no está tan empobrecida en especies planctónicas, y el 100% de sus registros alcanzan las costas orientales del océano. No existe una región ecuatorial del este que sea evitada por muchas especies oceánicas. En la Corriente de Australia Occidental no existe una región faunística específica comparable con la región de la Corriente del Perú. La más peculiar en términos de la diversidad de especies es la región cercana al sureste de África, donde se representan todos los tipos de áreas de distribución tropicales y un número de áreas de distribución transicionales. Esta región es comparable a las aguas de la Corriente de Kuroshio al sur del Japón.

Conclusiones

Las deducen las siguientes conclusiones:

1. Las regiones biogeográficas en el Océano Índico tienen, en su mayoría, la forma de las zonas latitudinales (figura 36).
2. A diferencia del Océano Pacífico, en el Índico las costas se encuentran más cercanas entre sí, los giros de las aguas ecuatoriales están seriamente deformadas y los tipos de áreas de distribución de especies planctónicas no son tan diversas.
3. Las regiones tropical y antártica son las principales, y ambas se dividen en subregiones.
4. La distribución de las especies oceánicas tiene características de zonación latitudinal y circumpolar.
5. Las áreas de distribución con el tipo de zonación oceánica son mucho más pequeñas que las del Pacífico; las áreas de tipo nerítico-lejano tienen dimensiones similares. En el Océano Índico, la zonación oceánica no ocurre, debido a la cercanía de la costa.

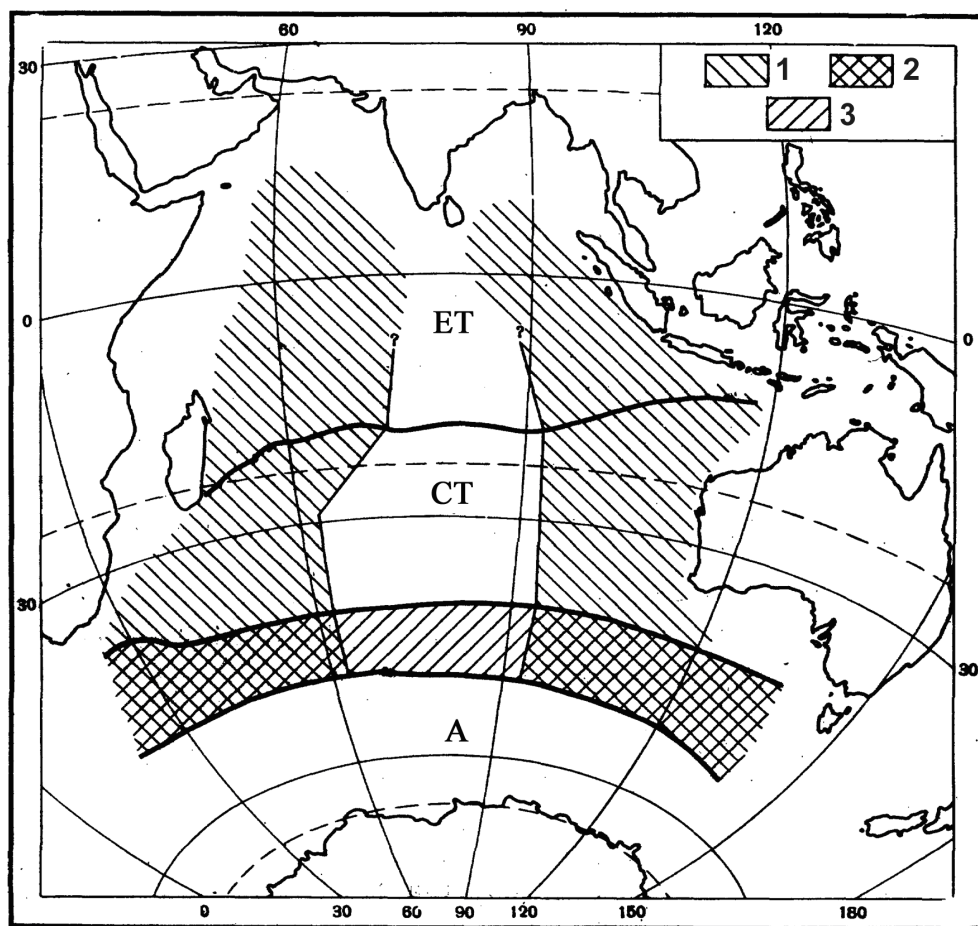


Figura 36. División biogeográfica del Océano Índico (Beklemishev, 1969). A – sector del Océano Índico de la Región Antártica; ET – Provincia Ecuatorial del Océano Índico de la Región Tropical; CT – Provincia Central de la del Océano Índico de la Región Tropical; 1 – áreas con zonación nerítica-lejana; 2 – áreas en las zonas de transición con zonación nerítica-lejana; 3 – áreas en las zonas de transición con zonación oceánica.

EL OCÉANO ATLÁNTICO

TIPOS DE ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN

LAS ESPECIES NERÍTICAS-LEJANAS

En el Atlántico existen tres categorías de especies neríticas-lejanas: (1) las especies de las regiones neutrales entre los giros subpolares y subtropicales, (2) las especies de las regiones neutrales dentro de los trópicos, y (3) las especies que habitan en ambas regiones neutrales mencionadas. La región neutral del este parece tener giros, pero no son tan importantes, ya que las bases de las áreas de distribución de las especies neríticas-lejanas se pueden situar en el Mar Mediterráneo. En el Atlántico del Norte, las bases de las áreas de distribución pueden estar en las aguas del talud continental, en las regiones tropicales de alta productividad y en la región de las Indias Oeste, así como en los giros sobre la plataforma continental de Argentina y del Banco Agulhas.

LAS ESPECIES OCEÁNICAS

Ártico-boreales

Según Beklemishev (1969), las especies ártico-boreales se puede dividir en tres categorías: (1) neríticas de hielo (más o menos estenobióticas), (2) ártico-boreales oceánicas (por la mayor parte, euribióticas), y (3) boreales oceánicas.

Las especies de la zona norte de transición

Las especies de la zona norte de transición habitan el área de la Isla de Terranova, el Golfo de Vizcaya, los mares del Norte y Mediterráneo. El plancton de la zona de transición se mezcla y se empobrece.

Las especies tropicales

Muchas especies tropicales oceánicas no invaden las zonas de transición. Extensas zonas de expatriación en las capas superficiales se sitúan en el Mar de Noruega y en el Mar de Groenlandia debido a la Corriente del Atlántico del Norte. No existe una corriente similar en el Atlántico del Sur. La salida de especies tropicales hacia latitudes altas es más pronunciada en el Atlántico que en otros océanos.

Las especies bicentrales periféricas

Tienen un 100% de los registros en el área entre 20°N y 30°N y entre 25°S y 35°S. La periferia de las aguas centrales carece prácticamente de las especies endémicas.

Las especies bicentrales

Las bases de las áreas de distribución de las especies bicentrales se encuentran en los giros subtropicales anticiclónicos. En el Hemisferio Norte el giro subtropical se divide en dos.

Las especies ecuatoriales

Tienen las bases de las áreas de distribución en los giros producidos por las corrientes del monzón y las contracorrientes. De acuerdo con la estación del año, las corrientes cambian su posición en, al menos, 5° de latitud.

Las especies de la zona sur de transición (el Subantártico)

Las bases de las áreas de distribución pueden situarse en la Deriva de los Vientos del Oeste, y sus áreas de expatriación están en las corrientes de Benguela y de las Malvinas (= Falkland).

Las especies antárticas

Las bases de las áreas de distribución se hallan sobre la Deriva de los Vientos del Oeste.

Las especies bipolares

Algunas especies que habitan el Antártico son bipolares.

LA DIVISIÓN BIOGEOGRÁFICA**Simetría norte-sur**

Tanto en el Océano Pacífico, como en el Atlántico, en el Hemisferio Sur las zonas latitudinales están mejor separadas que en el Norte donde se comprimen y se superponen (figura 37).

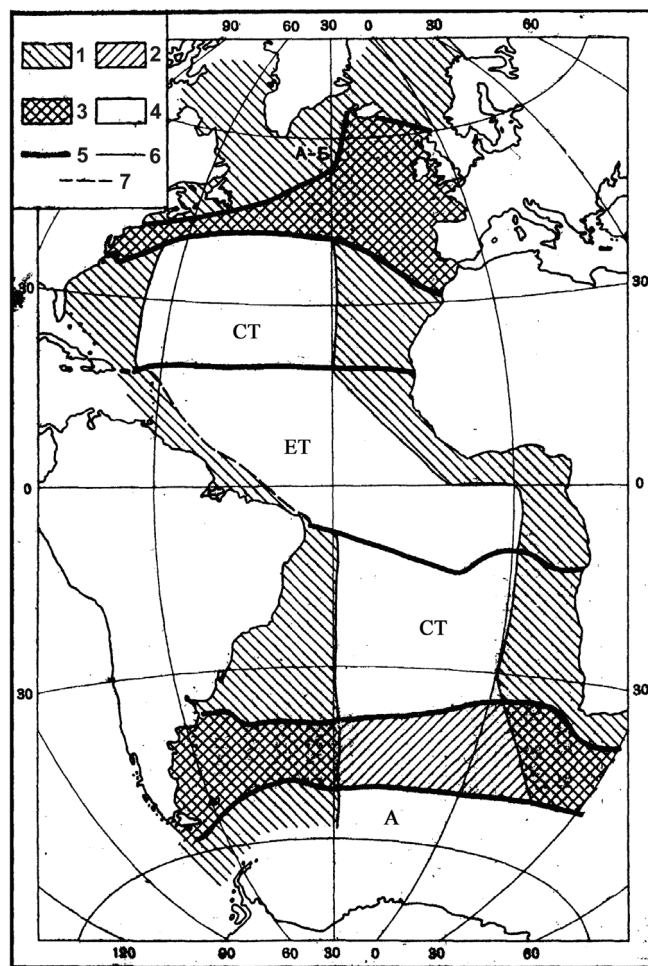


Figura 37. División biogeográfica del Océano Atlántico (Beklemishev, 1969).
 A – sector Atlántico de la Región Antártica; AB – Subregión Atlántica de la Región Ártico-Boreal; ET – Provincia Ecuatorial del Atlántico de la Región Tropical; CT – Provincia Central del Atlántico de la Región Tropical; 1 – áreas con zonación nerítica-lejana; 2 – áreas en las zonas de transición con zonación oceánica; 3 – áreas en las zonas de transición con zonación nerítica-lejana; 5 – fronteras biogeográficas; 6 – fronteras de las áreas bien delimitadas; 7 – fronteras de las áreas con delimitación escasa.

Asimetría este-oeste

En relación con el plano meridional, la asimetría del Océano Atlántico es más cercana a la del Pacífico. En el Atlántico Oeste, la mezcla de diferentes tipos de áreas de distribución de las especies planctónicas está más pronunciada que en el Atlántico Este. Las aguas de las corrientes del Golfo y de Brasil están especialmente enriquecidas en especies. Las fronteras marcadamente definidas se encuentran cerca de Uruguay y del Gran Banco de Terranova. En el Atlántico, las regiones de las corrientes de Benguela y de Canarias son peculiares en cuanto a la fauna, y en sus partes bajas se encuentran las zonas empobrecidas faunísticamente. La asimetría este-oeste del Atlántico del Norte se fortalece por la especificidad de la llamada fauna lusitaniana en su parte este (Fraser, 1961); la fauna marina lusitaniana habita en las aguas subtropicales o cálidas de la zona templada cerca de la costa europea entre el Estrecho de Gibraltar y el Canal Inglés alcanzando las costas occidentales de las Islas Británicas. Junto con el Mar Mediterráneo, esta zona constituye la Región Biogeográfica Subtropical Mediterránea-Lusitaniana (Golikov, 1985) o la Superprovincia Lusitaniana-Mediterránea, la cual es relativamente independiente de ambas regiones adyacentes, boreal y tropical, por su fauna marina (Nesis, 1982a).

EL OCÉANO GLACIAL ÁRTICO

¿Qué tan antiguo es el Océano Glacial Ártico?

En el Ártico, el régimen de agua fría posiblemente empezó hace 2.3-3.0 millones de años. Golikov (1985) considera que la región ártica es aun más joven y su edad es 1.8 millones de años. Existen datos que sugieren la existencia de una gruesa cubierta de hielo, incluso más gruesa de la que ha sido observada desde hace 4 millones de años a partir del Plioceno medio. Existe también una hipótesis sobre la alteración de las fases del océano abierto y cubierto. En promedio, la cubierta del hielo ocupa 11.08 millones de km², o el 75.4% del Océano Glacial Ártico (Zakharov, 1981). La posición de la frontera sur de la distribución de la cubierta del hielo cambia perceptiblemente con las estaciones del año (figura 38), de aproximadamente 15 millones de km² en marzo a más de 7 millones km² en septiembre (Gerland *et al.*, 2007).

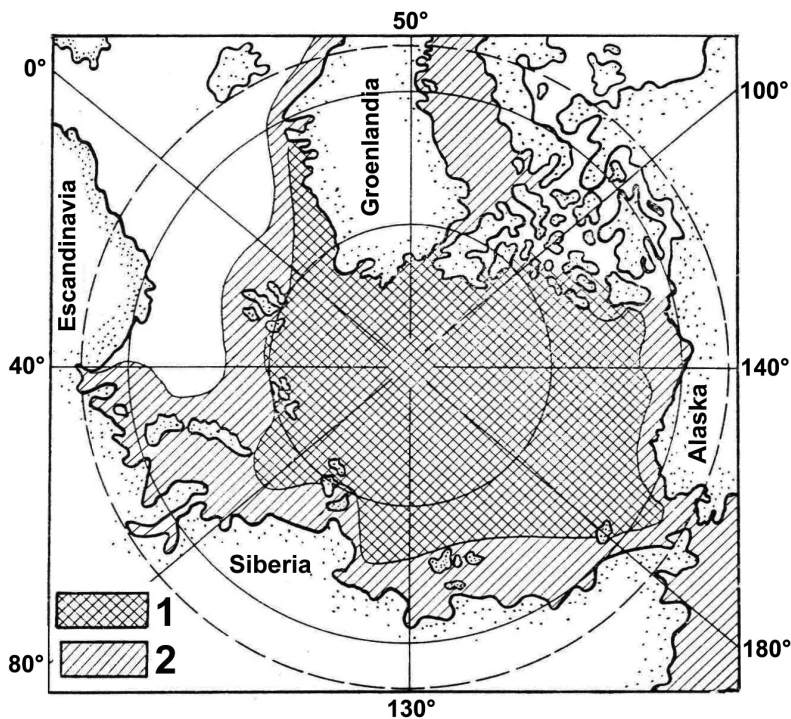


Figura 38. Distribución del hielo en el Océano Glacial Ártico:
1 – en verano; 2 – en invierno.

¿Cuándo se formaron las condiciones modernas en el Ártico?

Las condiciones modernas en el Océano Glacial Ártico se formaron hace cerca de 11.5-8 miles de años, cuando se inició el intercambio normal del agua entre los mares de Chukchi y de Bering, y cuando las aguas del Atlántico del Norte iniciaron su intrusión en la parte sur del Mar de Barents (Polyakova, 1997).

La Deriva Transártica y el giro anticiclónico

En el Océano Glacial Ártico existen dos movimientos a gran escala, uno de agua y otro de hielo: la Deriva Transártica y el Giro de Beaufort (anticiclónico). La Deriva Transártica va de la zona de la plataforma continental de los mares de Chukchi, Siberiano del Este y de Laptev, a través del Polo Norte hasta el Estrecho de Fram (entre Spitsbergen y de Groenlandia noreste). El Giro de Beaufort tiene la circulación en dirección de las manecillas del reloj, lo cual abarca la parte central de la Cuenca Ártica que comprende los mares de Lincoln y de Beaufort, y la parte norte del mar de Chukchi.

¿Qué tan endémicas son la flora y la fauna árticas?

Debido a que el Océano Glacial Ártico es relativamente joven, el grado de endemismo de los organismos árticos es bajo, a pesar de que se han encontrado números significativos de especies béntónicas endémicas. Entre los equinodermos árticos, se encontraron un 29% de especies endémicas y un 9% de géneros endémicos. Los peces árticos contienen especies endémicas en un 60% y un 47% de géneros endémicos (Ekman, 1953). No se ha registrado ninguna especie o género endémico estrictamente ártico en el fitoplancton. El endemismo de los organismos fitoplanctónicos, que se presentan en el Ártico, usualmente se refiere a la Región Ártico-Boreal en total.

¿Podría subdividirse aún más la Región Ártica en unidades biogeográficas?

Pueden distinguirse el Ártico Alto y el Ártico Bajo. La frontera entre ellos se puede ubicar en la isoterma de 0°C (Ekman, 1953). Golikov (1985) subdivide el Ártico en la Provincia Eurasiática y la Provincia Amerasiática, con la frontera cerca de las Islas de Nueva Siberia y de la cresta submarina de Lomonosov, y la Provincia Estuarina-Ártica cerca de los estuarios de los grandes ríos siberianos. Basados en la distribución del fitoplancton, es posible dividir la Región Biogeográfica Ártico-Boreal, que incluye el Ártico, en tres subregiones: Subregión Ártico Circumpolar, Subregión Atlántico-Boreal y Subregión Pacífico-Boreal (figura 39; Okolodkov, 2000). Las dos últimas

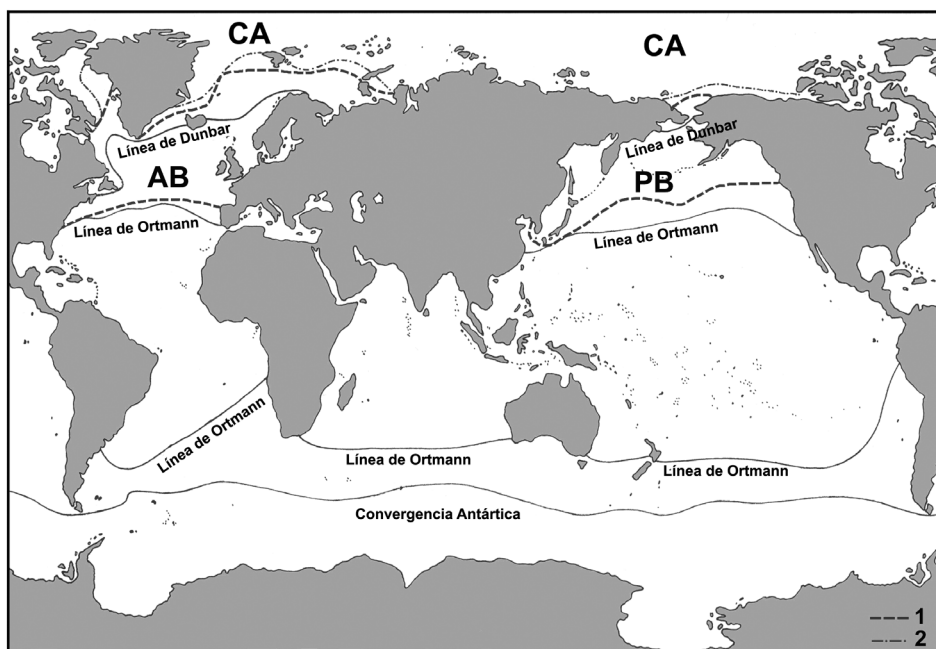


Figura 39. Esquema de la división biogeográfica del Océano Glacial Ártico y de las regiones adyacentes basado en la distribución de los dinoflagelados (Okolodkov, 2000): CA – Subregión Circumpolar Ártica; AB – Subregión Atlántico-Boreal; PB – Subregión Pacífico-Boreal (las tres subregiones componen la Región Biogeográfica Ártico-Boreal); 1 – fronteras entre las subregiones; 2 – fronteras del Norte del Subártico (Dunbar, 1986).

también incluyen las regiones templadas del Atlántico y del Pacífico. Además, se pueden diferenciar las provincias neríticas de hielo y las oceánicas (Beklemishev *et al.*, 1977). De acuerdo con la distribución de la fauna de la plataforma continental, el Océano Glacial Ártico se puede subdividir en varias provincias: la Siberiana del Oeste, la Chukchense-Canadiense, la Atlántica de Transición y la Pacífica de Transición (Nesis, 1982b). Al dividir en unidades de acuerdo a la distribución de otros grupos ecológicos o taxonómicos podrían dar como resultado otros esquemas.

¿Sólo las especies árticas habitan el Océano Glacial Ártico?

Se mencionó que, tanto el grado como el rango de endemismo de flora y fauna del Océano Glacial Ártico, no son tan altos comparados con el Antártico, y no se ha encontrado ninguna especie estrictamente ártica en el fitoplancton. El plancton unicelular consiste en diversos elementos geográficos. En el Ártico Eurasiático, un tercio del número total de especies de dinoflagelados, la cual equivale a cerca de 200, tiene una distribución tropical-boreal, que refleja la influencia mayor del Atlántico y en menor grado del Pacífico (figura 40; Okolodkov, 2000).

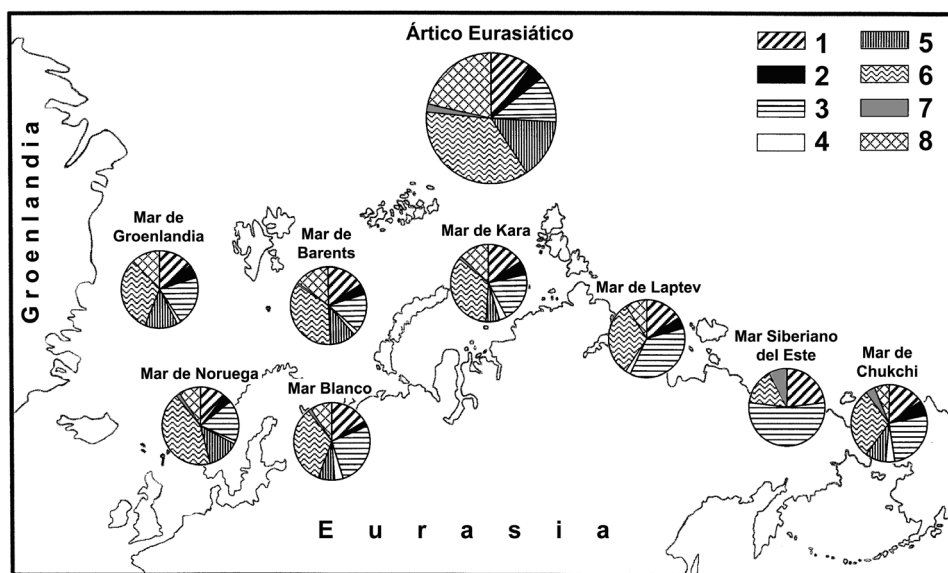


Figura 40. Proporción de los diferentes elementos geográficos entre los dinoflagelados en varios mares Eurasiáticos Árticos: 1 – ártico-boreal; 2 – bipolar; 3 – ártico-boreal-tropical; 4 – cosmopolita; 5 – boreal; 6 – tropical-boreal; 7 – antártico-tropical-boreal; 8 – una parte de especies con un tipo de área de distribución desconocida.

EL OCÉANO DEL SUR

La Deriva de los Vientos del Oeste y la Deriva de los Vientos del Este

La Deriva de los Vientos del Oeste (frecuentemente llamada la Corriente Circumpolar Antártica) es una corriente oceánica circumpolar. Es la corriente más larga y más ancha del océano del Mundo, que se mueve hacia el este. Pasa por todas las islas oceánicas templadas del Océano del Sur (= Océano Antártico), la parte sur de Sudamérica y las costas sureñas de África y de Australia. Se ramifica en corrientes que fluyen en dirección al norte cerca de estos continentes y produce las corrientes del Perú, de Benguela, de las Malvinas y las de Australia. La Deriva de los Vientos del Oeste no alcanza al continente Antártico (= la Antártida), que tiene una área de cerca de 45 millones de km² y la línea costera de 23,358 km.

Las regiones costeras de la Antártida y su franja de hielo se lavan con la Deriva de los Vientos del Este, la cual se dirige al oeste y es circumpolar. La frontera entre la Deriva de los Vientos del Oeste y la del Este fluye a lo largo de los 65°S, pero entre los 90°W y 120°W llega hasta cerca de los 70°S.

La Convergencia Antártica y la Convergencia Subtropical

La Convergencia Antártica es una zona circumpolar dentro del área de la Deriva de los Vientos del Oeste, donde el agua fría tiende a hundirse, lo que produce que la temperatura superficial se altere rápidamente con un cambio de latitud; llega a cubrir una banda de 5° de ancho de latitud. La Convergencia Antártica es una zona frontal (el frente polar del sur) que coincide con la corriente principal de la Deriva de los Vientos del Oeste. Es el frente hidrológico más fuerte del mundo. En general, durante el verano, la temperatura del agua superficial se encuentra entre 3.5-4.5°C y en invierno entre 1-2°C (Ekman, 1953). La posición de la línea de convergencia cambia poco con las estaciones del año, y, en general, se encuentra entre los 50°S y los 60°S. La Convergencia Antártica sirve como frontera norte para una gran cantidad de especies planctónicas antárticas y como frontera sur para las especies tropicales (Semina, 1979).

La Convergencia Subtropical (= Antiboreal) es otra frontera térmica. Fluye entre los 38°S y 40°S, pero no tiene contacto con las costas continentales. En su conjunto, las aguas superficiales siguen la isoterma 14-15°C en el verano y la de 10-12°C en el invierno (Ekman, 1953).

¿Qué delimita al Océano del Sur?

El Océano del Sur está delimitado de manera natural por la Convergencia Antártica. El agua superficial antártica, que se encuentra entre la Convergencia y el borde del continente es una capa fría de baja salinidad que varía en grosor desde los 100 m hasta los 250 m. Una gran parte está cubierta por un cinturón de hielo compacto que se expande y se contrae notablemente con las estaciones del año, de aproximadamente 3 millones de km² en febrero a 18 millones km² en septiembre (Gerland *et al.*, 2007).

¿Qué tan antiguo es el Océano del Sur?

Las capas de hielo de la Región Antártica podrían haberse formado tempranamente, hace unos 42 millones de años. Desde esa época la temperatura ha disminuido constantemente, hasta que alcanzó el mínimo hace cerca de los 29 millones de años. El Estrecho de Drake se abrió lo suficiente para permitir la circulación de una corriente profunda hace cerca de 22-23 millones de años. En cuanto al continente, en el pasado geológico la Antártida fue habitada por una amplia variedad de insectos (Ashworth y Kuschel, 2003), por la fauna que incluyó a los dinosaurios (Hammer y Hickerson, 1994) y por los primeros representantes de la avifauna moderna (Clarke *et al.*, 2005).

¿Qué tan endémicas son la flora y fauna antártica marina?

La fauna de la Región Antártica es relativamente antigua comparada con la del Ártico. Por lo tanto, el rango y el grado de endemismo antártico son altos. Entre los organismos planctónicos unicelulares, que, por lo general, tienen una distribución geográfica comparativamente amplia, el porcentaje de especies endémicas marinas varía entre 80% en dinoflagelados y casi 100% en ciliados Tintinnoidea (Balech, 1970). Incluso de acuerdo a información del pasado, la fauna antártica de peces contiene el 90% de especies endémicas y el 65% de los géneros endémicos (Ekman, 1953). Los equinodermos antárticos incluyen un 73% de especies endémicas y un 27% de los géneros endémicos. La mayoría de los géneros endémicos de peces y equinodermos son monotípicos (representados por una sola especie). La fauna antártica de poliquetos parece consistir aproximadamente de un 50% de especies endémicas. Los anfípodos antárticos contienen entre 70 y 75% y los isópodos antárticos contienen un 70% de especies endémicas. Entre las especies de la plataforma continental antártica los moluscos gasterópodos y bivalvos son endémicos en un 93% y 79%, respectivamente. En términos tanto de las especies como de los géneros, la fauna de la plataforma continental antártica es más independiente que cualquier otra fauna de aproximadamente las mismas dimensiones regionales (Ekman, 1953).

¿Las especies antárticas solamente viven en el Océano del Sur?

Algunas especies planctónicas antárticas pueden penetrar más allá al norte de la Convergencia Antártica debido a los meandros de la Deriva de los Vientos del Oeste. La separación de un meandro resulta en la invasión de su flora y fauna junto con las de aguas del meandro a las aguas de otro origen. El intercambio turbulento acuático transversal podría también dar lugar al arrastre de las especies a través de las corrientes fuera de sus fronteras (Semina, 1979). En el Atlántico suroeste, algunas diatomeas antárticas y bipolares se presentan cerca de los 35°S (Frenguelli y Orlando, 1959). La diatomea *Rhizosolenia simplex* Karst., se encontró cerca de la costa africana hasta llegar a los 20°S (Hart y Currie, 1960). En promedio, en el Atlántico suroeste y los océanos Índico y Pacífico, el transporte de las diatomeas antárticas se presentan hasta los 40°S (Semina, 1979). Cerca de Sudamérica, en el Atlántico, las diatomeas antárticas se transportan con las corrientes del noroeste, y cerca de Nueva Zelanda en el Pacífico con las corrientes del noreste. Las apariciones de las especies antárticas cerca de África se relacionan con la proximidad con la Deriva de los Vientos del Oeste. Las especies antárticas se transportan fuera de las bases de sus áreas de distribución con las corrientes superficiales.

¿Se podría subdividir aún más la Región Antártica en unidades biogeográficas?

De acuerdo a la distribución de los organismos pelágicos, la Región Antártica se puede dividir en dos subregiones (o subzonas) biogeográficas, el Antártico Alto y el Antártico Bajo, la última incluye el Archipiélago de las Georgias del Sur, la cual puede tener el rango de provincia o distrito y no es una entidad biogeográfica independiente (Ekman, 1953). En cuanto a la fauna de la plataforma continental, la Subregión del Antártico Alto se puede dividir en (1) la Provincia Antártica del Oeste (Antártica-Andina) que en su centro tiene el Mar de Weddell, (2) la Tierra de Graham (= Tierra de San Martín) y las islas adyacentes, y (3) la Provincia Antártica del Este (Antártica-Gondwánica) con su centro en el Mar de Ross (Ekman, 1953; Nesis, 1982b). Sin embargo, debido a la ininterrumpida comunicación entre las dos provincias, son pequeñas las diferencias encontradas entre sus faunas. Knox (1960) propuso la división del litoral de la región antártica, y su esquema no considera al bentos del mar profundo. Hedgpeth (1970) prefiere dividir el Océano del Sur en la Región Antártica, con dos subdivisiones principales, el Antártico Alto y el Antártico “del Oeste” que incluye la Península Antártica y el Arco de Scotia (los archipiélagos Georgias del Sur, Órcadas del Sur, Sandwich del Sur, Shetland del Sur y algunas islas aisladas), y la Región Subantártica, una zona oceánica amplia entre la Convergencia Subtropical y la Convergencia Antártica y las aguas someras del punto más sureño del Sudamérica.

ZONACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LOS OCÉANOS

COMENTARIOS METODOLÓGICOS

Principios de la división biogeográfica de las masas de agua

Se pueden distinguir claramente tres principios en la división biogeográfica (interpretando a Nesis (1982b) quien refiere a la división zoogeográfica): (1) florístico-faunístico, (2) zonal-geográfico, o latitudinal-zonal, y (3) tipológica. En el primer caso, se distingue en el área del estudio un grupo de complejos geográficos y se establecen las fronteras de las áreas de distribución. En el segundo caso, adicionalmente se determina el lugar de los complejos geográficos en el sistema de las zonas latitudinales del océano. Los dos principios se pueden basar en dos métodos distintos de división, uno basado en la distribución de las especies y otro de los paisajes y biocenosis. El primer método se basa en la presencia o la ausencia de la especie en cualquier área dada independientemente en su abundancia. El segundo método implica la distinción de las comunidades en la base de las características cuantitativas tales como la biomasa, la abundancia, la frecuencia o su combinación en la forma de índices. Sin embargo, el área de distribución permanece como la base de la división florística y faunística, o zonal-latitudinal. Las diferencias entre las unidades biogeográficas disminuirán de las aguas templadas en dirección a los polos y al ecuador, donde las condiciones ambientales son más estables.

Un método de división biogeográfica

Entre los diversos métodos para la división biogeográfica del océano, se recomienda el siguiente (Beklemishev, 1969):

1. Las áreas de distribución de las especies individuales se ubican en un mapa sin considerar las diferencias en su abundancia en las distintas partes de sus áreas de distribución y sin considerar las características abióticas.
2. Las áreas de distribución que son similares en forma y posición geográfica se agrupan. La tipificación de las áreas de distribución se puede hacer utilizando el método de concentración de sus fronteras (Drude, 1890; Pasillo, 1964; Valentine, 1966; Semenov, 1972, 1978; Hayden y Dolan, 1976). Se hace notar que un área de distribución se puede asignar a diferentes tipos en diferentes océanos (*e.g.*, podría ser central en el Pacífico y en el Atlántico pero ecuatorial o ampliamente ecuatorial en el Océano Índico).

3. Todas las áreas de distribución se dibujan en el mismo mapa. Se colocan tres líneas en el mapa: (1) la línea después de la cual una especie dada no se ha encontrado (fronteras de 0%); (2) la línea a ambos lados de la cual pasa el número igual de fronteras de las áreas de distribución (fronteras de 50%); (3) la línea dentro de la cual se encuentran las especies del mismo tipo (fronteras de 100%).

El procedimiento permite distinguir entre las diferentes regiones biogeográficas y las zonas de transición. Debe tenerse presente, que un bajo rango de endemismo en el pelagial, hace que no sea tan importante la consideración de la distribución de taxones arriba de nivel de especie y a veces de nivel genérico, y la comparación de los rangos de endemismo.

La deficiencia en el conocimiento de la biogeografía se observa especialmente en relación a la naturaleza de las fronteras bióticas; los problemas relacionados con varias aproximaciones para entenderla y realizar las fronteras biogeográficas son discutidos en detalle por Mironov (2004) y I. A. Jirkov (2004). Para definir las fronteras de los complejos bióticos de todos lados, es necesario realizar el análisis corológico (= de las áreas de distribución de especies) de tres tipos: vertical, meridional y latitudinal (Mironov, 2004). En este caso, el análisis de las causas y consecuencias que incluye a los centros de especiación, grupos de especies del origen común, relaciones genéticas, coincidencia de las áreas actuales y potenciales de distribución, periodo relativamente estable de existencia, principales requerimientos ecológicos compartidos entre las especies, etc., se quedan fuera de esta consideración.

En un futuro, será posible distinguir los tipos de áreas de distribución con base en la biogeografía causal, usando no tanto sus formas pero sí los mecanismos que determinan los patrones de distribución, sin embargo, en el presente la ciencia no está tan desarrollada para que esto sea posible (Van der Spoel y Heyman, 1983). No está claro si hay que separar las distribuciones epipelágicas, mesopelágicas y batipelágicas cuando estas tienen el mismo patron de distribución horizontal, porque los factores que determinan los patrones batipelágicos son diferentes de los que definen la distribución en el epipelagial y el mesopelagial.

La necesidad de utilizar tantos taxones como es posible

Si utilizar un grupo taxonómico que no tiene endémicos en ninguna de las regiones biogeográficas, no se considerará la diversidad de las áreas de distribución, y la división biogeográfica del océano será errónea. Por ello es necesario utilizar tantos taxones como sea posible.

La necesidad de usar el mayor número de áreas de distribución

Para distinguir los tipos de las áreas de distribución, tantas áreas de distribución como sea posible deberían ser utilizadas incluso al analizar los datos sobre la distribución de un grupo taxonómico.

La necesidad de analizar la información de tantos monitoreos como es posible

Para tomar en cuenta la variabilidad de la posición de las fronteras de las áreas de distribución de especies, deberá utilizarse la información obtenida durante varios años y durante estaciones del año distintas.

La necesidad de detectar áreas estériles de expatriación en áreas de distribución de las especies

Generalmente se desconocen, incluso en especies bien estudiadas, las áreas estériles de expatriación, las cuales en sentido estricto, no constituyen áreas de distribución de las especies (véase Capítulo 6, La estructura funcional del área de distribución). Esto da la impresión de que las áreas de distribución de las especies son más grandes de lo que en realidad son, y dificulta la división biogeográfica del océano.

El uso de las fronteras de las áreas de distribución

Después de determinar los tipos de las áreas de distribución y de ubicarlos en mapa, las fronteras de 50% de todos los mapas se pueden usar para la división biogeográfica. Cuando se analizan floras o faunas mezcladas, se recomienda utilizar las fronteras de 0%.

La evaluación del rango biogeográfico

Después de describir los tipos de las áreas de distribución, la posición y la simetría de las regiones biogeográficas, uno puede intentar determinar su rango biogeográfico, basado sobre todo en el número de las especies agrupadas entre ciertos tipos de áreas de distribución, el rango y el grado de endemismo. El carácter mixto de una flora o fauna es indicativo para las zonas de transición.

Otras comparaciones

Solamente después de completar la división biogeográfica basada exclusivamente en áreas de distribución de especies pueden hacerse otras comparaciones. Para obtener inferencias ecológicas, paleogeográficas o cualesquiera otras, se pueden hacer comparaciones con las condiciones abióticas, la historia geológica o la distribución de organismos en el pasado.

REGIONES BIOGEOGRÁFICAS DE LOS OCÉANOS

¿Cómo podrán diferenciarse regiones biogeográficas de los océanos?

El esquema que incluye nueve regiones biogeográficas mayores es aceptado más ampliamente (figura 41). Hay cuatro regiones en pares en los dos hemisferios: la Polar (Ártico y Antártico), la Subpolar (Subártico y Subantártico), la de Transición y Subtropical, así como la Región Ecuatorial. Como se mencionó, Beklemishev (1969) considera que las regiones de transición no tienen su propio rango biogeográfico definido. Por otra parte, los patrones de flora y fauna permiten el reconocimiento de un número de regiones mayor a nueve. Longhurst (1995), quien proponía la biogeografía ecológica, presentó un sistema para dividir el océano en cuatro dominios ecológicos y cerca de 50 provincias biogeoquímicas con base en el crecimiento del fitoplancton. Los dominios primarios (Polares, de los Vientos del Oeste, de los Vientos Alisios y Costeros) se distinguen fundamentalmente por los procesos que controlan la estratificación y el suministro de nutrientes a la zona fótica del océano (Longhurst, 1995). Posteriormente, en vez de sus cuatro dominios, Longhurst (1998) distinguió 12 biomas que abarcaban 51 provincias. Existe una diferencia marcada en los patrones de distribución entre fitoplancton y zooplancton principalmente debido al hecho de que los nutrientes influyen el desarrollo del fitoplancton directamente y afectan al zooplancton indirectamente (Van der Spoel y Heyman, 1983).

¿Cuántas regiones biogeográficas basadas en la distribución del fitoplancton pueden distinguirse?

Las marcadas diferencias entre los tipos de distribución ártico-boreal, antártico, tropical y bipolar permiten distinguir tres regiones biogeográficas: la Ártico-Boreal, la Tropical, y la Antártica (Semina, 1974). Sin embargo, es posible que el Atlántico y el Indo-Pacífico representen regiones separadas, por lo menos en las zonas tropicales (Margalef, 1961). En general, las regiones que se han llegado a distinguir corresponden bien con las masas del agua de Sverdrup *et al.* (1942).

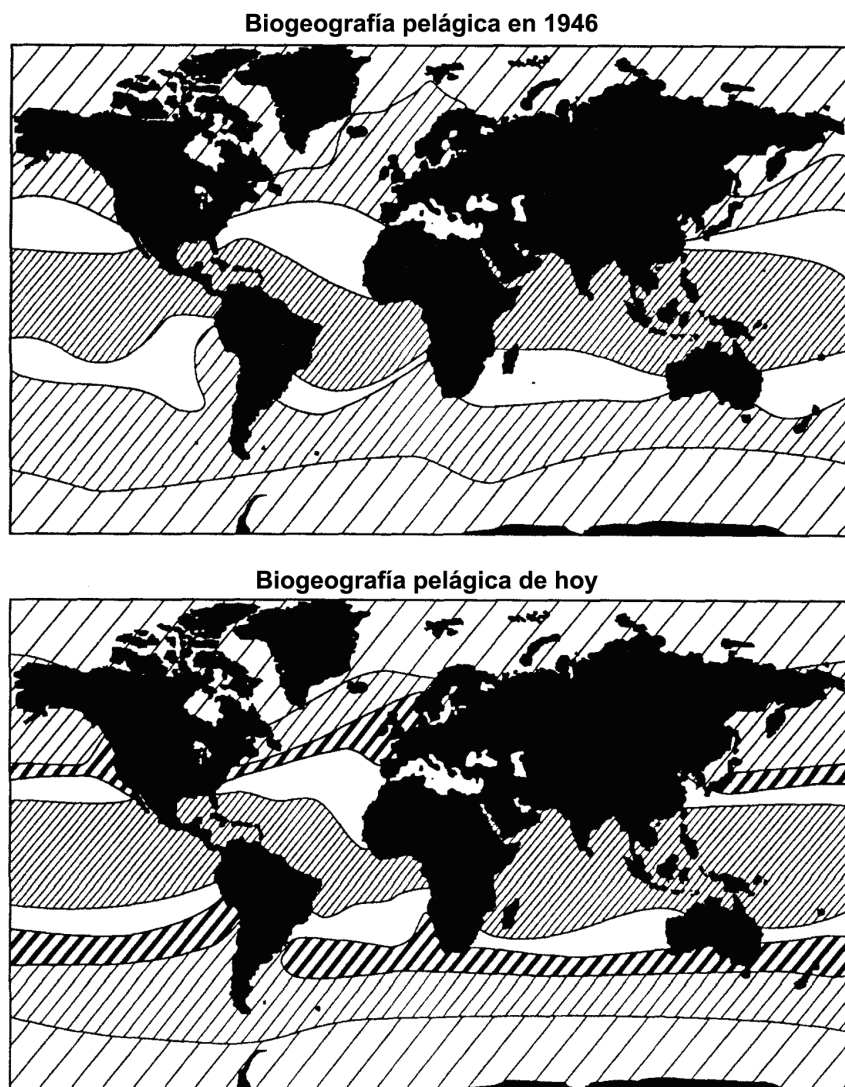


Figura 41. División biogeográfica del Océano Mundial publicada en 1946 (Bobrinsky *et al.*, 1946), comparada con el esquema generalizado que se usa en el presente (varias fuentes; Boltovskoy, 1995).

Las líneas biogeográficas más importantes

Entre las fronteras biogeográficas más importantes del mundo se pueden distinguir al menos cuatro que se llaman en honor de sus autores. Estas son los límites biogeográficos que separan regiones florística y faunísticamente muy diferenciadas, dos líneas son terrestres y dos marinas. (1) La línea de Wallace pasa entre las islas de la Sonda, Nueva Guinea y las Celebes por un lado, y Java, Borneo y Filipinas por otro (Simpson, 1977). (2) La línea de Gressitt marca las diferencias pronunciadas en la biota entre la Península Antártica y el resto de la Antártida continental (Chown y Convey, 2006, 2007; Peat *et al.*, 2007). (3) La línea de Ortmann (1896) corresponde aproximadamente a la isoterma de 15°C en las aguas superficiales de los hemisferios Norte y Sur y delimita la Región Tropical. (4) La línea de Dunbar (1951, 1953, 1968, 1979, 1985, 1986) corresponde aproximadamente con la isoterma de 5°C en las aguas superficiales en el Hemisferio Norte y marca el límite norteño de la zona templada (= boreal). Al mismo tiempo, la línea de Dunbar es el límite sureño del Subártico marino, que fue definido como “las áreas en donde se mezclan las aguas del origen ártico y no ártico (atlántico o pacífico)” (Dunbar, 1986).

HOMOLOGÍA DE LAS REGIONES BIOGEOGRÁFICAS

Razones para homología de las regiones

Casi todos los desacuerdos sobre homología de las regiones están relacionados con la homología de las regiones templadas y polares. Algunos autores consideran los siguientes pares de homologías: Ártico – Antártico, Subártico – Subantártico, zona templada norte – zona templada sur, zona central norte – zona central sur (Brodsky, 1960; Brinton, 1962; Johnson y Brinton, 1963). Otros autores consideran otros pares de homologías: Ártico – Antártico Alto, zona boreal – Antártico Bajo, zonas de transición en las corrientes del Pacífico del Norte y del Atlántico del Norte – zona de transición en el Subantártico (Beklemishev, 1961, 1969; Kashkin, 1963). El segundo punto de vista parece ser más sustancial. Primero, el Subantártico y la zona de transición norte son las zonas de mezcla de especies tropicales y subpolares. Segundo, entre los grupos taxonómicos mayores, tales como diatomeas, dinoflagelados, cocolitóforidos, medusas, poliquetos pelágicos, anfípodos, y copépodos, no hay muchas especies que habitan ambas zonas de transición (Graham y Bronikovsky, 1944; Hustedt, 1958; Kramp, 1958; Hasle, 1960; Tanaka, 1960; Tebble, 1960; Vinogradov, 1962). La homología del Ártico y del Antártico Alto, la cual está localizada al sur de la Convergencia Antártica, está provista por especies bipolares comunes. Los datos sobre los eufásidos y peces comprueban la homología de la zona boreal y del Antártico Bajo (Andriashev, 1964; Lomakina, 1964).

Asimetría en la posición de regiones homólogas

En el Hemisferio Norte, las zonas de transición y periféricas son latitudinalmente comprimidas y superpuestas a mayor medida que en el Hemisferio Sur. Las condiciones medioambientales en las zonas ecuatoriales del Océano Índico son intermedias entre las condiciones en las provincias ecuatoriales y centrales del Pacífico, y esto se debe a que las zonas ecuatoriales en ambos océanos no son estrictamente homólogas (Beklemishev, 1969).

Homología de las zonas biogeográficas entre los océanos

En el Hemisferio Sur, el Antártico, las zonas periféricas de transición y sureñas de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico son circumpolares y homólogas una con otra. Las regiones centrales y ecuatoriales de los tres océanos son también homólogas, aún si se considera la peculiaridad de la Provincia Ecuatorial del Océano Índico.

Asimetría en la posición de las fronteras biogeográficas

Las fronteras biogeográficas son asimétricas con respecto al plano meridional debido a: (1) las zonas de transición de las corrientes del Perú, de California, de Benguela y de las Canarias (para las principales corrientes oceánicas véase figura 15); (2) el hecho de que en las partes occidentales de los océanos existen más especies en las zonas de frontera entre las regiones y las provincias, que en las áreas mismas, y que se encuentran menos especies en las zonas de frontera en las partes orientales de los océanos.

CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES DE LA DIVISIÓN BIOGEOGRÁFICA DE GRAN ESCALA DE LOS OCÉANOS

Sin considerar las zonas neríticas, la Región Antártica no tiene más subdivisiones (aunque a veces reconocen el Antártico Alto y el Antártico Bajo, además, se puede distinguir la Región Subantártica). La Región Ártico-Boreal se divide en dos subregiones, Atlántico y Pacífico, ésta región abarca las zonas norte y sur, o se divide en tres subregiones incluyendo el Ártico circumpolar. La Región Tropical se divide en las subregiones del Pacífico, Atlántico e Índico. Cada una de ellas tiene dos provincias, central y ecuatorial. Las provincias centrales del Pacífico y del Atlántico son antitropicales; la Provincia Ecuatorial las divide en dos. Éstas a su vez se pueden dividir en otras partes con menores diferencias faunísticas entre ellas. En el océano abierto, estas partes son más o menos latitudinales. Más cerca de las costas, en las

áreas nerfíticas-lejanas, las fronteras latitudinales se dividen, divergen y se cruzan entre ellas. Consecuentemente, un mosaico de partes emerge a lo largo de todos los continentes. Las fronteras entre partes son más o menos meridionales, y cortan los meridianos por varios ángulos. Las partes se pueden también encontrar en la Provincia Ecuatorial. Las partes de las provincias centrales difieren entre los hemisferios Norte y Sur, los del norte están traslapados. En la Provincia Central del Océano Índico se encuentra una menor cantidad de parte de provincias que en los otros dos océanos, ya que las especies ecuatoriales en el Océano Índico tienen los tipos de áreas de distribución menos diversas. La mayoría de las divisiones biogeográficas contienen las provincias no traslapadas, sin embargo, hay esquemas con las provincias traslapadas (*e.g.*, la de Goll, 1976), lo que no es práctico cuando es necesario definir los biotopos (Van der Spoel y Heyman, 1983). Los cambios en las condiciones físico-químicas hacen difícil la división física, biológica o biogeográfica de los océanos.

Literatura citada

- Andriashev, A. P., 1964. Review of the fish fauna of the Antarctic. I. Family Myctophidae. p. 335-386. *In*: A. P. Andriashev, y P. V. Ushakov (eds.), Investigations of the fauna of the sea 2(10), Results of biological investigations of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958) 2, Moscow, Leningrad (en ruso).
- Ashworth, A. C., y G. Kuschel, 2003. Fossil weevils (Coleoptera: Curculionidae) from latitude 85°S Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 191: 191-202.
- Balech, E., 1970. The distribution and endemism of some Antarctic microplankters. p. 143-147. *In*: M. W. Holdgate (ed.), Antarctic ecology, London, NY.
- Banase, K., 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in Oceanography*, 2: 56-125.
- Beklemishev, C. W., 1961a. On spatial structure of planktonic communities in relation to the type of oceanic circulation. *Oceanology (USSR)*, 1(6): 1059-1072 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1961b. Zooplankton of the northwestern Pacific Ocean in the winter of 1958-59. *Transactions of the Institute of Oceanology, USSR Academy of Sciences*, 45: 142-171 (en ruso).
- Beklemishev, C. W., 1969. Ecology and biogeography of the open ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Belyaeva, T. V., 1963. Composition and distribution of diatoms in the surface sediment layer in the Pacific Ocean. *Oceanology (USSR)*, 3(4): 684-696 (en ruso).
- Berner, E. D., y J. L. Reid, 1961. On the response to changing temperature of the temperature limited plankter, *Doliolum denticulatum* Quoy and Gaimard 1835. *Limnology and Oceanography*, 6(2): 205-215.
- Bieri, R., 1959. The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnology and Oceanography*, 4(1): 1-28.
- Bobrinskiy, N. A., L. A. Zenkevich, y Y. A. Birstein, 1946. Geography of plants, Sovetskaya Nauka, Moscow (en ruso).
- Boltovskoy, D., 1995. Pelagic biogeography: background, gaps and trends. p. 53-64. *In*: A. C. Pierrot-Bults, y S. Van der Spoel (eds.), Pelagic Biogeography ICoPB II. Proceedings of the 2nd International Conference. Final report of SCOR/IOC working group 93 Pelagic Biogeography, Noordwijkerhout, The Netherlands, 9 July - 14 July 1995, Intergovernmental Oceanographic Commission Workshop Report 142.

- Bradshaw, J. S., 1959. Ecology of living planktonic Foraminifera in the North and Equatorial Pacific Ocean. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 10(2): 25-64.
- Brinton, E., 1962. The distribution of euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 8(2): 51-270.
- Brodsky, K. A., 1960. Zoogeographic zones in the southern Pacific Ocean and bipolar distribution of some Calanoida. *Proceedings of the Oceanographic Commission of the USSR Academy of Sciences*, 10(4): 8-13 (en ruso).
- Brodsky, K. A., 1964. Distribution and some morphological peculiarities of Antarctic species of the genus *Calanus* (Copepoda). p. 189-251. In: A. P. Andriashev, y P. V. Ushakov (eds.), *Investigations on the fauna of the seas 2(10)*, Results of biological studies of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958) 2, Moscow, Leningrad (en ruso).
- Brodsky, K. A., K. K. Markov, y V. I. Shilnikov, 1959. Zonality of temperate and high latitudes of the Southern Hemisphere. *Nature (USSR)*, 7: 19-26 (en ruso).
- Chown, S. L., y P. Convey, 2006. Biogeography. p. 55-69. In: D. M. Bergstrom, P. Convey, y A. H. L. Huiskes (eds.), *Trends in Antarctic terrestrial and limnetic ecosystems. Antarctica as a global indicator*, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Chown, S. L., y P. Convey, 2007. Spatial and temporal variability across life's hierarchies in the terrestrial Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 362: 2307-2331.
- Clarke, J. A., C. P. Tambussi, J. I. Norriega, G. M. Ericsson, y R. A. Ketcham, 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, 433: 305-308.
- Drude, O., 1890. *Handbuch der Pflanzengeographie*, Engelhorn, Stuttgart.
- Dunbar, M. J., 1951. Eastern Arctic waters. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 88: 1-31.
- Dunbar, M. J., 1953. Arctic and Subarctic immediate problems. *Arctic*, 6: 75-90.
- Dunbar, M. J., 1968. *Ecological development in polar regions. A study in evolution*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliff, NJ.
- Dunbar, M. J., 1979. The relation between the oceans. p. 112-125. In: S. Van der Spoel, y A. C. Pierrot-Bults (eds.), *Zoogeography and diversity of plankton*, Bunge.
- Dunbar, M. J., 1985. The Arctic marine ecosystem. p. 1-35. In: S. Van der Spoel, y A. C. Pierrot-Bults (eds.), *Zoogeography and diversity of plankton*, Bunge, Utrecht.

- Dunbar, M. J., 1986. Arctic marine ecosystems. *Oceanus*, 29(1): 36-40.
- Ekman, S., 1953. Zoogeography of the sea, Sidgwick & Jackson, London.
- Fraser, J. H., 1961. The oceanic and bathypelagic plankton of the North-East Atlantic and its possible significance to fisheries. *Department of Agriculture and Fisheries for Scotland - Marine Research Series*, 4: 3-48.
- Frenguelli, J., y H. A. Orlando, 1959. Operación Merluza. Diatomeas y silicoflagelados del plankton del "VI Crucero", Secretaría de Marina/Servicio de Hidrografía Naval, Publ. H. 619: 1-62.
- Gerland, S., T. Bracegirdle, E. Carmack, H. Hop, G. K. Hovelsrud, K. Kovacs, C. Lydersen, D. K. Perovich, J. Richter-Menge, S. Rybråten, H. Strøm, y J. Turner, 2007. Ice in the sea. p. 63-96. *In*: Global outlook for ice and snow, United Nations Environmental Programme, UNEP/GRID-Arendal, Birkeland Trykkeri A/S, Birkeland, Norway.
- Golikov, A. N., 1985. Zonations and organismic assemblages: comments on the comprehensive review by Pérès (1982). *Marine Ecology*, 23: 203-206.
- Goll, R. H., 1976. Morphological intergradation between modern populations of *Lophospyris* and *Phormospyris* (Trissocyclidae, Radiolaria). *Micropalaentology*, 22(4): 379-418.
- Graham, H. W., y N. Bronikovsky, 1944. The genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic oceans. Scientific results of cruise VII of the Carnegie during 1928-1929 under command of captain J. P. Ault, Washington, DC.
- Hall, C. A., 1964. Shallow-water marine climates and molluscan provinces. *Ecology*, 45(2): 226-234.
- Hammer, W. R., y W. J. Hickerson, 1994. A crested theropod dinosaur from Antarctica. *Science*, 264: 828-830.
- Hart, T. J., y R. I. Currie, 1960. The Benguela Current. *Discovery Reports*, 31: 123-298.
- Hasle, G. R., 1960. Plankton coccolithophorids from the Subantarctic and Equatorial Pacific. *Nytt Magasin for Botanikk*, 8 : 53-75.
- Hayden, B. P., y R. Dolan, 1976. Coastal marine fauna and marine climates of the Americas. *Journal of Biogeography* 3(1): 71-81.
- Hubbs, C. L., 1952. Antitropical distribution of fishes and other organisms. *Proceedings of the Seventh Pacific Science Congress*, 3: 324-329.
- Hustedt, F., 1958. Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Antarktischen Expedition 1938-1939*, 2(3): 103-191.

- Jirkov, I. A., 2004. About a technique of realization of the biogeographical boundaries. p. 98-111. *In*: A. I. Kafanov (ed.), General problems in marine biogeography: in memory of the Academician O. G. Kusakin, Dalnauka, Vladivostok (en ruso).
- Johnson, M. W., y E. Brinton, 1963. Biological species, water masses and currents in the sea. p. 381-414. *In*: M. N. Hill (ed.), The sea - Ideas and observations on progress in the study of the seas, vol. 2, The composition of sea-water and comparative and descriptive oceanography, John Wiley and Sons Inc., NY.
- Kashkin, N. I., 1963. Materials on the ecology of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim, 1893 (Chrysophyceae). *Oceanology (USSR)*, 3(4): 697-705 (en ruso).
- Kramp, P. L., 1959. The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana-Report*, 46: 1-283.
- Lomakina, N. B., 1964. The fauna of euphausiids (Euphausiaceae) of the Antarctic and Notal regions. p. 254-334. *In*: A. P. Andriashev, y P. V. Ushakov (eds.), Investigations on the fauna of the seas 2(10), Results of biological studies of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958) 2, Moscow, Leningrad (en ruso).
- Longhurst, A., 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography*, 36: 77-167.
- Longhurst, A., 1998. Ecological geography of the sea, Acad. Press, San Diego.
- Margalef, R., 1961. Communication of structure in planktonic populations. *Limnology and Oceanography*, 6(2): 124-128.
- Nesis, K. N., 1982a. Zoogeographical position of the Mediterranean Sea. p. 270-299. *In*: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Nesis, K. N., 1982b. Zoogeography of the World Ocean: comparison of zonality of the pelagial and or the regional division of shelf. p. 114-1334. *In*: O. G. Kusakin (ed.), Marine biogeography, Nauka, Moscow (en ruso).
- Okolodkov, Y. B., 2000. Dinoflagellates (Dinophyceae) of the Eurasian Arctic seas, DSc Thesis, St. Petersburg (en ruso).
- Ortmann, A., 1896. Grundzüge den marinen Tiergeographie, G. Fisher, Jena.
- Peat, H. J., A. Clarke, y P. Convey, 2007. Diversity and biogeography of the Antarctic flora. *Journal of Biogeography*, 34(1): 132-146.
- Polyakova, E. I., 1997. Arctic Eurasian seas in the Late Cenozoic, Moscow (en ruso).
- Semenov, V. N., 1972. Types of ranges of invertebrates and biogeography of South-American temperate waters. *Transactions of VNIRO (USSR)*, 77: 120-152 (en ruso).

- Semenov, V. N., 1978. Chorology of the benthos of the South-American shelf in relation to the distribution of coastal water masses. *Oceanology (USSR)*, 18(1): 118-136 (en ruso).
- Semina, H. J., 1974. Phytoplankton of the Pacific Ocean, Nauka, Moscow (en ruso).
- Semina, H. J., 1979. The geography of plankton diatoms of the Southern Ocean. *Beihefte zur Nova Hedwigia*, 64: 341-356, pl. 1, 2.
- Simpson, G. G., 1977. Too many lines; the limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 121(2): 107-120.
- Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, y R. H. Fleming, 1942. The oceans: their physics, chemistry and general biology, Prentice-Hall, NY.
- Tanaka, O., 1960. Pelagic Copepoda. *Special Publication Series Seto Marine Biological Laboratory, Biological Results of the Japanese Antarctic Research Expedition*, 10: 3-95.
- Tebble, N., 1960. The distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. *Discovery Reports*, 30: 161-300.
- Tebble, N., 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology, 7(9): 371-492.
- Valentine, J. W., 1966. Numerical analysis of marine molluscan ranges of the extra-tropical Northeastern Pacific shelf. *Limnology and Oceanography*, 11(2): 198-211.
- Vinogradov, M. E., 1962. Hyperiid (Amphipoda, Hyperiidea) collected by the Soviet Antarctic Expedition on board "Ob" south of 40°S. p. 5-35. In: A. P. Andria-shev, y P. V. Ushakov (eds.), *Investigations on the fauna of the seas 1(9), Results of biological studies of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958) 2*, Moscow, Leningrad (en ruso).
- Zakharov, V. F., 1981. Arctic ice and modern nature processes, Gidrometeoizdat, Leningrad (en ruso).
- Zenkevich, L. A., 1947. The seas of the USSR, vol. 2, Fauna and biological production of the sea, Sovetskaya nauka, Moscow (en ruso).

GLOSARIO

Abisal (llanura abisal, planicie abisal) – abyssal (en inglés). Zona extensa y plana del fondo oceánico entre 3 500 m y 6 000 m de profundidad, que ocupa más de 70% de la superficie oceánica.

Abisopelagial (zona abisopelágica) – abyssopelagial. Zona pelágica que corresponde a la llanura abisal.

Aclimatación (aclimatización) – acclimatization. Transporte intencional de los organismos a un lugar nuevo; adaptación a los cambios del medio ambiente.

Aguas dicotermiales – dichothermal waters. Aguas de baja temperatura localizadas en la zona del Pacífico Norte (generalmente en el Mar de Bering) durante el invierno.

Albedo – albedo. Cantidad de radiación que se refleja de radiación incidente sobre cualquier superficie. Se expresa en porcentaje. Por ejemplo en la Tierra el albedo promedio es 30-32% de la radiación que proviene del Sol. Es producido por la capacidad de reflexión (reflectividad) de cualquier superficie.

Alóctono (no indígena, exótico) – allochthonous. Organismo de origen externo a un área dada, introducido con o sin intención en una región nueva, en donde éste no vivía previamente.

Anfiamericano – amphi-American. Taxón distribuido en las aguas costeras al este y oeste de América dentro de la misma zona biogeográfica, geográfica o climática.

Anfiboreal – amphiboreal. Taxón distribuido discontinuamente en la zona templada en el Atlántico y el Pacífico del Hemisferio Norte.

Anfioceánico – amphi-oceanic. Taxón distribuido en dos océanos de la misma zona biogeográfica, geográfica o climática.

Anticiclón – anticyclone. Zona de alta presión barométrica (atmosférica). En el Hemisferio Norte, las capas de aire giran alrededor de un centro en la misma dirección que las agujas del reloj, en el Hemisferio Sur giran en sentido contrario.

Antimería biológica – biological antimery. Asimetría en la distribución cualitativa y cuantitativa de la vida relacionada con cambios latitudinales o longitudinales y con la distribución de las zonas naturales.

Área de distribución – range of distribution. Espacio geográfico ocupado por un taxón. Un área de distribución puede dividirse en: base de área, área de reproducción, área no estéril de expatriación y área estéril de expatriación.

Área de reproducción – reproduction area. Parte de un área de distribución de una especie en donde la reproducción puede ocurrir con tal intensidad que la población puede mantenerse sin flujo de individuos de otras partes (Ekman, 1953). El área de distribución se puede dividir en base de área de distribución y en área de expatriación no estéril.

Área estéril de expatriación – sterile expatriation area. El área en donde los individuos de una especie dada no pueden completar su ciclo de vida o en donde la reproducción no compensa la mortalidad (Ekman, 1953). Área habitada por pseudopoblaciones.

Área mínima – minimum range. Área mínima de una unidad biogeográfica, en donde se encuentran todas las especies de ésta unidad.

Área no estéril de expatriación – non-sterile expatriation area. La parte del área de reproducción de una especie, dentro de la cual ésta puede reproducirse normalmente, pero sus poblaciones no suelen quedarse por un tiempo indeterminado, dependiendo del flujo de individuos desde la base del área de distribución.

Área potencial de distribución – potential range. Área geográfica que una especie podría ocupar si las barreras biogeográficas no existieran.

Arrecifes coralinos – coral reefs. Estructuras sólidas formadas principalmente por los celenterados en asociación con los dinoflagelados simbióticos, a veces por moluscos, poliquetos y algas calcáreas. Se distribuyen en la zona tropical en aguas con temperatura de más de 18°C, pero prefieren 22-28°C.

Asinperata – asynperate. Zona local con riqueza máxima de especies.

Autóctona – autochthonous. Indígena, propia, originaria de un área dada.

Autointroducción – autointroductions. Introducción no intencional de un organismo o especie.

Autótrofo (autotrófico) – autotroph (autotrophic). Organismo capaz de sintetizar su masa celular y materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas como el dióxido de carbono, usando la luz (fotolitoautótrofos) o sustancias químicas (quimiolitótrofos) como fuente de energía.

Banda oceánica continua (cinturón continuo oceánico, alfombra rodante oceánica, correa transportadora) – (great, global) oceanic conveyor belt. Se refiere a la hipótesis de Broecker (1987, 1991), según la cuál los océanos Pacífico, Atlántico, Índico y Antártico están conectados por una serie de corrientes continuas debido a las diferencias en la salinidad y la temperatura. Las aguas subsuperficiales llevadas por corrientes al Atlántico Norte desde los océanos Pacífico e Índico surgen debido a su densidad en la región de Islandia y regresan a estos océanos por corrientes profundas.

Baroclinicidad – baroclinity (baroclinicity). Una medida del estado de estratificación de la atmósfera, el océano o un fluido, en el cual las superficies de presión constante (isobáricas) y las de densidad constante (isostéricas) se cruzan. La atmósfera baroclínica es aquella, en la cual la densidad depende de la temperatura y de la presión. La alta baroclinicidad atmosférica está asociada a la presencia de zonas frontales y a la generación de ciclones. En el océano, debido a la estratificación, existen las corrientes “baroclínicas”.

Base de área de distribución – basis of range. Parte del área de reproducción de una especie en donde ésta puede vivir durante un tiempo indeterminado (Beklemishev, 1969).

Batial (zona batial) – bathyal. Zona del talud continental entre 200 y 2 000-3 000 m de profundidad.

Batipelagial (zona batipelágica) – bathypelagial. Zona pelágica que corresponde a la zona batial.

Bental (ambiente bentónico) – benthal. Fondo del mar o de otro cuerpo acuático.

Bentófago – benthophagous. Organismo que se alimenta de organismos bentónicos (omnívoro) o del detrito del fondo (detritívoro).

Bentónico – benthic. Organismo que vive en el fondo del mar u otro cuerpo acuático.

Biocenosis – biocenosis. Conjunto de poblaciones de organismos vivos, interrelacionados entre sí, en un área o hábitat dado. El término “biocenosis” es prácticamente equivalente al término “comunidad”.

Biodiversidad – biodiversity. Variedad y variabilidad de los organismos vivos incluyendo las especies, clados filogenéticos, variación genética infraespecífica y la diversidad “funcional” – las vías por medio de los cuáles los organismos interactúan entre sí y su medio ambiente.

Bioma – biome. Conjunto de ecosistemas integrados por formas de vida similares que conforman una red trófica relativamente unitaria. La sabana, el desierto, la tundra son biomas.

Biosfera – biosphere. Conjunto de las regiones de la Tierra u otro planeta en donde viven los organismos.

Biostroma – biostroma. Conjunto de los organismos vivos en la Tierra u otro planeta.

Biota particular – particular biota. Biota (en la práctica, lista de especies) de un área ecológicamente uniforme (usualmente seleccionada en el campo por un investigador) que constituye una parte del paisaje.

Biotopo – biotope. Parte del medio ambiente ocupada por una comunidad o una biocenosis.

Capa de dispersión (o reflexión) profunda (CDP o CRP) – deep scattering layer (DSL). Capa relativamente delgada en el océano, formada usualmente por los organismos grandes zooplanctónicos (kril, camarones, copépodos), peces o calamares, que dispersa el sonido enviado por un sonar. La CDP tiende a subir durante la noche y a bajar durante el día debido a las migraciones verticales de los organismos involucrados.

Categoría biogeográfica – biogeographic category. Conjunto de unidades biogeográficas del mismo rango en un sistema jerárquico de zonación biogeográfica. Distrito, provincia, región (zona), reino son las categorías biogeográficas principales.

Ciclo de Wilson – Wilson's cycle. Megaciclo de un supercontinente que implica que en el periodo de 500 millones de años los continentes se unen, se fragmentan, se separan y se unen de nuevo (Wilson, 1963, 1973).

Ciclón – cyclone. Zona de baja presión barométrica (atmosférica). En el Hemisferio Norte, las capas de aire giran alrededor de un centro en sentido inverso al de las agujas de un reloj, y en el Hemisferio Sur al revés.

Circulación geostrófica – geostrophic circulation. Movimiento de las masas de aire y de agua como resultado del equilibrio entre la fuerza horizontal de gradiente de presión y del componente horizontal de la fuerza de Coriolis.

Cladística (sistemática filogenética) – cladistics (phylogenetic systematics). Ciencia que estudia la diversidad orgánica a través del reconocimiento de las relaciones genealógicas de los organismos mediante los cladogramas y clasificaciones derivadas de los mismos.

Cladograma – cladogram. Dendrograma que refleja las relaciones genealógicas de los taxones terminales.

Clima – climate. Conjunto de valores promedio de las condiciones atmosféricas que caracterizan una región. Se habla de clima global, zonal, regional, local o microclima.

Coefficiente P/B (producción/biomasa) – P/B (production/biomass) coefficient. Cantidad de materia sintetizada (productividad bruta) en miligramos de carbono por unidad de biomasa en miligramos de clorofila “a” o de peso seco.

Colonización – colonization. En el caso de los organismos, establecimiento pionero de las poblaciones de una o varias especies.

Competencia – competition. Relación que se establece entre organismos que dependen de un mismo recurso, cuando éste no es suficiente para cubrir los requerimientos de cada organismo.

Comunidad – community. Conjunto de poblaciones de los organismos vivos, interrelacionados entre sí, en un área o hábitat dado. El término “comunidad” es prácticamente equivalente al término “biocenosis”.

Corología – chorology. Ciencia que estudia la distribución y delimitación espacial de los organismos. El término “corología” es muy similar al término “biogeografía”.

Depredación (predación) – predation. Relación interespecífica en la que un individuo mata y devora a otro.

Deriva continental – continental drift. El movimiento gradual de los continentes, derivado del cambio de la posición y de la interacción de las placas litosféricas; su velocidad es de 1 a 10 cm por año.

Desarrollo bicíclico – bicyclic development. En el caso del plancton, dinámica anual que se caracteriza por dos picos máximos de biomasa.

Desarrollo monocíclico – monocyclic development. En el caso del plancton, una dinámica anual que se caracteriza por un solo máximo de biomasa.

Desarrollo policíclico – polycyclic development. En el caso de plancton, una dinámica anual de plancton que se caracteriza por más de dos máximos de biomasa.

Detritívoro – detritivore (detrivore, detritus feeder). Organismo que se alimenta de la materia orgánica muerta. El término se aplica usualmente a los organismos diferentes de bacterias y hongos.

Dispersalismo – dispersialism. Planteamiento teórico en la biogeografía histórica que interpreta las áreas de distribución de los organismos como resultados de su capacidad de franquear casualmente barreras (especiación alopátrica por dispersión y simpátrica). El darwinismo está basado en el dispersalismo. Es rechazado por los biogeógrafos vicaristas y por los panbiogeógrafos. Véase vicarismo y panbiogeografía.

Diversidad de especies – species diversity. Uno de los aspectos del concepto de biodiversidad o diversidad biológica a nivel de especie. Está definida por la relación entre la riqueza de especies y las abundancias de cada una de ellas, que se puede expresar como un índice de diversidad. Frecuentemente, el término se usa como sinónimo de riqueza de especies.

Dorsal oceánica central (cordillera oceánica central, cresta oceánica mediana) – mid-oceanic ridge. Serie de cadenas montañosas sumergidas, continuas, entre 1 y 3 km de altura sobre las llanuras abisales, que se extienden a través de todos los océanos por más de 65 000 km. Las dorsales tienen una depresión en la parte central, el rift oceánico (fosa de hundimiento). Es la zona de los terremotos y de la actividad volcánica elevada, en donde se forma el fondo de los océanos extendiéndose a ambos lados de la cresta debido a las corrientes convectivas del magma caliente derivado de las rocas del manto. Las cordilleras corresponden a límites divergentes entre placas litosféricas.

Ecosistema – ecosystem. Unidad ecológica relativamente autónoma en términos de su red trófica y energética. Abarca la comunidad de organismos, a su medio físico y a las interacciones que se establecen entre éstos.

Ecotono – ecotone. Parte del medio ambiente en donde coexisten las especies de dos o más comunidades en contacto, formando una comunidad secundaria. Ésta es dependiente de las dos comunidades contribuyentes, y las condiciones del ecotono favorecen el desarrollo de los organismos más que fuera del mismo.

Efecto de McLaren – McLaren's effect. Efecto de la temperatura en el desarrollo del zooplancton y de valor adaptivo para las migraciones verticales. McLaren (1963) propuso que el zooplancton se alimenta en la capa superficial cálida del océano, pero las condiciones de la capa más profunda y fría favorecen el crecimiento y la fecundidad de estos organismos, lo que puede explicar las migraciones verticales de zooplancton, tanto diarias como estacionales.

Endémico – endemic. Taxón cuya área de distribución se limita a una unidad biogeográfica de cualquier amplitud. Un organismo endémico puede ocupar un área chica o grande.

Endemismo – endemism. Fenómeno relacionado con la presencia de organismos endémicos en la flora o fauna.

Epipelagial (zona epipelágica) – epipelagial. Zona pelágica que corresponde a la plataforma continental entre 0 y 200 m de profundidad. También corresponde a la zona eufótica y sublitoral.

Ergoceno – ergocene. Un grupo de poblaciones de varias especies que ocupan un nicho ecológico similar. Por ejemplo, se puede referir al ergoceno de los organismos planctónicos fitofagos o al ergoceno de los animales filtradores.

Erosión – erosion. Remoción de la superficie terrestre o de las rocas por el movimiento del agua, hielo o viento.

Especiación – speciation. Proceso de formación de especies nuevas a partir de una (alopatría, parapatría o simpatría) o más especies ancestrales (por hibridación).

Especiación alopátrica – allopatric speciation. Tipo de especiación relacionada con una barrera geográfica, que separa el área de distribución de una especie ancestral en dos o más subunidades separadas (especiación alopátrica por vicarianza) o cuando una población o parte de ésta (especie ancestral) supera una barrera ya presente (especiación alopátrica por dispersión).

Especiación parapatrica – parapatric speciation. Evolución del aislamiento reproductivo en poblaciones distribuidas continuamente en el espacio, entre las cuales el intercambio genético es moderado, lo que origina divergencia y aislamiento reproductivo.

Especiación simpátrica – sympatric speciation. Tipo de especiación no relacionada con ninguna barrera geográfica, cuando un conjunto de individuos adquiere alguna peculiaridad biológica que provoca su separación de la población principal.

Especies gemelas – sibling species. Conjuntos de poblaciones morfológicamente indistinguibles pero genéticamente aisladas entre sí. El término es casi equivalente al término “especies crípticas” (en inglés: cryptic species), que literalmente significa “especies escondidas”.

Especies crípticas – cryptic species. Grupo de especies morfológicamente muy similares o idénticas pero reproductivamente aisladas y derivadas entre sí.

Esquizoceno – schizocene. Ergoceno de heterótrofos o una biocenosis con composición incompleta (sin autótrofos). Por ejemplo, todas las biocenosis pelágicas y bentócas del mar profundo en la zona disfótica y las capas de dispersión profundas (CDP) son esquizocenos.

Estenobiótico – stenobiotic. Un organismo o una especie adaptados para existir en un intervalo estrecho de condiciones ambientales.

Estenohalino – stenohaline. Organismo o taxón que sólo pueda sobrevivir en un estrecho intervalo de condiciones de salinidad.

Estenotérmico – stenothermic. Organismo o taxón que sólo pueda sobrevivir en un estrecho intervalo de condiciones de temperatura.

Estuario – estuary. Cuerpo de agua costero, usualmente semicerrado y estrecho, que tiene una conexión libre con el mar abierto, en el cuál la salinidad es diferente a la del mar abierto por la influencia del drenaje del río; frecuentemente es más baja (estuario positivo), sin embargo, a veces es más alta debido a que la evaporación excede al influjo del agua dulce al estuario (estuario negativo o inverso).

Euribiótico – eurybionic. Organismo o taxón adaptado a vivir en un amplio rango de condiciones ambientales.

Eurihalino – euryhaline. Organismo o taxón que puede sobrevivir en un amplio intervalo de condiciones de salinidad.

Euritérmico – eurythermic. Organismo o taxón que puede sobrevivir en un amplio intervalo de condiciones de temperatura.

Extinción – extinction. Desaparición de un taxón de un hábitat o biota.

Fenética (feneticismo) – phenetics. Escuela de taxonomía fundada por Camin y Sokal (1965), que clasifica a los organismos con base en la similitud morfológica o genética total, sin distinguir los rasgos primitivos o avanzados. Usualmente, se trata de un análisis estadístico computarizado sin pesar o polarizar las características. Fenética también se llama fenética numérica o taxonomía numérica.

Fitoceno – phytocene. Todas las plantas (taxoceno de plantas) de una biocenosis.

Fitoplancton – phytoplankton. Parte vegetal del plancton, incluye principalmente las microalgas.

Fuerza de Coriolis (efecto de Coriolis) – Coriolis force (Coriolis effect). Fuerza producida por el movimiento de rotación de la Tierra. Cuando los rayos verticales del Sol calientan las aguas del ecuador, ésta fuerza eleva unos centímetros el nivel del mar. Debido a la dirección de la rotación de la Tierra, las corrientes y los vientos se mueven en el sentido de las agujas del reloj en el Hemisferio Norte, y al contrario en el Hemisferio Sur. El efecto fue descrito por el científico francés Gaspard-Gustave Coriolis en 1835.

Geomerida – Geomerida. Conjunto de organismos vivos en la Tierra.

Giro (giro oceánico) – gyre (oceanic gyre). Circulación de aguas superficiales de gran escala que involucra a las corrientes oceánicas mayores. Los giros se desarrollan y se quedan en movimiento como resultado de los patrones predominantes del viento, la fuerza de Coriolis y la gravedad.

Gradiente – gradient. Cambio cuantitativo continuo sobre una distancia específica.

Grado de endemismo – degree of endemism. Parte o porcentaje de organismos endémicos de flora o fauna de una unidad biogeográfica.

Hábitat – habitat. En sentido estricto, es una parte del medio ambiente ocupada por un organismo o una población de una especie dada.

Hadal (zona hadal o ultra-abisal, ultra-abisal) – hadal (ultra-abyssal). Zona de fosas oceánicas en aguas profundas, depresiones largas y estrechas, a las cuáles están asociados los arcos de islas volcánicas. Es la zona de los terremotos y de la actividad volcánica elevada, en donde se encuentra el fondo marino más antiguo.

Hadopelagial (zona hadopelágica o ultra-abisopelágica, ultra-abisopelagial) – hadopelagial (ultra-abyssopelagial). Zona pelágica que corresponde a la zona hadal.

Herbívoro – herbivore. Animal que obtiene su energía consumiendo plantas o algas.

Heterotópico – heterotopic. Organismo o especie que ocupa diferentes biotopos durante su ciclo de vida, *e.g.*, el fondo marino y la columna de agua.

Heterótrofo (heterotrófico) – heterotroph (hetetrophic). Organismo que es incapaz de fabricar moléculas orgánicas, por lo que debe alimentarse con sustancias orgánicas sintetizadas por otros organismos. La mayoría de las bacterias, los animales y los hongos son heterótrofos.

Holártica (Holoártica) – Holarctic. Región biogeográfica y ecozona terrestre que incluye a la Neártica (Norteamérica incluyendo a Groenlandia) y la Paleártica (Eurasia y África septentrional). Véase Neártica y Paleártica.

Holoplanctónica – holoplanktonic. Especie planctónica que pasa todo su ciclo de vida libremente en la columna de agua.

Homotópico – homotopic. Organismo o especie que ocupa un biotopo o diferentes biotopos muy similares (*e.g.*, diferentes masas de agua) durante su ciclo de vida.

Ictioceno – ichthyocene. Taxocenosis de peces, un conjunto de poblaciones de diferentes especies de peces.

Infraespecífico (o intraespecífico) – infraspecific, intraspecific. Dentro de una especie.

Inmigración – immigration. Movimiento de entrada de los organismos de un lugar a otro.

Interzonal – interzonal. Especie que puede vivir en diferentes zonas. En el caso del plancton, se trata de las especies que hacen migraciones verticales durante su ciclo de vida o diárias (circadianas) de una zona pelágica a otra.

Isocrima – isocryme. Línea sobre un mapa que une los puntos de la Tierra con la misma temperatura media durante el periodo frío del año.

Isótera – isothere. Línea sobre un mapa que une los puntos de la Tierra de igual temperatura media estival.

Laguna – lagoon. Cuerpo de agua marino somero y amplio, separado del océano por una barrera terrestre semicerrada, usualmente paralela a la línea costera, que limita el intercambio de agua.

Latitudes de caballo – Horse latitudes. Zonas de altas presiones y de los vientos suaves y calmados que se presentan entre los vientos alisios y los predominantes del oeste en las regiones subtropicales, en donde el aire que desciende es cálido y seco y origina desiertos.

Litoral – littoral. La zona intermareal, usualmente entre 10 y 15 m de ancho, a veces hasta de algunos kilómetros. También, se usa como un sinónimo a eulitoral; en este caso, el término “litoral” incluye eulitoral y supralitoral.

Macroplancton – macroplankton. Conjunto de organismos planctónicos de 2 a 20 cm de tamaño (Sieburth *et al.*, 1978).

Masa de agua primaria – primary water mass. Una masa de agua que ocupa la zona climática en donde se formó, en las condiciones locales, y que se mantiene como un giro oceánico cerrado durante un tiempo indefinido. Las masas de agua primarias se transforman principalmente a lo largo de sus márgenes y pueden mantener las poblaciones independientes de las especies pelágicas oceánicas y las comunidades primarias (cíclicas) de los organismos pelágicos.

Masa de agua secundaria – secondary water mass. Las masas de agua que se forman por la mezcla de dos masas de agua primarias adyacentes o por la invasión del agua de un mar al océano y que no tienen circulación cerrada dentro de éstas. Se encuentran en las regiones neutrales y las zonas latitudinales entre dos giros oceánicos en contacto. Pierden su individualidad y se transforman rápidamente hacia abajo de la corriente.

Meandro – meander. Una de las curvas que describe el curso de una corriente o un río. En el océano, unos meandros a veces se separan del flujo principal de la corriente y tienen su propia flora y fauna.

Mesopelagial (zona mesopelágica) – mesopelagial. Zona pelágica que corresponde a la subzona alta batial, de 200 a 1 000 m de profundidad. También corresponde a la zona oligofótica (en inglés: “twilight zone”, sombría, con poca irradiación solar), situada entre la zona eufótica de arriba y la zona disfótica de abajo.

Mesoplancton – mesoplankton. Conjunto de organismos planctónicos de 0.2 a 20 mm de tamaño (Sieburth *et al.*, 1978).

Metazoario – metazoan. Organismo multicelular.

Monzones – monsoons. 1. Los vientos que determinan el clima en el Océano Índico y Asia del Sur (India y un gran parte de China). De septiembre a marzo, los monzones secos de invierno soplan de la tierra al mar, con rumbo noreste-sudoeste. De abril a septiembre, los monzones de verano soplan del mar a la tierra, con rumbo sudoeste-noreste, y llevan consigo nubes que descargan lluvias torrenciales. 2. Cualquier viento que cambia su dirección según la estación de año.

Mutualismo – mutualism. Interacción biológica estrecha entre organismos que obtienen algún grado de beneficio de esta relación.

Neártica (Neoártica) – Neartic. Región (bio)geográfica y ecozona terrestre que ocupa el Norte de América, incluyendo Groenlandia, salvo México tropical y la Florida meridional. Está incluida en la Holártica.

Necton – nekton. Conjunto de organismos acuáticos de tamaño de 2 cm a 20 m (Sieburth *et al.*, 1978), que nadan activamente y no dependen de las corrientes (*e.g.*, peces, calamares, ballenas).

Neoendémico – neoendemic. Taxón joven, cuya área de distribución no está establecida.

Nerítica – neritic. Se refiere a la zona costera del océano, en contraste con el término “oceánica” (del mar abierto fuera de la plataforma continental). La zona nerítica del océano corresponde a la plataforma continental.

Nerítico-lejano – distant-neritic. Trata de las poblaciones, especies y comunidades pelágicas que viven en las masas de agua secundarias (derivadas de dos o más masas de aguas primarias) incluyendo las áreas oceánicas lejanas de los continentes. La mayoría de éstas viven en la zona tropical en las regiones neutrales y son sumamente independientes del fondo marino.

No indígena – nonindigenous. Especie invasora, introducida intencionalmente o no a un lugar en donde antes no vivía.

Oceánico – oceanic. De la zona del océano abierto, en contraste con el término “nerítico”. La zona oceánica empieza fuera de la plataforma continental.

Omnívoro – omnivore (omnivorous). Organismo cuyo sistema digestivo es capaz de digerir animales o vegetales.

Ontogénesis – ontogenesis (ontogeny). Curso del crecimiento y desarrollo de un individuo hasta la madurez, o ciclo de vida; en general, la historia de los cambios estructurales en una unidad.

Paleártica (Paleoártica) – Paleoartic. Región (bio)geográfica y ecozona terrestre del continente eurasiático (sin India, el Sureste Asiático y la zona costera en el sur de la Península Arábiga) y África septentrional, que abarca desde los 20°N hasta el polo norte. Está incluida en la Holártica.

Paleoendémico – paleoendemic. Sinónimo del término “relicto”.

Panbiogeografía – panbiogeography. Escuela en biogeografía establecida por Léon Croizat (1952), que implica el mapeo de la distribución de los taxones afines entre sí y la unión de los patrones de distribución con líneas. Las herramientas conceptuales de un análisis pangeográfico incluyen trazo, nodo, línea de base y centro de masa. Se enfatiza la vicarianza. La escuela puede considerarse predecesora de la biogeografía cladista. Panbiogeografía también se trata como un programa de investigación en evolución o un sistema de pensamiento.

Paradoja de plancton de Hutchinson – Hutchinson’s paradox of plankton. Se trata de la contradicción inexplicable planteada por Hutchinson (1961) quien escribió: *“El problema presentado por el fitoplancton es principalmente cómo es posible que diferentes especies coexistan en un medio ambiente relativamente homogéneo o no estructurado mientras todas compiten por las mismas sustancias.”* Este concepto contradice el principio de

exclusión competitiva, según el cual cada especie ocupa un nicho, que es un prerequisite para la coexistencia. Los descubrimientos más recientes muestran que el agua marina es una estructura muy complicada que soporta nichos ecológicos muy diversificados debido a la presencia de polímeros, colóides, nano y micrógelos. Además, las necesidades de las varias especies son diferentes.

Pelagial (ambiente pelágico, piélago) – pelagial. Columna de agua en el mar o en el océano.

Pelágico – pelagic. Se trata de los organismos (plancton y necton) de la columna de agua.

Picnoclina – pycnocline. Capa del agua en donde la densidad del agua cambia más rápido con la profundidad en relación con las capas de agua arriba y debajo de ella. Usualmente, una picnoclina está asociada con un gradiente máximo de temperatura (termoclina) o salinidad (haloclina). Picnoclina o termoclina puede ser diurna (aparece en el día cerca de la superficie), estacional (en la zonas templadas existe de la primavera hasta el otoño en 10-30 m de profundidad) y básica o permanente (en la zona templada está en 150-900 m de profundidad, y en las regiones polares está ausente). La temperatura tiene mayor efecto sobre la densidad del agua que la salinidad. El agua de los océanos se hace más densa a medida que desciende la temperatura. Normalmente, en las zonas templadas y tropicales la picnoclina impide la circulación vertical entre el agua profunda densa y fría y el agua superior cálida y menos densa. La densidad del agua en la superficie de los océanos es de aproximadamente $1\,027\text{ kg/m}^3$.

Población – population. Conjunto de individuos de una misma especie que ocupan un mismo espacio e interactúan libremente, incluyendo el aspecto reproductivo.

Producción primaria – primary production. La cantidad de materia orgánica producida en un tiempo dado por los organismos autótrofos a partir del material inorgánico, o la cantidad de carbono que los organismos fotótrofos fijan a partir del dióxido de carbono y agua usando la energía de la radiación solar (fotosíntesis) o las reacciones químicas (quimiosíntesis). Se expresa en gramos de carbono por metro cuadrado o cúbico por año o en miligramos de carbón por metro cuadrado o cúbico por día.

Productividad – productivity. Producción de biomasa por unidad de área, de un organismo, una población, una comunidad o un ecosistema.

Productores primarios – primary producers. Se refiere a los organismos fotosintéticos (plantas, algas y bacterias), que son capaces de convertir la energía de la luz (usualmente del sol) en energía química, en presencia de la fuente de carbono. Incluye también a los quimiosintéticos (bacterias). En el océano, las cianobacterias de los géneros *Prochlorococcus* y *Synechococcus* (Johnson y Sieburth, 1979; Waterbury *et al.*, 1979; Olson *et al.*, 1990; Chisholm *et al.*, 1992; Partensky *et al.*, 1999) y las diatomeas son los productores primarios fotosintetizadores más importantes.

Provincialismo (geográfico) – provincialism. En biogeografía marina: perturbación de la zonación latitudinal por medio de factores locales, no zonales. En las latitudes bajas el provincialismo resulta de las surgencias de agua con menor densidad.

Pseudoabisal (zona pseudoabisal) – pseudoabyssal. Depresiones de más de 2 000 m de profundidad dentro de la zona batial.

Pseudobatial (zona pseudobatial) – pseudobathyal. Las depresiones de 250-400 a 1 200 m de profundidad en la plataforma continental separadas por un umbral.

Psicrofílico – psychrophilic. Organismo o taxón que exhibe preferencia por temperaturas de 5-7°C como máximo (el término se usa más frecuentemente en microbiología).

“Puntos calientes” – “hot spots”. Zonas en el manto cerca de la litosfera que persisten por millones de años, cuya existencia es debida a la actividad volcánica en la superficie de la Tierra.

Rango de endemismo – rank of endemism. Categoría taxonómica más alta (especie, género, familia, etc.) de los grupos endémicos de una cierta unidad biogeográfica.

Reaclimatización – reaclimatization. Transporte intencional de los organismos a su hábitat antiguo, en donde antes vivían, pero que desaparecieron por alguna razón.

Región neutral – neutral region. Regiones del campo de deformación entre un par de giros oceánicos y la costa continental. Éstas también pueden estar ocupadas por un giro cerrado de mesoescala y representan el medio ambiente para las especies y comunidades neríticas-lejanas. Las regiones neutrales usualmente incluyen las corrientes convergentes o divergentes; en el primer caso, éstas se extienden al océano por unos miles de kilómetros.

Regresión (del mar o de la tierra) – regression. Retroceso del mar o de la tierra en gran escala. La regresión del mar en la historia de la Tierra se relaciona con extinciones masivas de la flora y fauna de la plataforma continental.

Relicto – relict. Taxón perteneciente a un grupo de taxones más numerosos del pasado que continúa vivo. Los relictos son paleoendémicos. El término “relicto” se usa usualmente indicando la época geológica y/o la flora o fauna de la cuál es relicto.

Riqueza de especies – species richness. Cantidad total de especies de una flora, fauna, biota o taxón usualmente relacionada con un área geográfica, hábitat o biocenosis.

Sinperata – synperate. Zona local con riqueza mínima de especies.

Sublitoral – sublittoral. La zona del fondo marino en la plataforma continental o de islas bajo del litoral hasta 200 m de profundidad. En la plataforma continental de la Antártida el sublitoral se extiende hasta 500-800 m de profundidad. Es la zona de acumulación de sedimentos y de los recursos principales de pesquería (peces, invertebrados y macroalgas).

Submergencia vertical – vertical submergence. Existencia de especies marinas en las aguas más profundas de la parte sur de su área de distribución y en las capas de agua superficiales o menos profundas de la parte norte.

Supralitoral – supralittoral. Zona de marejada u olaje que se extiende a veces hasta 30 m arriba del nivel del mar. Es la zona en donde la biota marina coexiste con la biota terrestre y está bien marcada solamente en las regiones templadas.

Surgencia (afluencia de agua) – upwelling. Movimiento del agua más profunda hacia la superficie, que es más fría y contiene más nutrientes para el desarrollo de los productores primarios. Surgencias existen en las regiones con las corrientes divergentes como consecuencia de los patrones de los vientos. Para las pesquerías, las surgencias costeras inducidas por el viento son las más importantes.

Talasobatial (zona talasobatial) – thalassobathyal. Refiere a las elevaciones en la zona abisal con profundidades batiales, separadas del talud y plataforma continen-

tal por planicies abisales.

Taxoceno (taxocenosis) – taxocene (taxocenosis). Grupo de poblaciones de una posición taxonómica definida. Zooceno, fitoceno, grupos de crustáceos o de copépodos son taxocenos.

Taxón – taxon. Grupo sistemático de cualquier nivel. Variedad, subespecie, especie, género, familia, orden, clase, división son taxones o taxa (el último es correcto en latín o inglés, sin embargo, frecuentemente también se usa en español).

Teoría de biodiversidad como interacción de energía, estabilidad y área – Energy-Stability-Area (ESA) theory of biodiversity. Teoría según la cuál la diversidad de los organismos marinos debe ser mucho más alta que la del ambiente terrestre, porque el océano en general absorbe más energía del sol, lo que hace al ambiente más estable, además, al ocupar una mayor superficie que la Tierra (71%), presenta 300 veces más espacio para los organismos que el ambiente terrestre.

Teoría de extensión del fondo marino – theory of seafloor spreading. Teoría que explica como se extiende el fondo oceánico debido a las corrientes convectivas de calor del interior de la Tierra que surgen a través de las zonas de las depresiones centrales (rift) localizadas a lo largo de las cordilleras oceánicas. A medida que las placas se separan del eje de la cordillera, las fracturas creadas por distensión se rellenan del magma que asciende. Una vez solidificado, este magma constituye un nuevo fragmento de corteza oceánica que se incorpora a las placas litosféricas. Como consecuencia, el fondo oceánico se expande de manera continua entre 2 y 20 cm al año. Véase dorsal oceánica central.

Teoría de la deriva continental – theory of continental drift. Teoría desarrollada por el meteorólogo, climatólogo, explorador del Ártico, geólogo y geofísico alemán Alfred Lothar Wegener a principio del siglo XX, quien afirmaba que en tiempo pasado los continentes estuvieron unidos, se fragmentaron y separaron debido a la fuerza centrífuga de la rotación de la Tierra y las fuerzas de marea. Su teoría fue la predecesora de la teoría de las placas tectónicas.

Teoría de las placas tectónicas – theory of plate tectonics. Teoría que reúne muchos de los elementos de la teoría de la deriva continental y de la teoría de la extensión del fondo marino en un modelo coherente. El punto de vista moderno de la tectónica de placas implica que la corteza terrestre está dividida en placas que llevan los continentes incrustados y que se mueven entre sí.

Teoría de relictos ahuyentados – theory of driven off relicts. Teoría postulada por Théel (1886) y desarrollada por Pfeffer (1891) y Murray (1896), que explica la distribución bipolar discontinua de los organismos marinos “ahuyentados” hacia los polos por los cambios climáticos. De acuerdo a esta teoría, la discontinuidad se puede explicar por las áreas de distribución originalmente continuas de los organismos representantes de la biota de aguas cálidas que ocupaba todo el océano en el pasado y la cuál se extinguió en las regiones tropicales. De acuerdo a otra teoría postulada por los zoólogos Ortmann (1896) y Chun (1897), la fauna marina migró de una región polar a otra por medio de las aguas abisales.

Termoclina – thermocline. La profundidad o la capa del agua en donde el gradiente de temperatura es máximo comparando con las capas de agua arriba y debajo de ésta. Véase picnoclina.

Termopatía – thermopathy. Preferencia de los organismos por un intervalo definido de temperaturas desarrollada durante las épocas geológicas.

Termosfera – thermosphere. Capa superficial del océano con temperatura de más de 10°C; también se llama troposfera oceánica. Abajo está la psicrófera (la estratosfera oceánica) que ocupa la capa de 100 m a 700 m de profundidad.

Transgresión (del mar o de la tierra) – transgression. Expansión del mar o de tierra en gran escala.

Ultra-abisal (hadal) – ultra-abyssal. Véase hadal.

Ultra-abisopelagial (zona ultra-abisopelagial) – ultra-abyssopelagial. Zona del pelagial que corresponde a la zona ultra-abisal o hadal.

Unidad biogeográfica – biogeographic unit. Unidad con nombre propio y rango en un sistema jerárquico de categorías de zonación.

Unidad biogeográfica mínima – minimal biogeographic unit. Unidad elemental biogeográfica de análisis y clasificación que no es posible dividir más empleando los métodos usados para definir un área biogeográfica dada.

Vicarismo – vicarianism. Planteamiento teórico en la biogeografía histórica que interpreta las áreas de distribución de los organismos como resultados de la espe-

ciación alopátrica por vicarianza (véase especiación). Los biogeógrafos vicaristas rechazan el darwinismo y el dispersalismo, uno de sus principios básicos (véase dispersalismo).

Vientos alisios o comerciales – trade winds. Vientos constantes del este que soplan suavemente desde las altas presiones subtropicales hacia el ecuador. En la época de los grandes veleros, constituían una valiosa ayuda en los viajes transatlánticos entre Europa y América.

Variabilidad fenotípica – phenotypic variability. Variación en las características visibles, usualmente de la morfología externa, de los organismos.

Variabilidad genotípica – genotypic variability. Variación genética dentro y entre especies, sus poblaciones e individuos debido a las diferencias entre los alelos del mismo par de cromosomas en los organismos diploides.

Zona eufótica – euphotic zone. Capa superficial del océano hasta donde penetra la irradiación solar, la cual permite la fotosíntesis del fitoplancton. La zona eufótica a veces corresponde a la zona epipelágica y puede extenderse hasta 200 m de profundidad.

Zona frontal (frente) – frontal zone (front). Zona de transición entre dos masas de aire o de agua con temperatura y densidad diferente.

Zonación circumcontinental – circumcontinental zonality. Trata de la distribución azonal de los organismos relacionada con la asimetría en la distribución de los continentes y plataformas continentales.

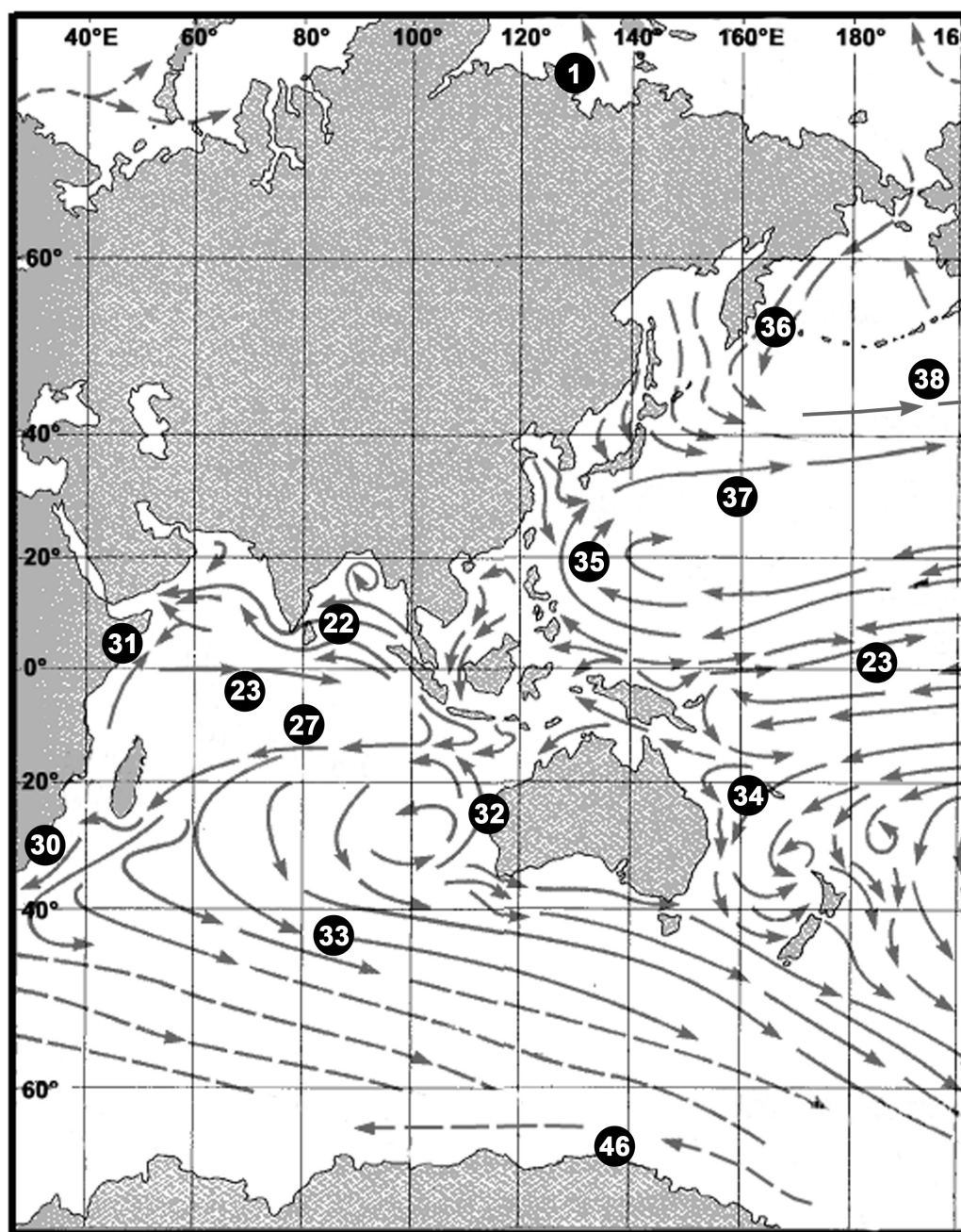
Zooceno (zoocenosis) – zoocene (zoocenosis). Todos los animales (taxoceno de animales) de una biocenosis.

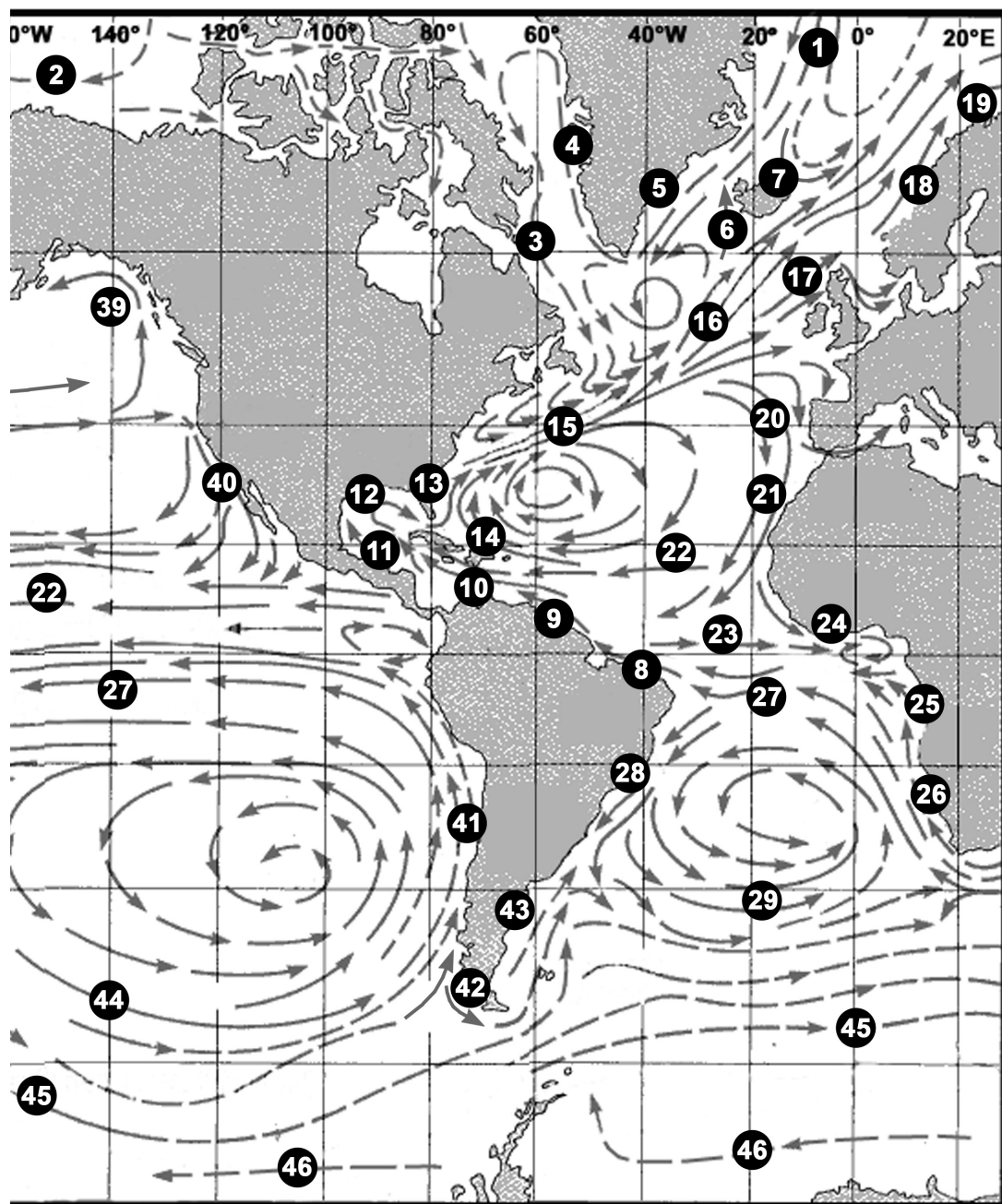
Zooplankton – zooplankton. Parte animal del plancton que incluye principalmente los crustáceos (copépodos, mísidos, anfípodos, eufáusidos, cladóceros, ostrácodos), las hidromedusas y scifomedusas, los ctenóforos, los sifonóforos, los quetognatos, las apendicularias, los moluscos pterópodos y las larvas de invertebrados bentónicos, entre los organismos multicelulares. Los grupos de organismos unicelulares más importantes son radiolarios, acantarios, ciliados (especialmente tintínidos), dinoflagelados heterótrofos y foraminíferos.

Literatura citada

- Broecker, W. S., 1987. The biggest chill. *Natural History Magazine*, 97: 74-82.
- Broecker, W. S., 1991. The Great Ocean Conveyor. *Oceanography*, 4(2): 79-89.
- Camin, J. H., y R. R. Sokal, 1965. A method of deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311-326.
- Chisholm, S. W., S. L. Frankel, R. Goericke, R. J. Olson, B. Palenik, J. B. Waterbury, L. West-Johnsrud, y E.R. Zettler, 1992. *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*. *Archives of Microbiology*, 157: 297-300.
- Chun, C., 1897. Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton, Nägele, Stuttgart.
- Croizat, L., 1952. Manual of phytogeography, W. Junk, The Hague.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 137-144.
- Johnson, P. W., y J. M. Sieburth, 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, 24: 928-935.
- McLaren, I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptative value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 20(3): 685-727.
- Murray, J., 1896. On the deep and shallow-water marine fauna of the Kerguelen-Region of the Great Southern Ocean. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 38(2): 1-494.
- Olson, R. J., S. W. Chisholm, E. R. Zettler, y E. V. Armbrust, 1990. Pigment size and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans. *Limnology and Oceanography*, 35: 45-58.
- Ortmann, A., 1896. Grundzüge der marinen Tiergeographie, G. Fisher, Jena.
- Partensky, F., W. R. Hess, y D. Vaultot, 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 106-127.
- Pfeffer, G., 1891. Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt, Friedrichsen, Hamburg.
- Sieburth, J. McN., V. Smetacek, y J. Lenz, 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, 23: 1256-1263.

- Théel, H., 1886. Report on the Holothurioidea dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873-76, Part 2". *Report on the Scientific Results of the Voyage of the "Challenger"* (Zoology), 14 (part 39): 1-290, 16 plates.
- Waterbury, J. B., S. W. Watson, R. R. L. Guillard, y L. E. Brand, 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 277: 293-294.
- Wilson, J. T., 1963. Continental drift. *Scientific American*, 208(4): 86-100.
- Wilson, J. T., 1973. Mantle plumes and plate motions. *Tectonophysics*, 19: 149-164.





Las mayores corrientes superficiales oceánicas: 1 – Deriva Transártica (Transpolar), 2 – Giro de Beaufort, 3 – Corriente (C.) de Labrador, 4 – C. de Groenlandia Occidental, 5 – C. de Groenlandia Oriental, 6 – C. de Irminger, 7 – C. de Islandia Oriental, 8 – C. del Norte de Brasil, 9 – C. de Guyana, 10 – C. de Caribe, 11 – C. de Yucatán, 12 – C. de Lazo, 13 – C. de Florida, 14 – C. de las Antillas, 15 – C. del Golfo, 16 – C. del Atlántico Norte, 17 – C. de la Deriva del Atlántico Norte, 18 – C. de Noruega, 19 – C. del Cabo Norte, 20 – C. de las Azores, 21 – C. de las Canarias, 22 – C. Norecuatorial, 23 – Contracorriente Ecuatorial, 24 – C. de Guinea, 25 – C. de Angola, 26 – C. de Benguela, 27 – C. Sudecuatorial, 28 – C. de Brasil, 29 – C. del Atlántico Sur, 30 – C. de Agulhas, 31 – C. de Somalia, 32 – C. de Australia Occidental, 33 – C. de Índigo Sur, 34 – C. de Australia Oriental, 35 – C. de Kuroshio (= de Japón), 36 – C. de Oyashio (= de las Kurilas), 37 – C. del Pacífico Norte (= Deriva del Pacífico Norte), 38 – C. de las Aleutianas (= Subártica), 39 – C. de Alaska, 40 – C. de California, 41 – C. del Perú (= de Humboldt), 42 – C. del Cabo de Hornos; 43 – C. de las Malvinas (= de las Falklands), 44 – C. del Pacífico Sur, 45 – C. Antártica Circumpolar (junto con la C. del Atlántico Sur, la C. del Índigo Sur y la C. del Pacífico Sur, se llama la Deriva de los Vientos del Oeste, o la Deriva del Oeste), 46 – Deriva de los Vientos del Este (= C. Antártica Costera, o Antártica Subpolar).

BIOGEOGRAFÍA MARINA

Se realizó en el Departamento de Difusión y Publicaciones
del Centro EPOMEX-Universidad Autónoma de Campeche
Composición, diseño y proceso editorial a cargo de Jorge Gutiérrez Lara
Diseño de la cubierta por Juan M. Matú Fierros

ISBN 978-607-7887-09-6 (Versión impresa)
ISBN 978-607-7887-10-2 (Versión electrónica)



Biogeografía
Marina

 **CENTRO
EPOMEX**
Centro de Ecología, Pesquerías
y Oceanografía del Golfo de México



Universidad
Autónoma
de Campeche