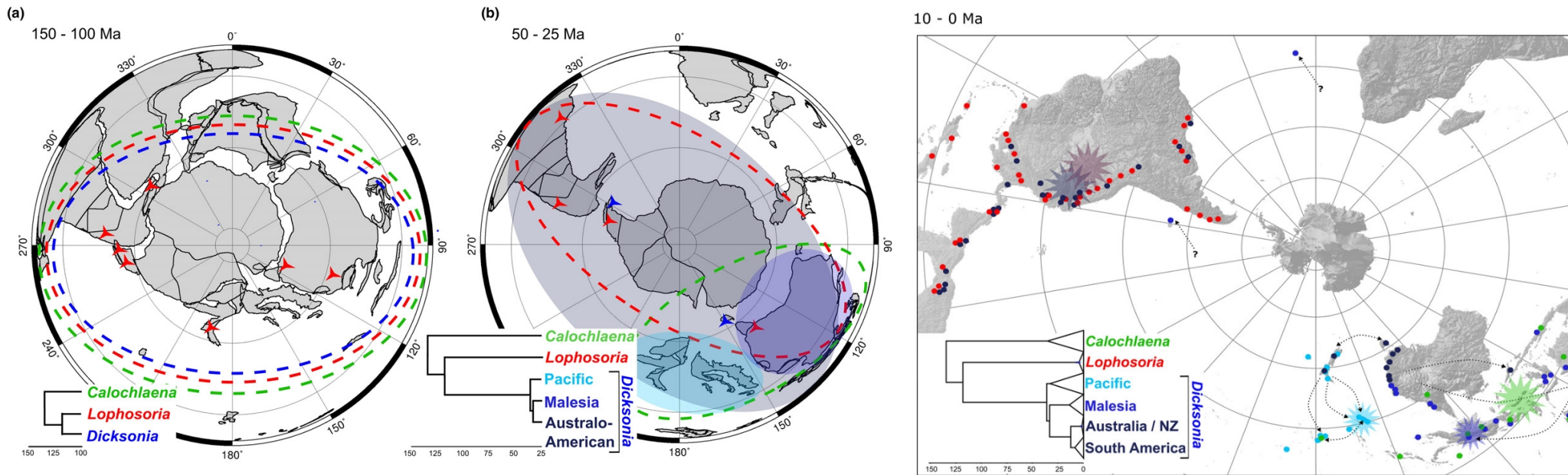
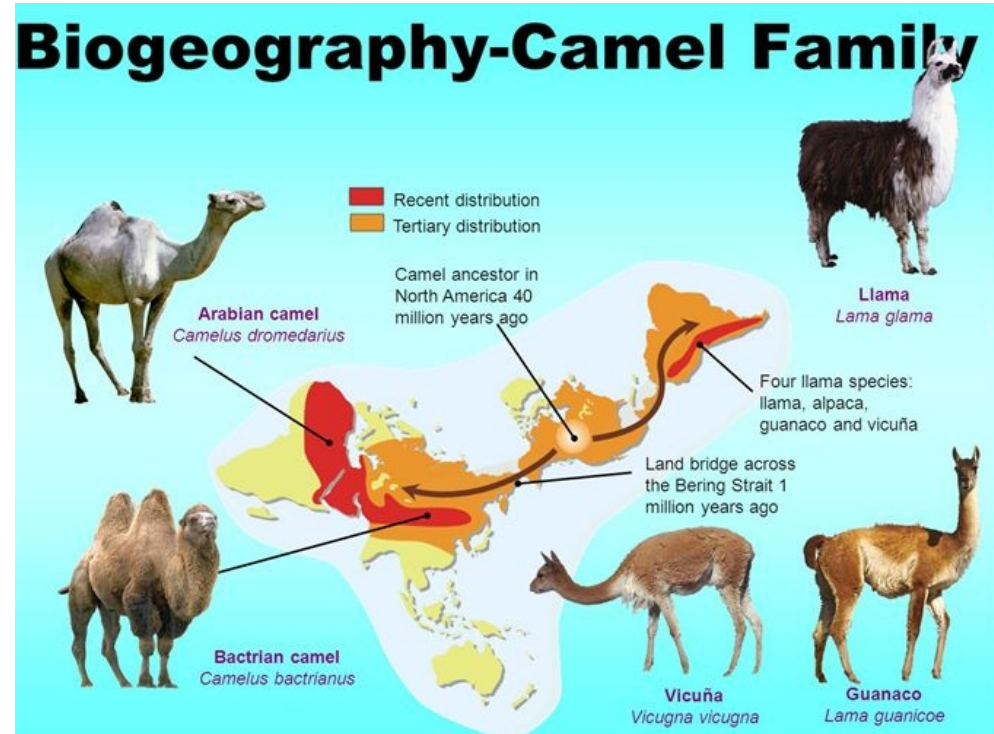


# Biogeografía histórica



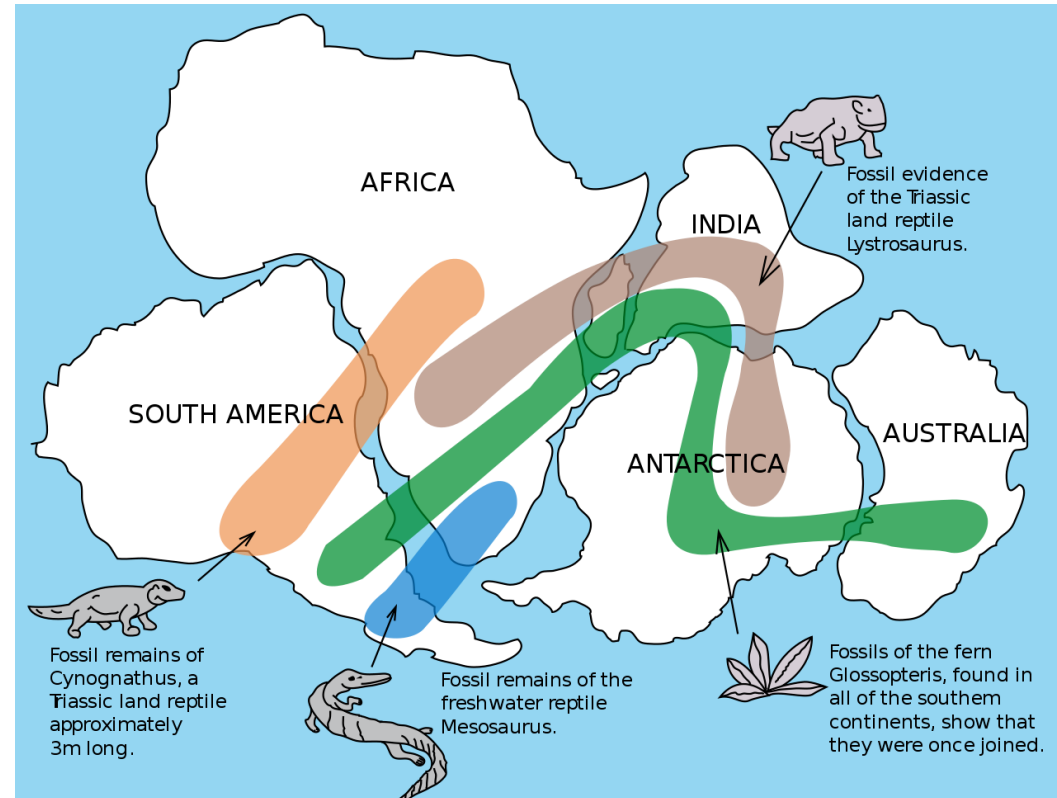
# Biogeografía

- Estudia los patrones de distribución de la biodiversidad pasada y presente, y las causas ambientales e históricas de los mismos.
- ¿Por que los organismos se distribuyen como lo hacen?
- ¿Como se han constituido las biotas a través del tiempo?



# Biogeografía

- Tiene un enfoque multidisciplinario.
- Requiere síntesis de información ecológica, genética, histórica y geológica.
- Su estudio es influenciado y ha influenciado a la geología (tectónica de placas, islas...)



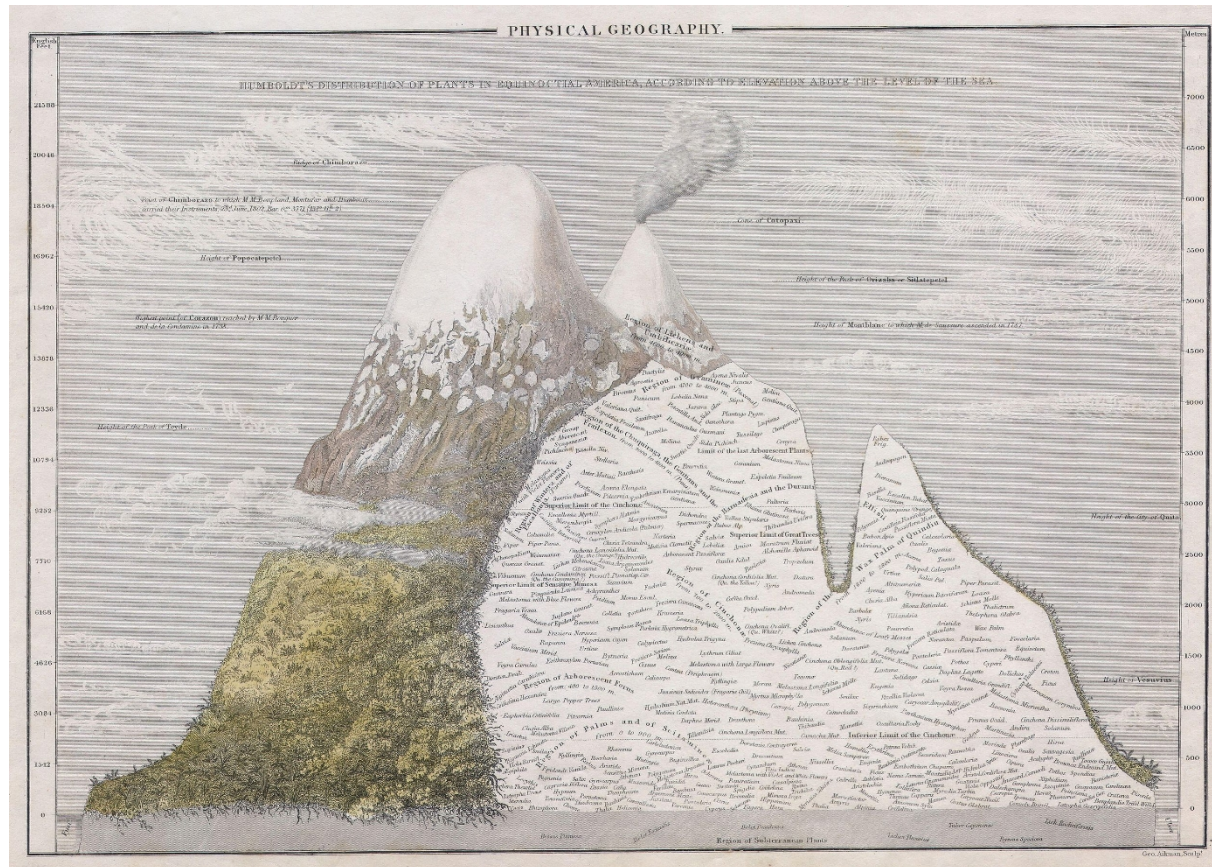
# Historia de la biogeografía

- Los humanos son buenos para encontrar patrones, tan buenos que los ven aún donde no hay (Pareidolia).
- Pudo surgir como una manera de reconocer peligro (es más ventajoso reconocer peligro donde no hay, que no reconocerlo donde hay).



# Historia de la biogeografía

- A. Humboldt (acompañado por A. Bonpland y apoyado por varios latinoamericanos como: Andrés Bello, José Celestino Mutis) se consideraría su fundador.
- Sus estudios en los Andes mostraron como la distribución de especies dependía de condiciones abióticas.



# Historia de la biogeografía

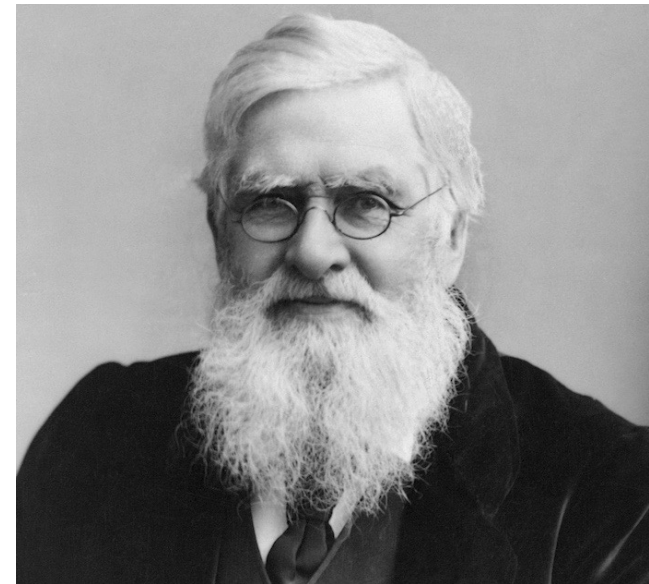
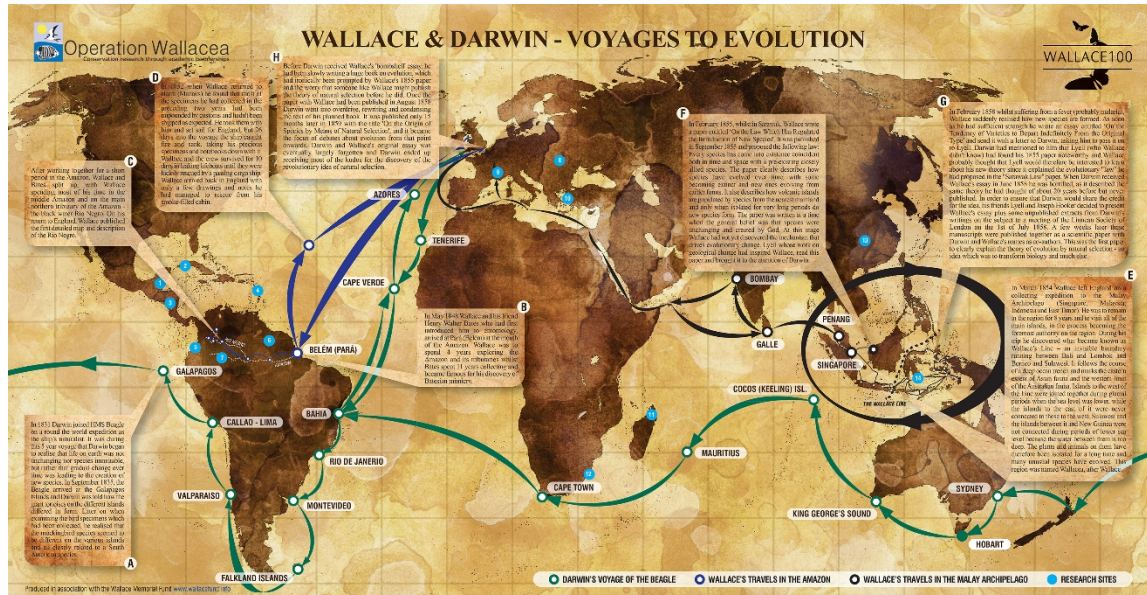
Bonpland



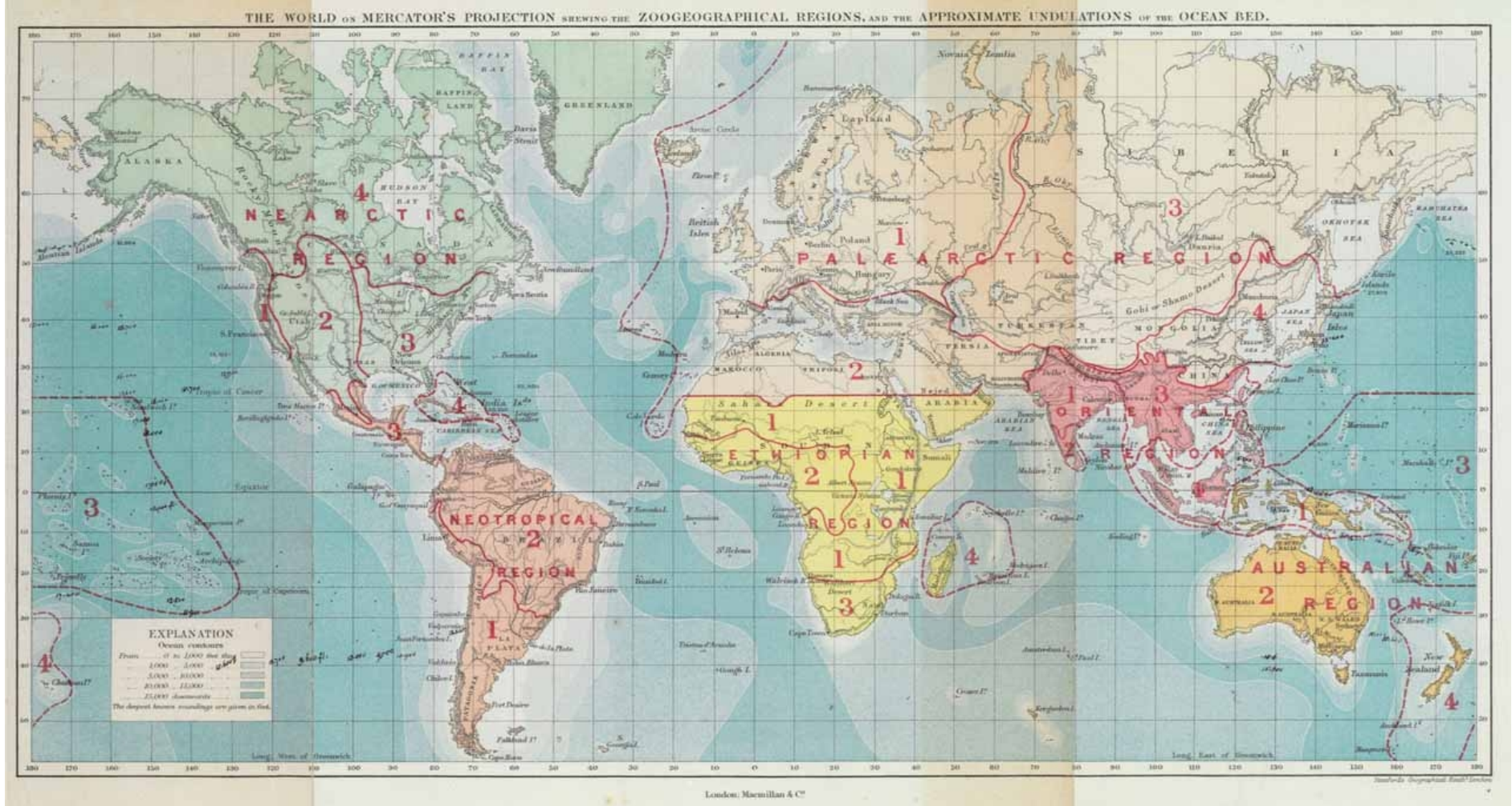
Humboldt

# Historia de la biogeografía

- Para los anglófonos Wallace (o Sclater) es el padre de la Biogeografía.



# Historia de la biogeografía





# Historia de la biogeografía

- Dispersalismo: organismos se originan en áreas reducidas y se dispersan a áreas amplias (barreras anteriores a divergencia).
- Vicarianza: organismos tienen áreas de distribución amplias que se fragmentan (barrera posterior a divergencia).

Dispersal model



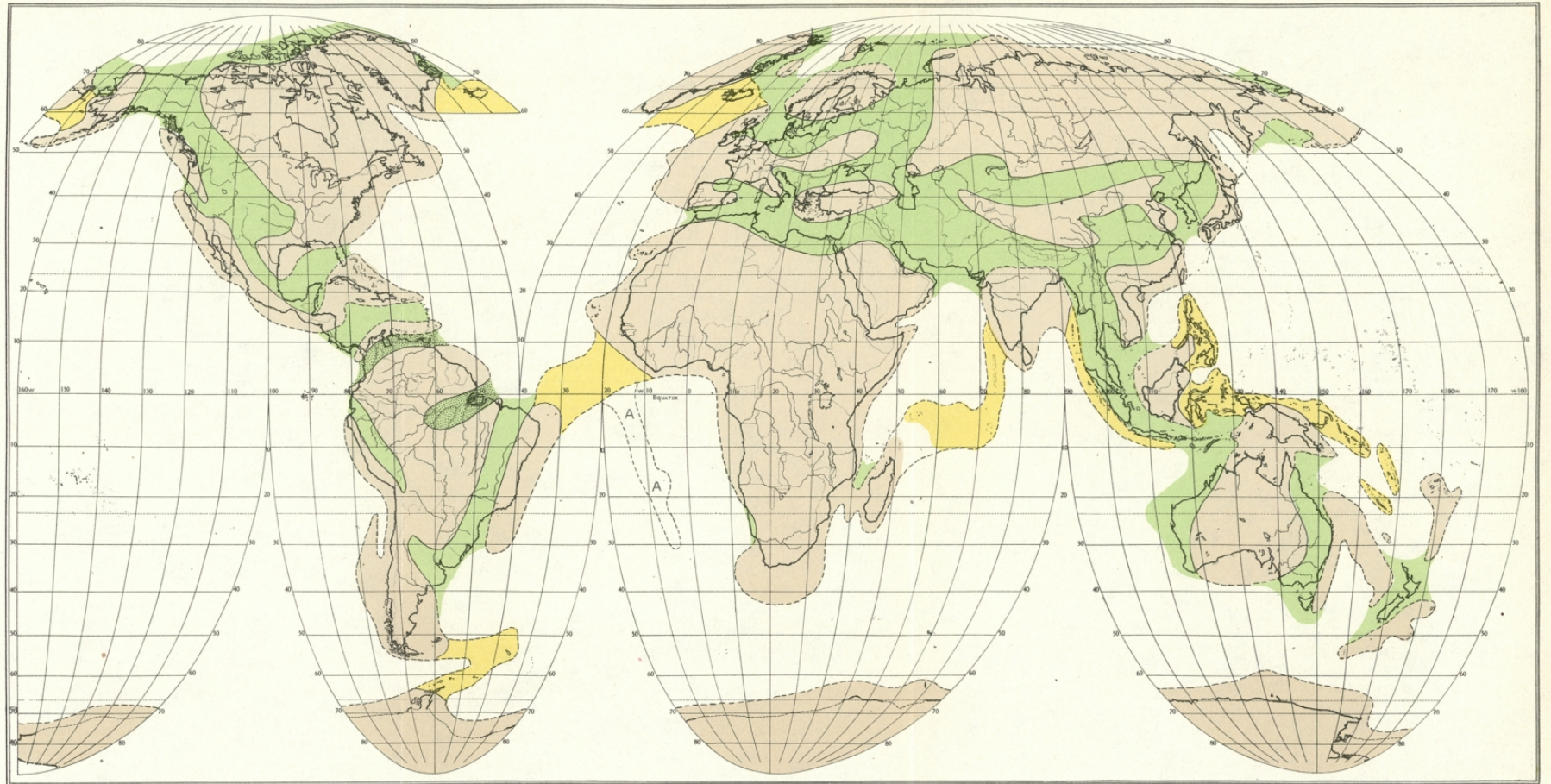
Vicariance model



# Historia de la biogeografía

- Originalmente se pensaba que los organismos venían de centros de origen de dimensiones reducidas (dispersalismo, estasis continental).
- Dispersión a larga distancia a través de barreras fuertes (océanos, montañas altas) es a primera vista improbable.
- Se propuso existencia de puentes de tierra o continentes sumergidos: “extensionismo”.

# Historia de la biogeografía



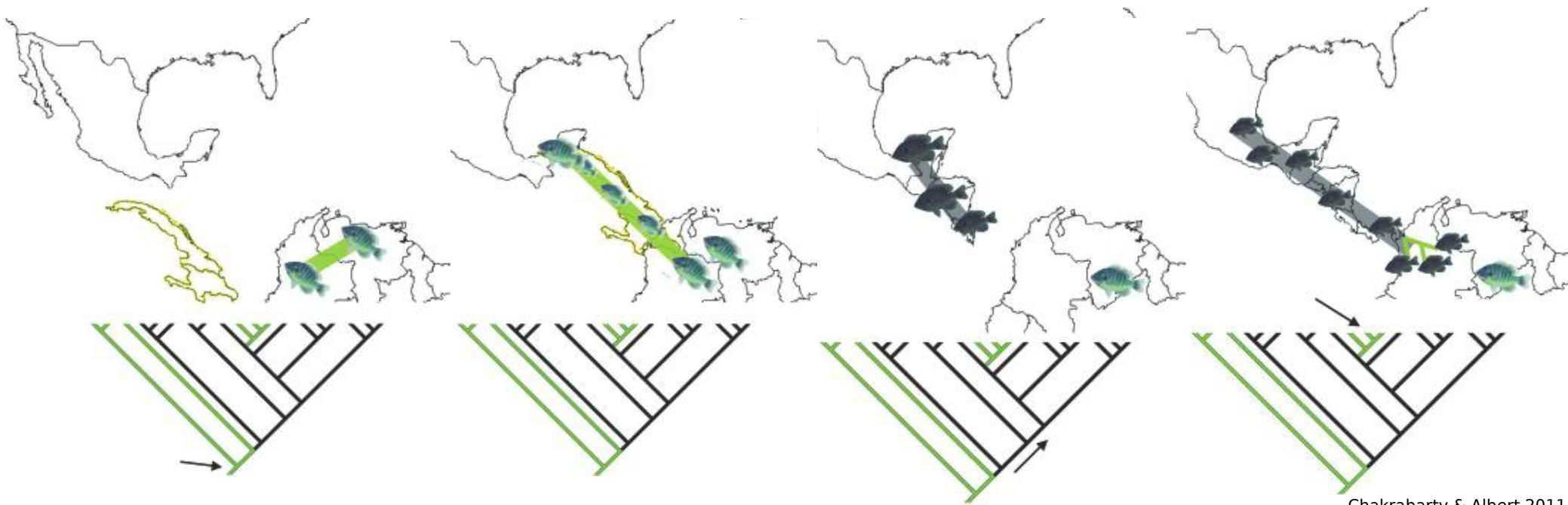
SYNTHETIC PALEOGEOGRAPHIC MAP OF ALL PERMIAN TIME

On Goode's Homalographic Projection

Oceans—white. Inland and shelf seas, and mediterraneans—green. Late Carboniferous in northern South America introduced to show geosynclines—green and dotted. Lands—brown. Land bridges and isthmian links—yellow. A, A, a probable isthmian link of Mesozoic time

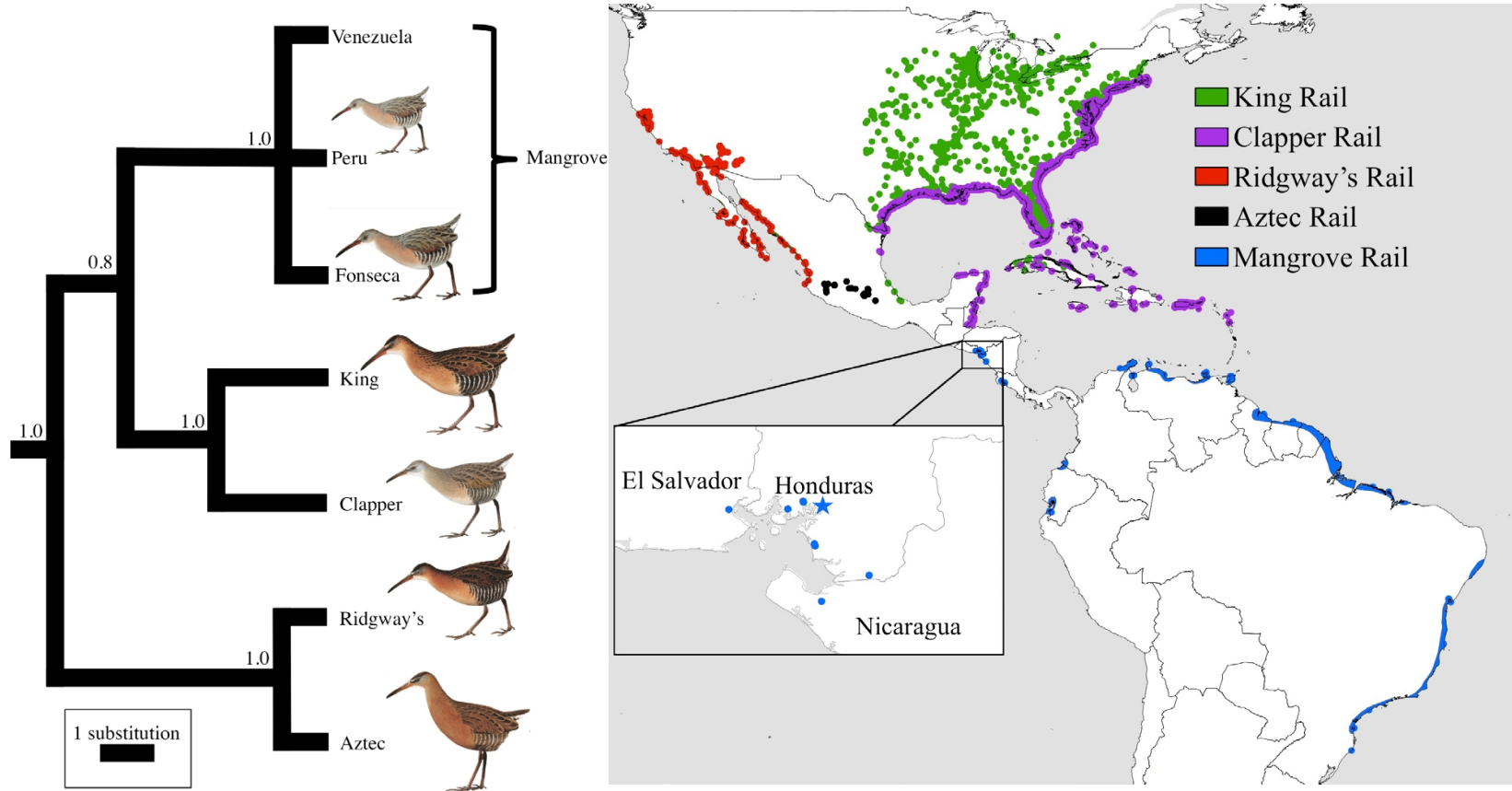
# Historia de la biogeografía

- Aunque hay debate de Dispersalismo vs. Vicarianza. En realidad pueden suceder en sucesión.



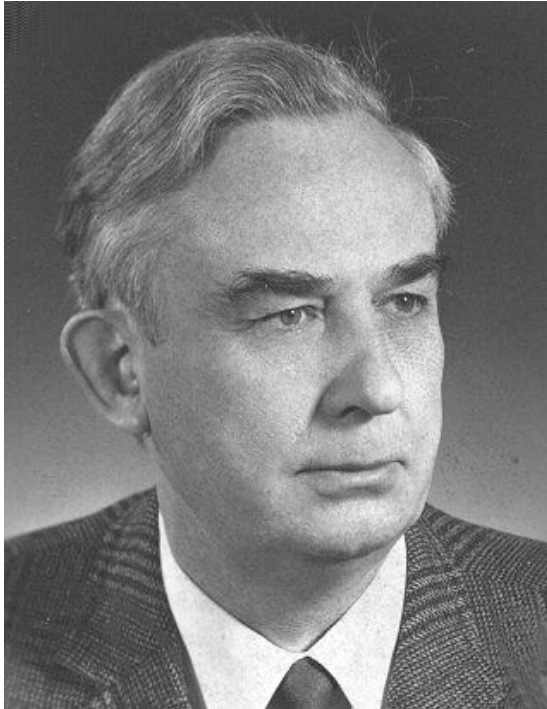
# Historia de la biogeografía

- Y a veces hasta difíciles de distinguir...



# Historia de la biogeografía

- La aceptación de la teoría de deriva continental y establecimiento del cladismo, fluencias muy profundas



Tres principios del cladismo:

- Las características cambian con el tiempo (plesio- vs. apomorfías).
- Todo grupo natural de organismos tiene un ancestro común.
- Los linajes se dividen en patrones dicotómicos

# Biogeografía filogenética

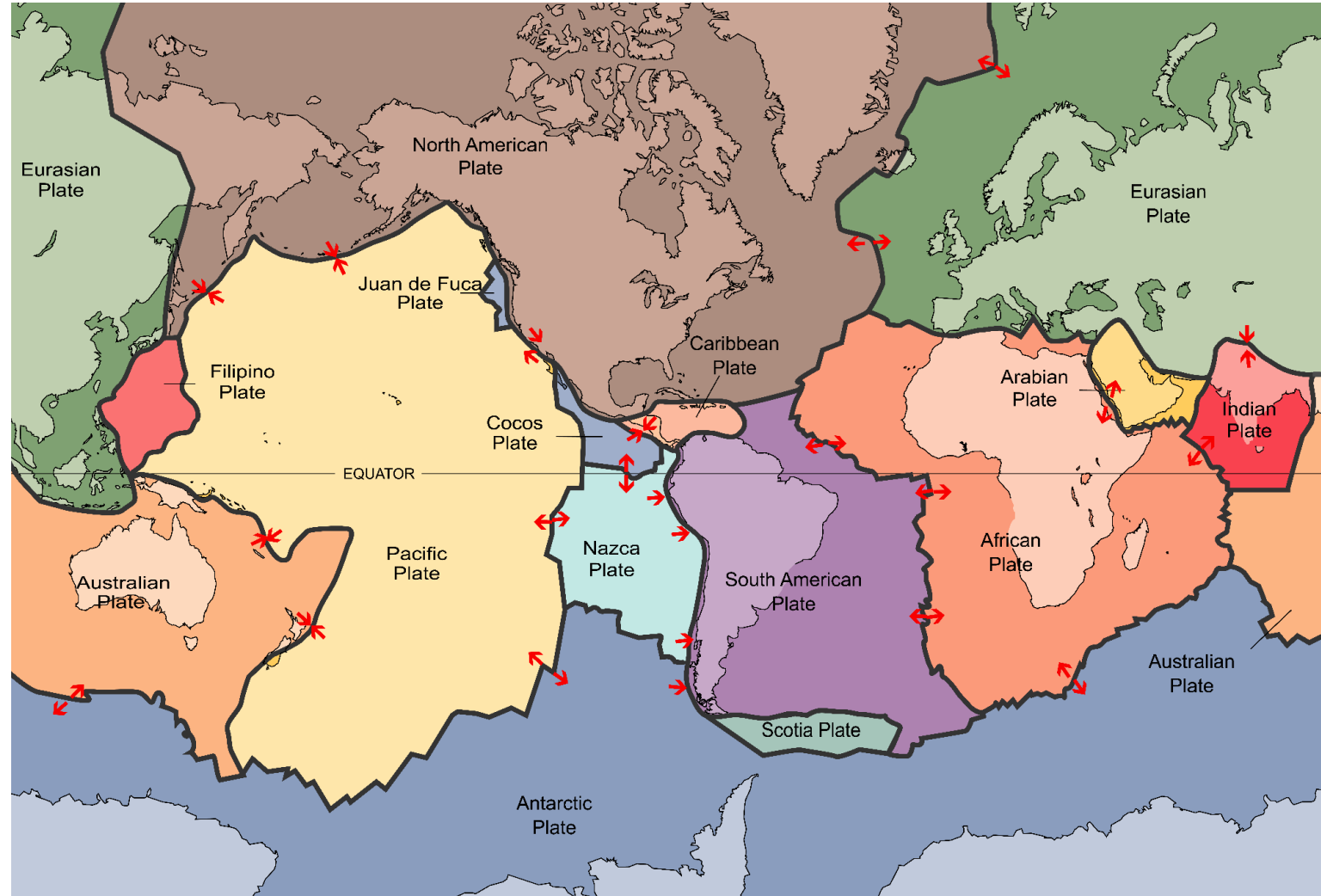
- Biogeografía filogenética: Establecimiento del cladismo (morfología) permitió incluir información filogenética de los grupos para inferir Biogeografía.
- Se asume que las especies con características plesiomórficas permanecen cerca de áreas de origen.
- Taxa con características derivadas van a ser quienes se dispersen.

# Biogeografía filogenética

- Fue fuertemente criticada por depender del dispersalismo (que es estocástico) para explicar patrones:
- 1- Hipótesis no pueden ser refutadas: basta con “aplicar” cualquier número de eventos de dispersión para explicar cualquier patrón, por inusual que sea.
- 2-Tiene poco poder predictivo, dispersalismo se puede escudar en idiosincrasias exclusivas a linajes y no explica como grupos diferentes tienen distribuciones semejantes
- Un segunda mitad de S.XX, vicarianza fue favorecida.

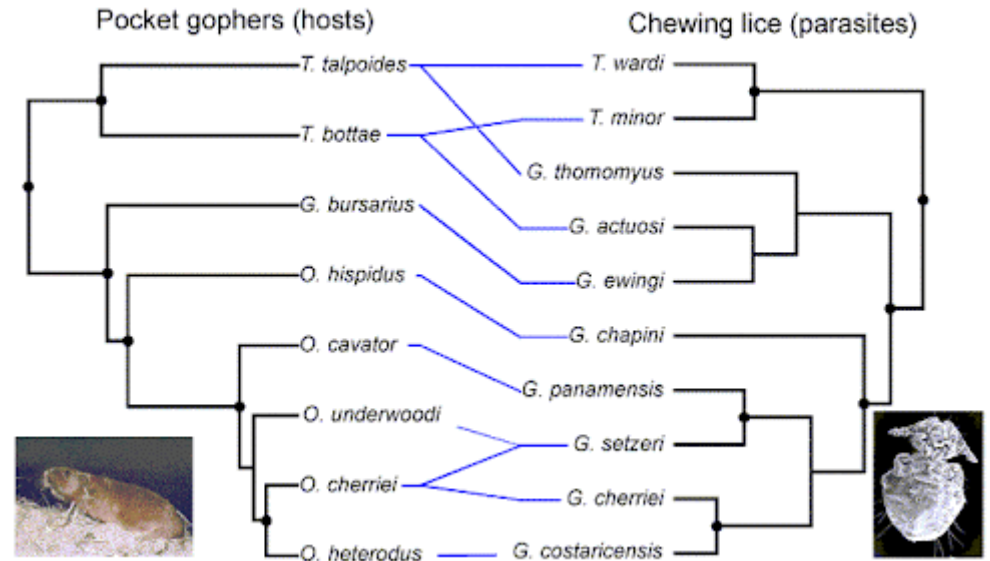
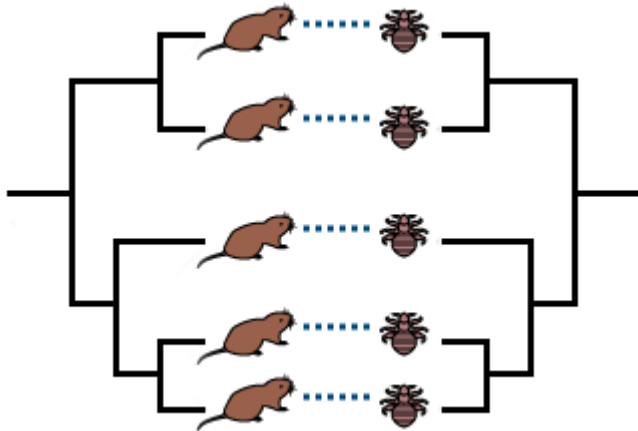


La teoría de deriva continental ayudó a establecer el concepto de vicarianza moderno



# Biogeografía cladística

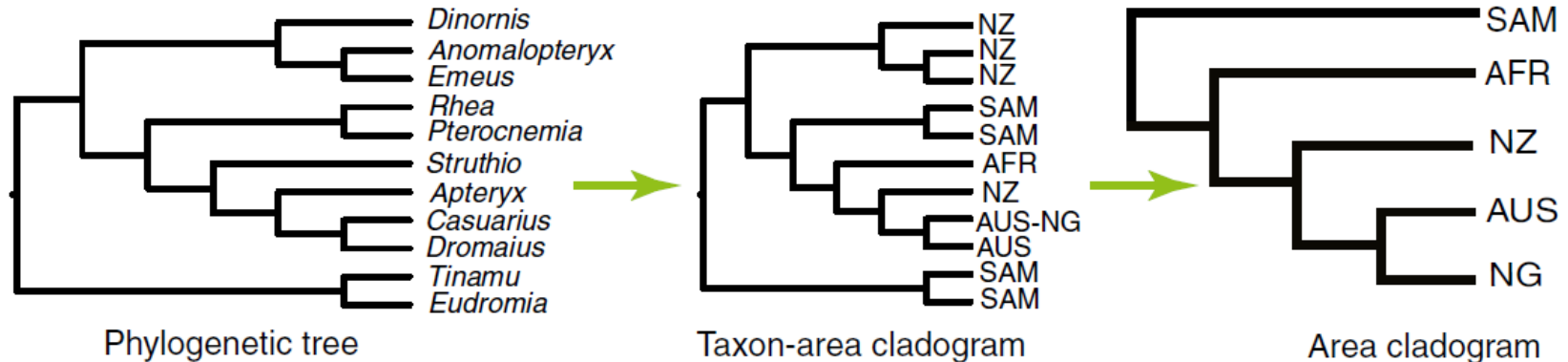
- Maximiza la parsimonia (como en cladismo). Resuelven relaciones de áreas usando filogenias de organismos (parásitos : especies y hospederos : áreas). Si hay co-especiación, filogenias de parásito y hospedero serían topológicamente idénticas, pero muchas veces no es el caso



(Hafner & Nadler, 1988)

# Biogeografía cladística

- Se asume especiación alopátrica
- Se resuelve el cladograma de áreas usando métodos basados en parsimonia hasta que cada área aparece una sola vez.
- Se asume que Áreas que tienen biotas más similares, tienen conexión más reciente.

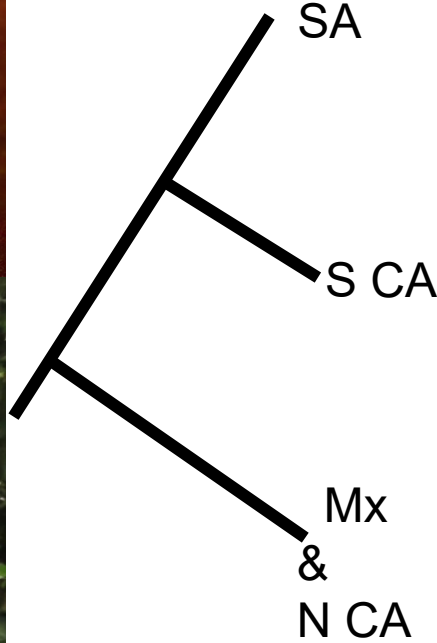


Nota: esta topología del árbol filogenético, no se ajusta a la evidencia reciente más convincente

# Biogeografía cladística

- Ventajas:
- Hipótesis se pueden poner a prueba. El grado de congruencia entre clados con patrones de divergencia y distribución similares actúa como líneas de evidencia independiente para poner a prueba hipótesis.
- Se pasa de un enfoque taxonómico a uno basado en áreas (mayor poder predictivo: busca patrones más generales no idiosincrasias de clados).

# Biogeografía cladística



# Biogeografía cladística

- Desventajas:
- Dispersalismo es relegado a ser un evento con casi nula influencia en conformación de biotas (solo para linajes), y no se puede poner a prueba.
- No obstante dispersalismo se puede invocar para explicar distribución ancestral extensa.

# Biogeografía cladística

- Desventajas:
- Las relaciones entre áreas son basadas en “patrones” y no en procesos: primero se descubre el patrón y después se infiere causa. Diferentes procesos (ej extinción, dispersión) en diferentes tiempos pueden producir los mismos patrones y su “equivalencia” entonces no sería real.
- Áreas pueden tener patrones reticulados y esto no se ajusta a principios cladísticos.

# Biogeografía basada en eventos

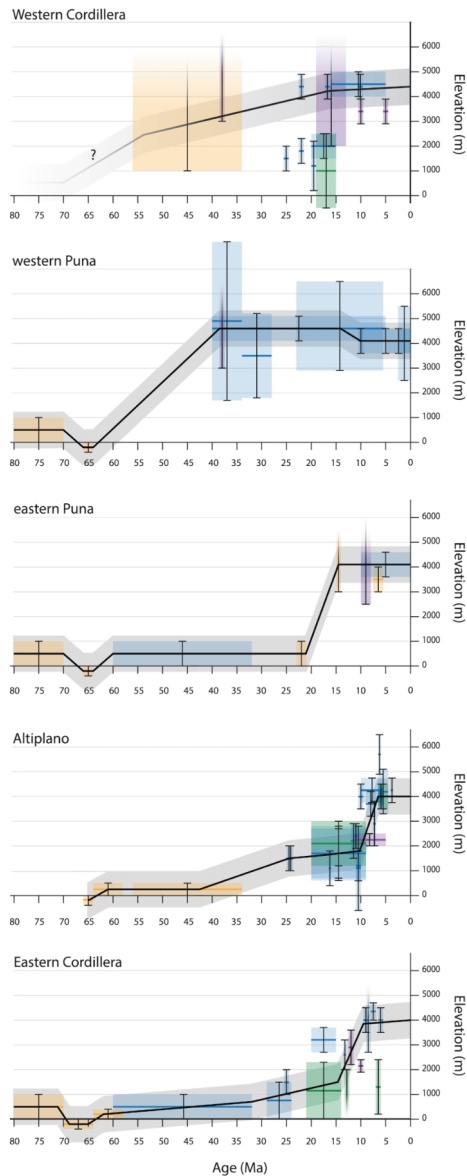
- Se usan modelos donde se definen costo de diferentes eventos (eso lo definimos al inicio y puede variar en diferentes grupos).
- Además de dispersión y vicarianza se toman en cuenta extinción y duplicación (especiación simpátrica o no, dentro de un área geográfica). Estos se organizan en modelo de matriz de costos.
- Se debe conocer el cladograma probable de las áreas.



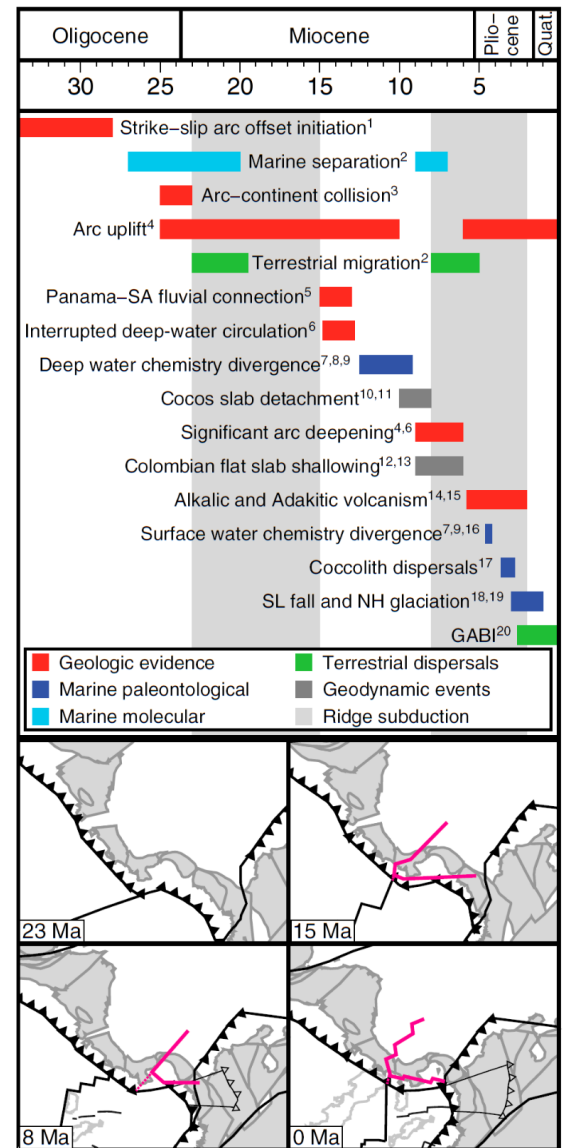
# Biogeografía basada en eventos

- El ritmo de secuencias geológicas puede ser bien conocido (separación de masas de tierra de Pangea  $\pm$ ) o más controversial (cierre de istmo, ascenso de Andes).
- Incluso regiones “bien estudiadas” pueden estar llenas de controversia (asi es en cualquier reconstrucción biogeográfica) especialmente si se sabe que son geológicamente complejas.

Paleoelevaciones  
estimadas de  
distintos sectores  
de los Andes  
centrales.  
(Boschman 2021)



Diferentes líneas  
de evidencia  
sugieren  
diferentes  
escenarios y  
ritmos  
(McGirr et al.,  
2020)



# Biogeografía basada en eventos

Se diferencia de cladística en que los procesos no son inferidos a posteriori, sino a priori y ligados a un modelo con matriz de costos. Diferente matriz: diferentes resultados.

Se puede comparar estadísticamente nuestro modelo con distribución nula (producto de distribuciones aleatorias).

Fijar costos de eventos no es fácil. Frecuentemente se busca optimizar parsimonia (ámbitos de ancestros se conservan en descendientes): se favorece vicarianza sobre extinción y dispersión.

# Biogeografía basada en eventos

DIVA es popular: mapean las áreas en la filogenia e infiere áreas ancestrales en bifurcaciones (nodos internos) de filogenia (minimizando extinciones y dispersiones).

Meta análisis indican que plantas son más afectadas por dispersión reciente (esporas o semillas) y animales más por eventos de vicarianza antiguos por poder adaptarse mejor a cambios (¿en parte por capacidad de desplazarse?: ¿hay equivalente vegetal de lémures, tuataras o kiwis?).



# Biogeografía basada en eventos

Limitantes:

Como extinción puede no dejar huellas, se pueden inferir patrones falsamente incongruentes

Parsimonia subestima el No. eventos de extinción y dispersión.

Considera el tiempo relativo de divergencia (igual a todas las filogenias), pero no el absoluto (aunque este puede incluirse), lo que puede llevar a “pseudo congruencia”: patrones similares pero realmente separados tanto en el tiempo, que sus causas pueden ser muy diferentes.

# Biogeografía paramétrica

- Incluye la variable tiempo (reloj molecular): divergencia entre linajes se puede estimar empleando los cambios en secuencias moleculares (amonoácidos, nucleótidos) las cuales se acumulan en el tiempo.
- Obtener distancia genética (número de sustituciones entre 2 secuencias) es sencillo.
- La mayoría de cambios que se fijan en las secuencias son neutrales. Cualquier parte del genoma puede cambiar, pero hay regiones que están bajo mayor presión selectiva que otras para corregir errores (por tanto cambian menos en el tiempo).

# Datación de eventos de divergencia

- Las tasas de sustitución varían entre diferentes partes del genoma y organismos.
- No es lo mismo la tasa de sustitución en 1<sup>a</sup> posición que en 3<sup>a</sup> de codón (aminoácido muchas veces es el mismo), de un gen codificante o de un intrón, de un gen de membrana interna de mitocondria o de un microsatélite (aunque todos cambien, los mecanismos de corrección de ADN son más o menos estrictos).



# Pasos para datar de eventos de divergencia

- 1- Se obtiene la distancia genética entre dos secuencias (taxa), se identifica el fósil más antiguo con cars. diagnósticas de uno de taxa de los que proviene una secuencia y se usa la edad del fósil como la edad mínima de divergencia entre secuencias.
- 2- Se calcula la tasa de sustitución dividiendo la distancia genética entre el tiempo (108 sust. en 50 Ma = 2.16sust./Ma o 0.00000216/año).
- 3- Usando #sust./tiempo, las distancias genéticas entre otros taxa se pueden convertir en estimaciones de edad = #sust./ tasa). Ej. Si tenemos 150 sustituciones entre otros 2 taxa en la misma filogenia, podemos decir que estos divergieron hace  $150 \text{ sust} / 2.16 \text{ sust/Ma} = \mathbf{69.4 \text{ Ma}}$

# Datación de eventos de divergencia

- Aunque algunas regiones y clados tienen tasas relativamente constantes, NO existe un reloj universal.
- Si un grupo no cuenta con fósiles se puede trabajar con grupos hermanos, a veces se pueden usar eventos geológicos o calibración secundaria (edades calculadas de relojes moleculares de otros estudios).
- Topologías incorrectas y modelos de sustitución (de nucleótidos) inadecuados pueden afectar las longitudes de las ramas y por tanto llevar a sesgos en las dataciones.

# Datación de eventos de divergencia

- Se recomienda trabajar con filogenias bien soportadas para evitar mucha incertidumbre topológica.
- Es necesario conocer a profundidad la morfología del grupo de interés ¿Por qué? Morfología es casi siempre única información de fósil.
- Conocer a profundidad morfología del fósil y grupo nos permite asignarlo con mayor certeza a determinado clado y así a determinado evento de divergencia.

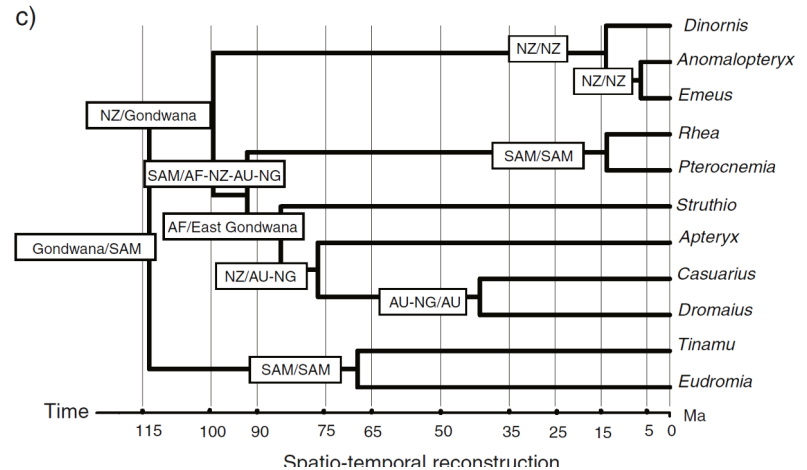
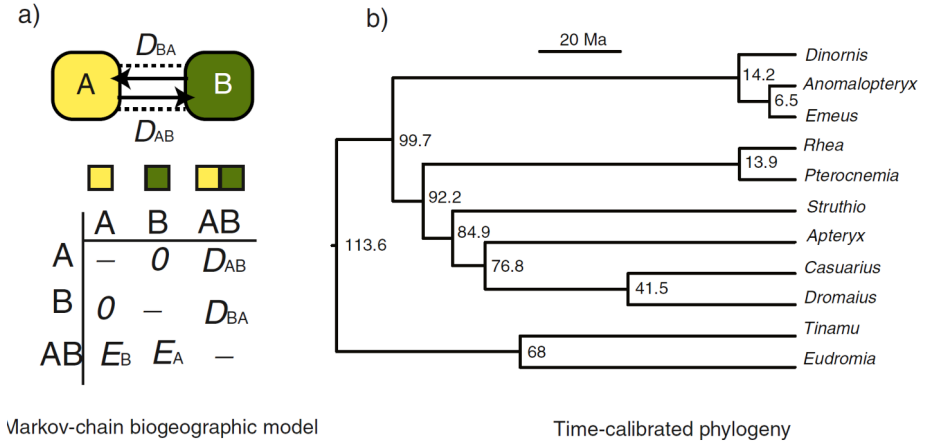
# Biogeografía paramétrica

- Se incorporan modelos estadísticos. Cada evento tiene un costo.
- Extinción, dispersión y vicarianza son parámetros que se incorporan en cadena de Markov\* → determina tasa instantánea de cambio entre los estados (estados son las áreas que ocupa un clado).
- Se logra estimar la probabilidad de las diferentes combinaciones de áreas en cada nodo.

\*sucesión de variables aleatorias donde la probabilidad que suceda un evento y depende solo del evento anterior.

# Biogeografía paramétrica

- A) Matriz de costos: con estados (áreas) y costos para los cambios de estado
- B) Filogenia datada
- C) inferencia biogeográfica: se infiere el estado ancestral en cada evento cladogénico (nodos)
- Cambio directo de A a B o de B a A NO se considera por requerir costos de dos eventos: primero dispersión de A a AB o B a AB y luego extinción de área ancestral





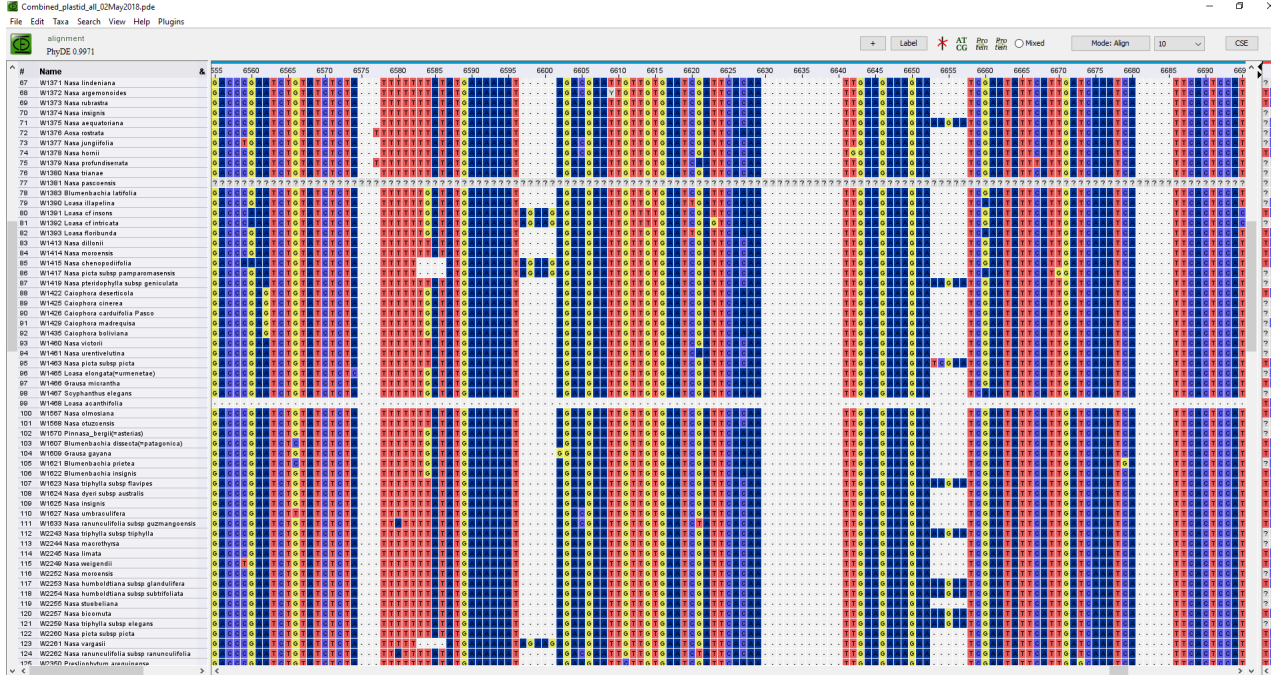
*Nasa rubrastra*  
(Ecuador)



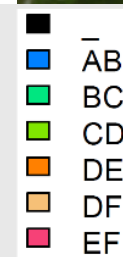
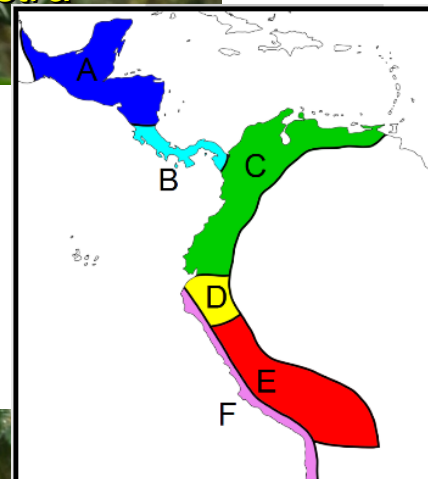
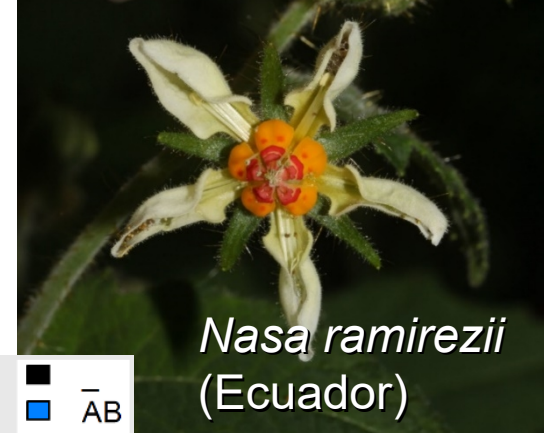
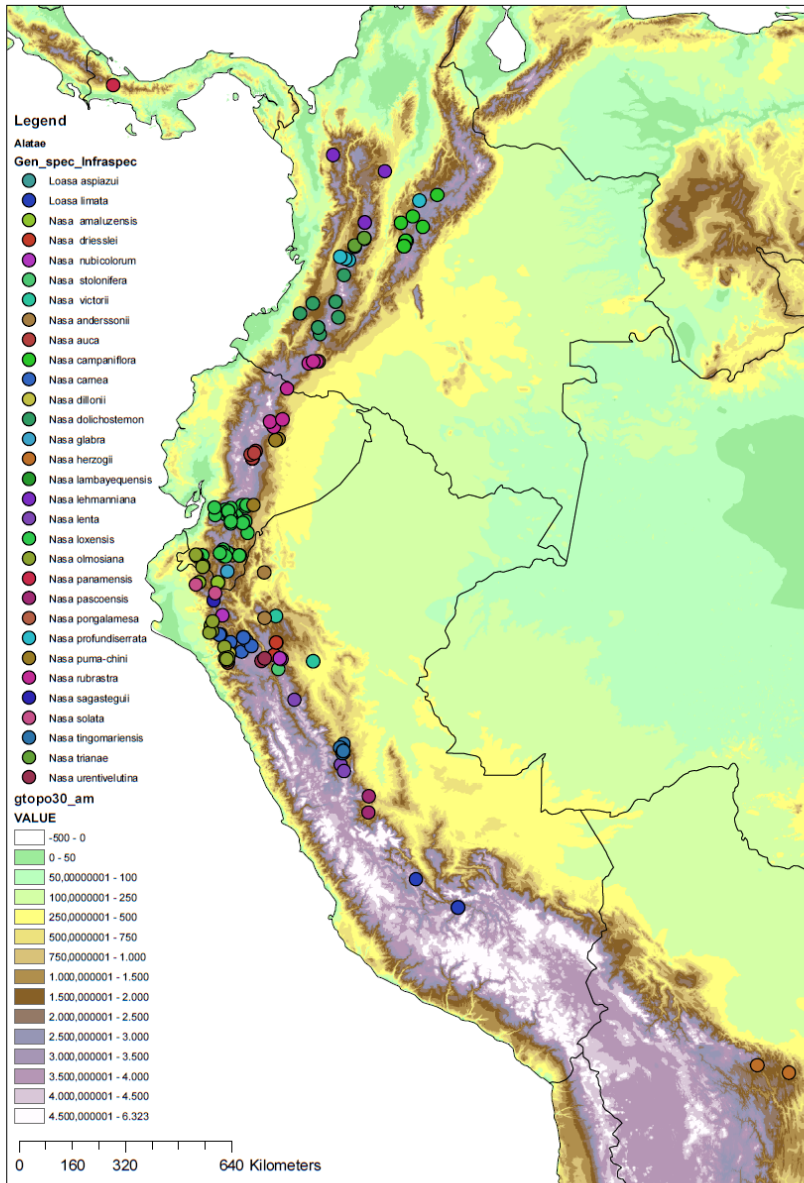
*Nasa dillonii* (Perú)



*Nasa ramirezii*  
(Ecuador)



*Nasa driesseii* (Perú)







# Biogeografía paramétrica

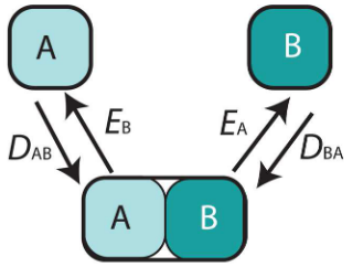
- Cada estado es evaluado en términos de verosimilitud más que parsimonia, por tanto incorpora mejor la incertidumbre incluso a nivel filogenético (se pueden incorporar árboles alternativos a análisis).
- Permite comparar hipótesis alternativas estadísticamente: LnL, AIC... Se puede cuantificar que tan bien cierto modelo se ajusta a los datos. Se pueden comparar reconstrucciones alternativas entre sí, no solo con patrones producto de azar.

# Biogeografía paramétrica

- Se integra el tiempo de divergencia evolutiva entre linajes en la inferencia biogeográfica.
- Se puede tener un control muy preciso sobre la matriz de costos de cambio de estado al dar diferentes valores a diferentes transiciones o hacer a algunas imposibles.
- Una desventaja es que la evolución en los ámbitos de distribución no se asocia a diversificación, pero puede ser que el cambio en ámbitos si causa diversificación: *Lupinus*.

# Biogeografía paramétrica

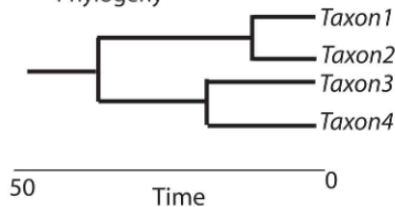
**A** Markov chain



**B** Q instantaneous transition matrix

	$\emptyset$	A	B	AB
$\emptyset$	–	0	0	0
A	$E_A$	–	0	$D_{AB}$
B	$E_B$	0	–	$D_{BA}$
AB	0	$E_B$	$E_A$	–

**C** Phylogeny

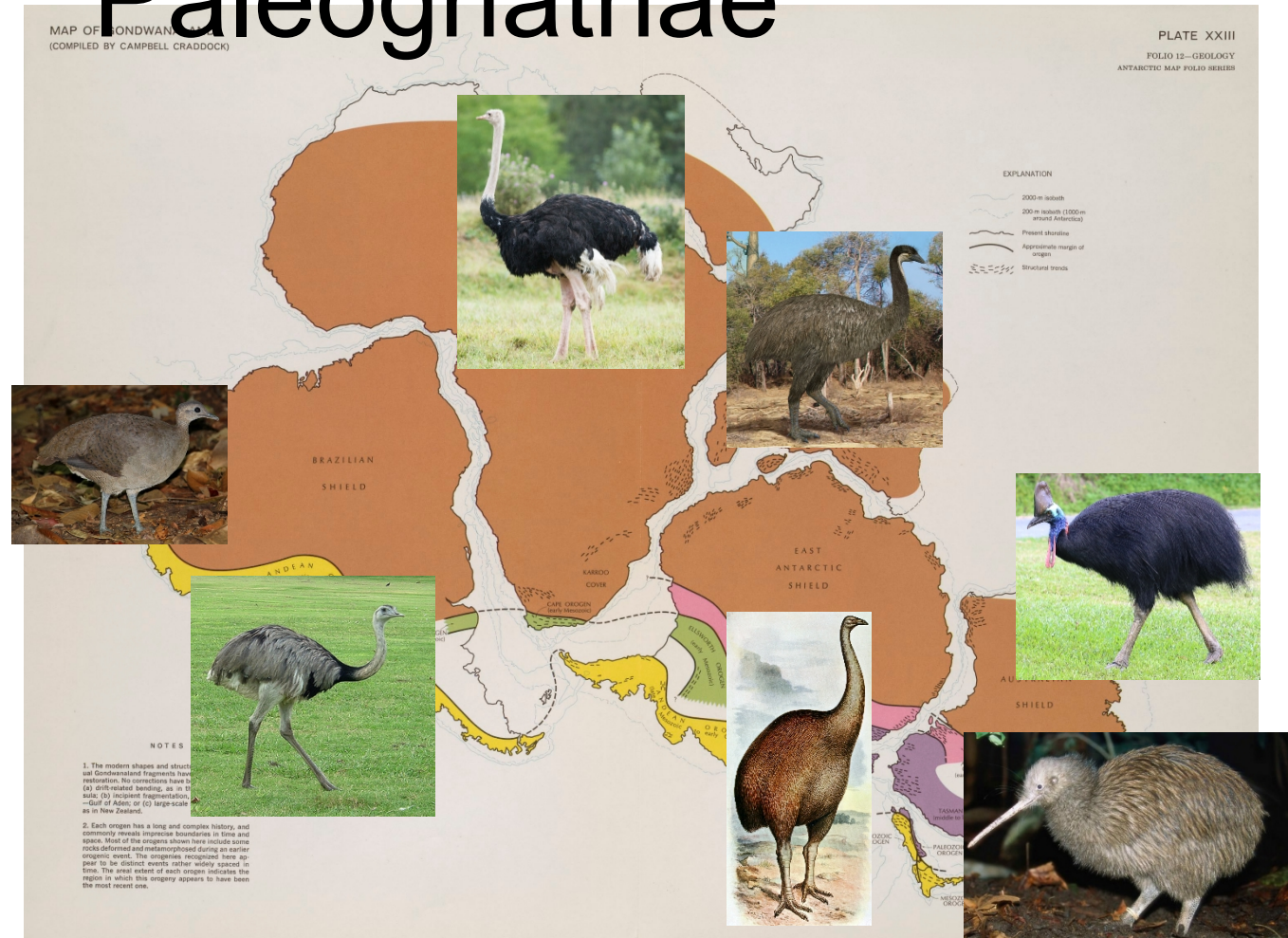


$$P = e^{Qv} = e^{Qt}$$

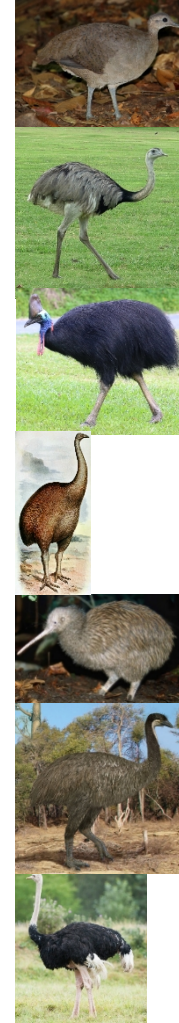
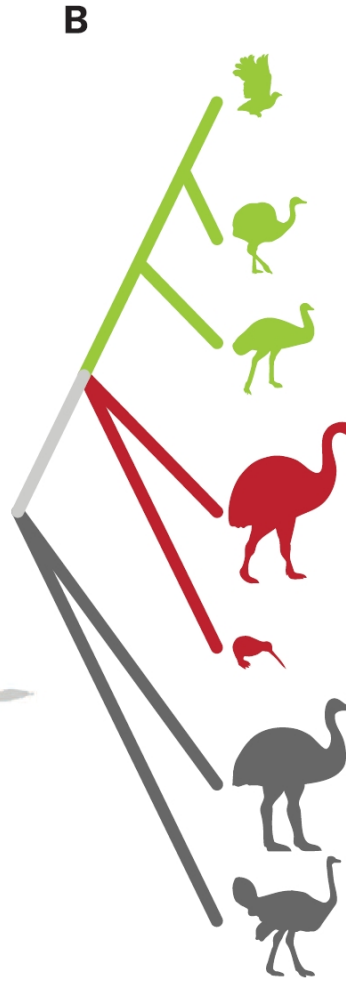
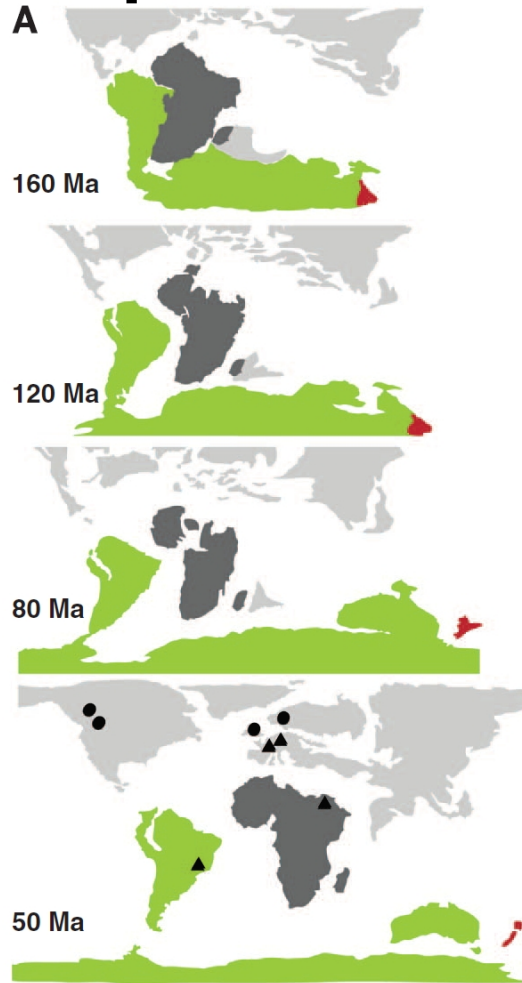
- DEC es popular, permite estimar las tasas de máxima verosimilitud en expansiones y contracciones de ámbito

# Dispersalismo vs. Vicarianza en Paleognathae

Se pensó que la divergencia de Paleognatas fue producto de vicarianza debida a la fragmentación de Gondwana.

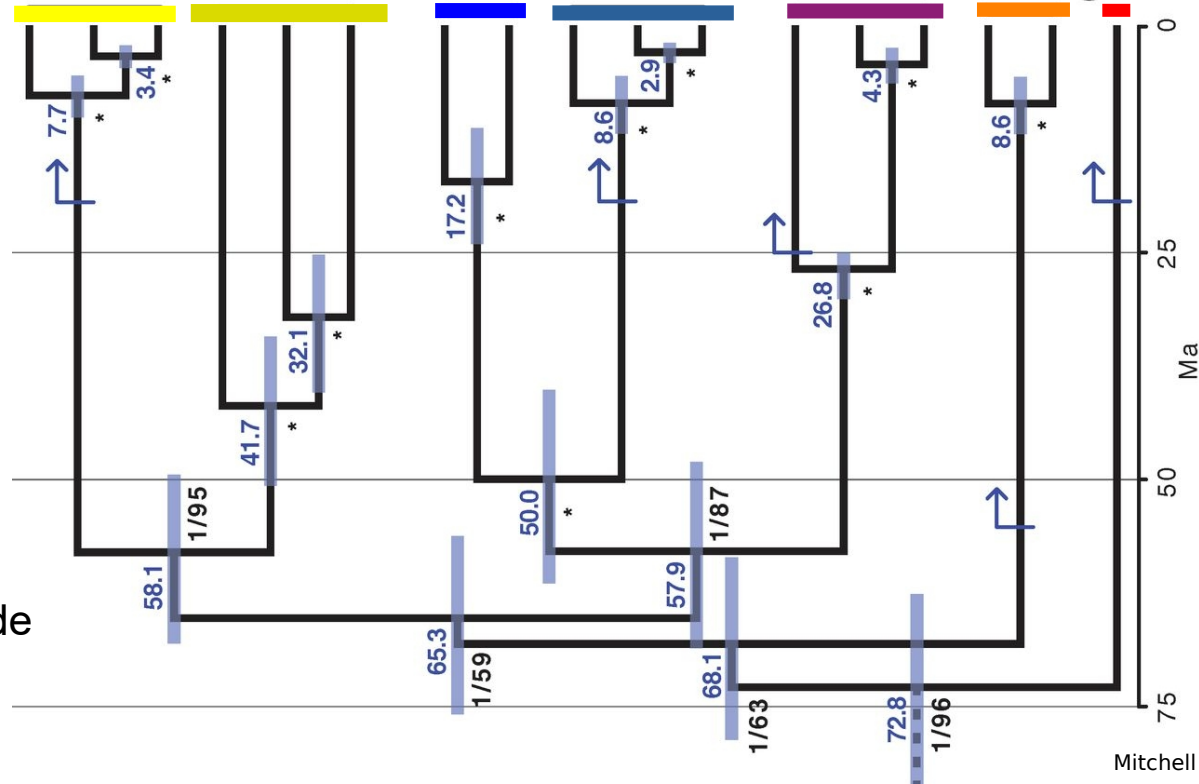


# Dispersalismo vs vicarianza



Si la cladogénesis hubiera sido solo resultado de vicarianza (como se esperaría con un grupo con poca capacidad de dispersión) se hubiese esperado una filogenia con esta topología (notar orden de eventos de divergencia).

# Dispersalismo vs vicarianza

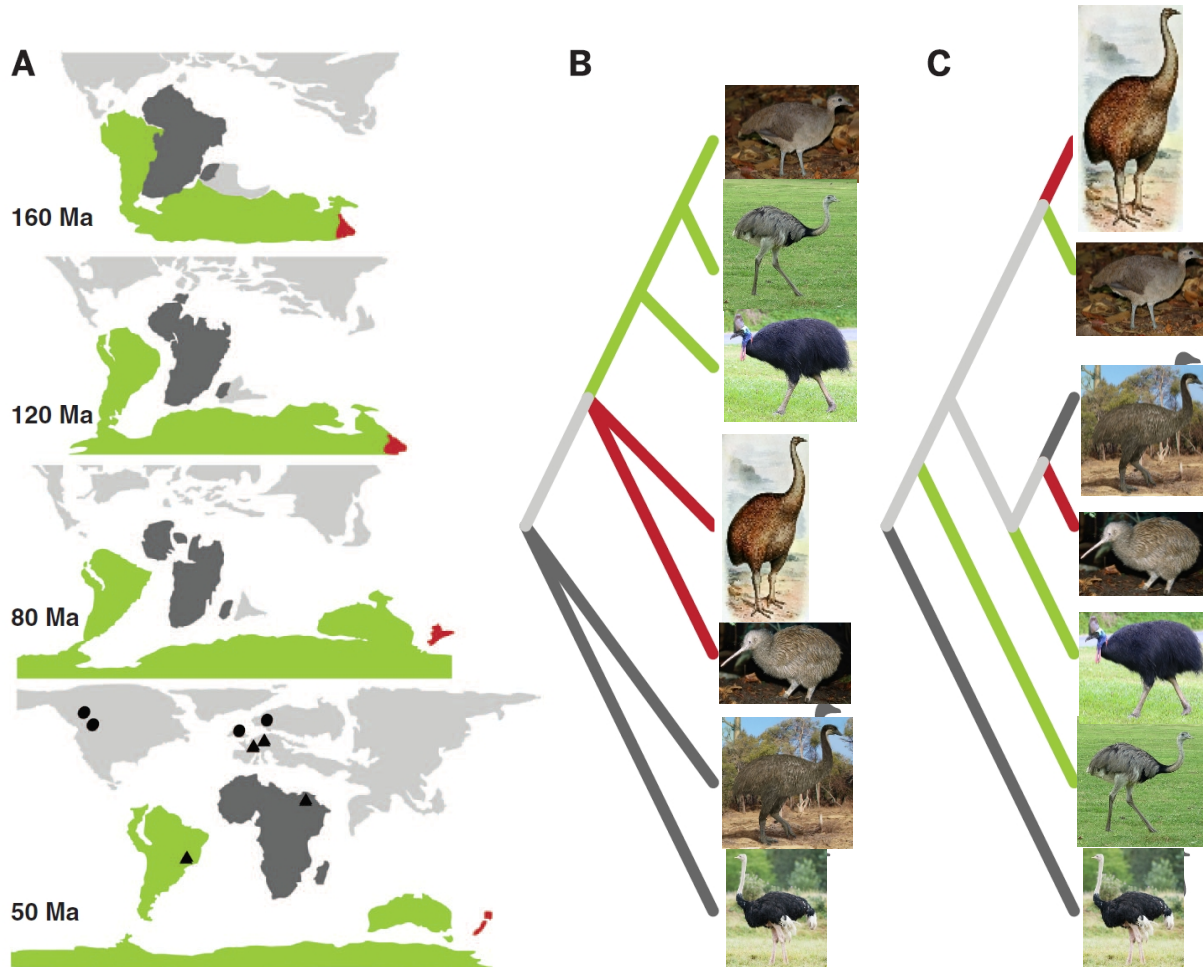


Esta es una reconstrucción filogenética con evidencia más sólida. Flechas indican cuando se perdió capacidad de vuelo



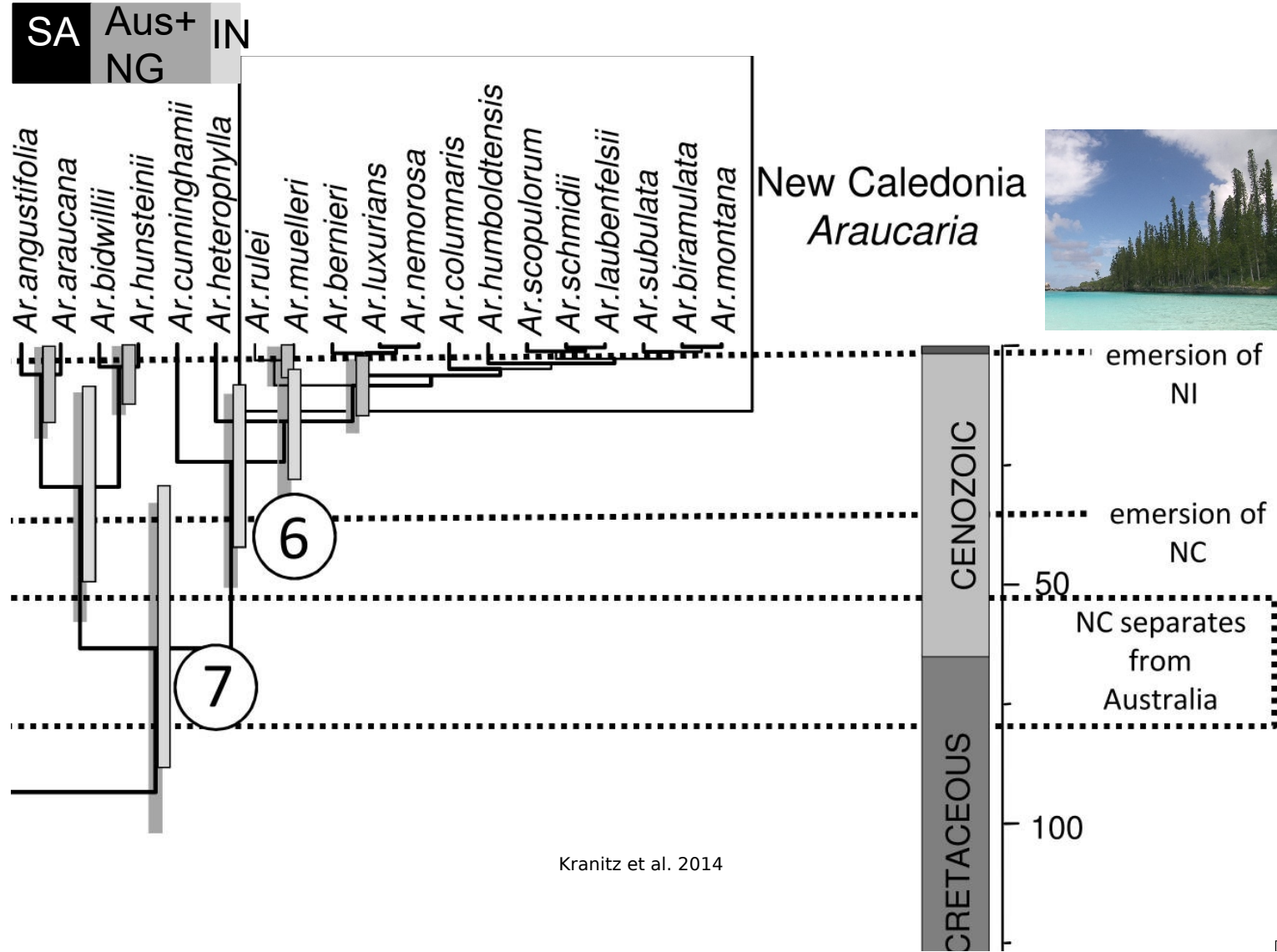
Paleognata ancestral voladora

# Dispersalismo vs vicarianza



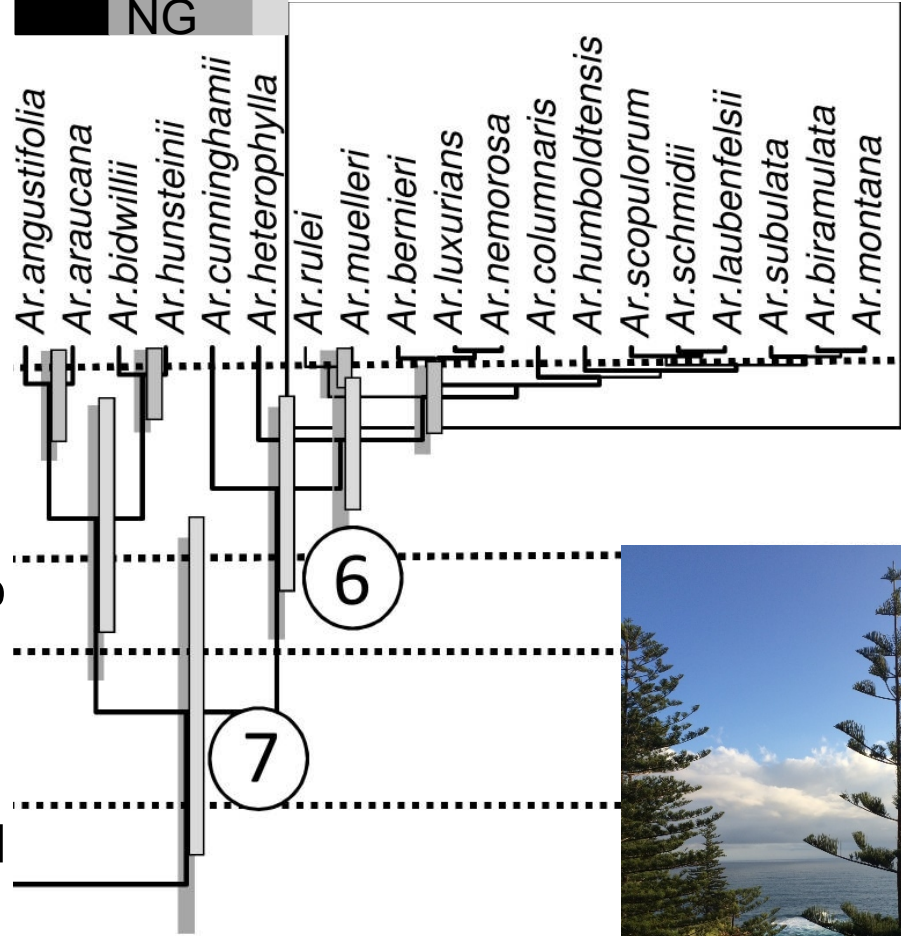
La distribución espacial y temporal de las paleognatas indican que la vicarianza por sí sola NO puede ser la responsable del patrón de distribución del clado.

La datación de la filogenia de *Araucaria* y la historia geológica de Nueva Caledonia (re emergió hace 37 My) indican que *Araucaria* no es un relictos en la isla, sino un inmigrante relativamente reciente, que sea diversificado en la isla en los últimos 20 My.





SA Aus+ IN  
NG

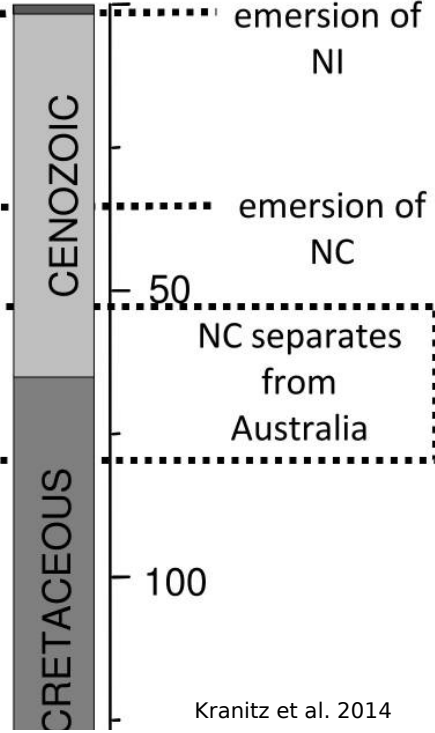


New Caledonia  
*Araucaria*

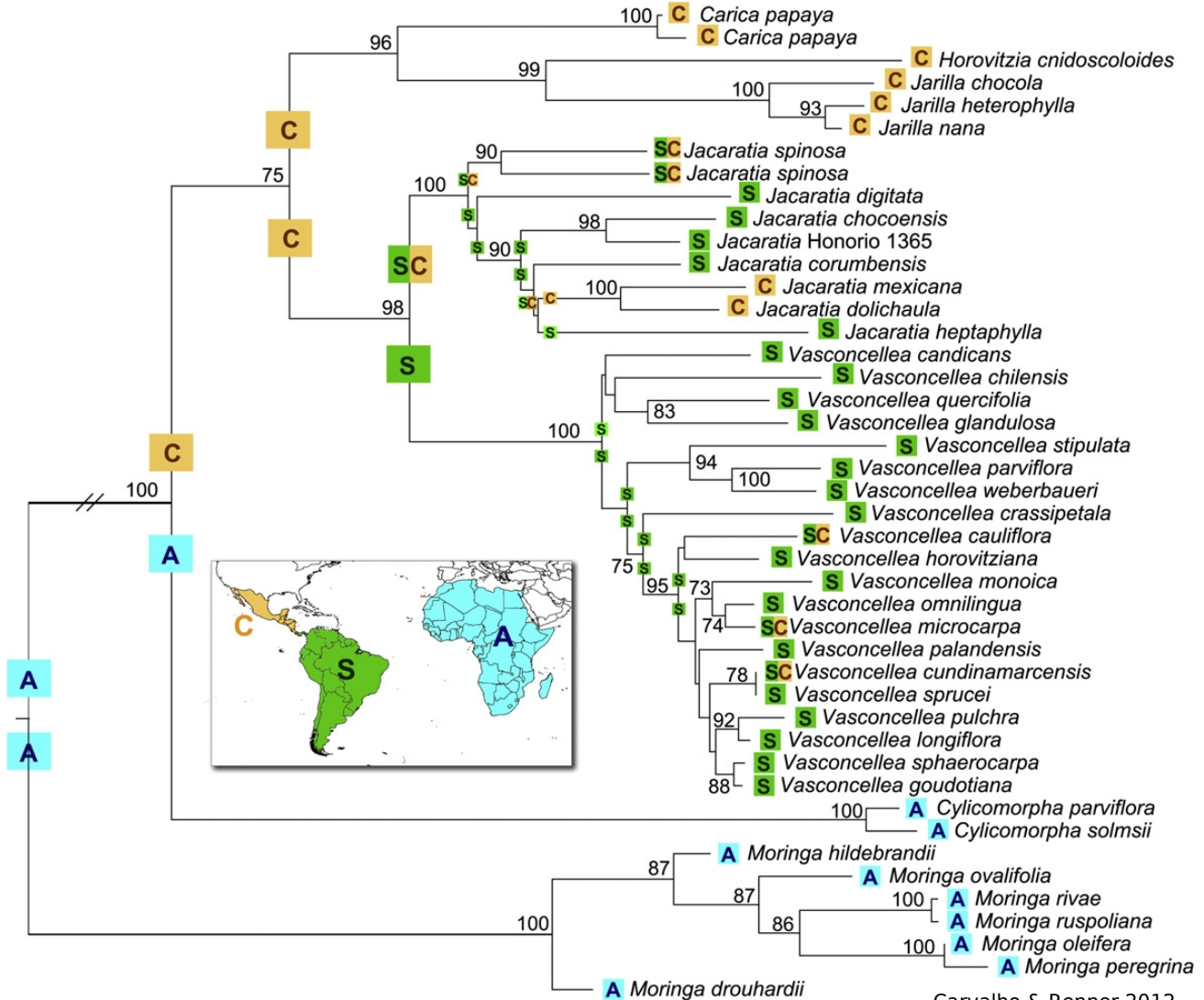
*A. heterophylla* divergió de su grupo hermano hace ca. 20 My.

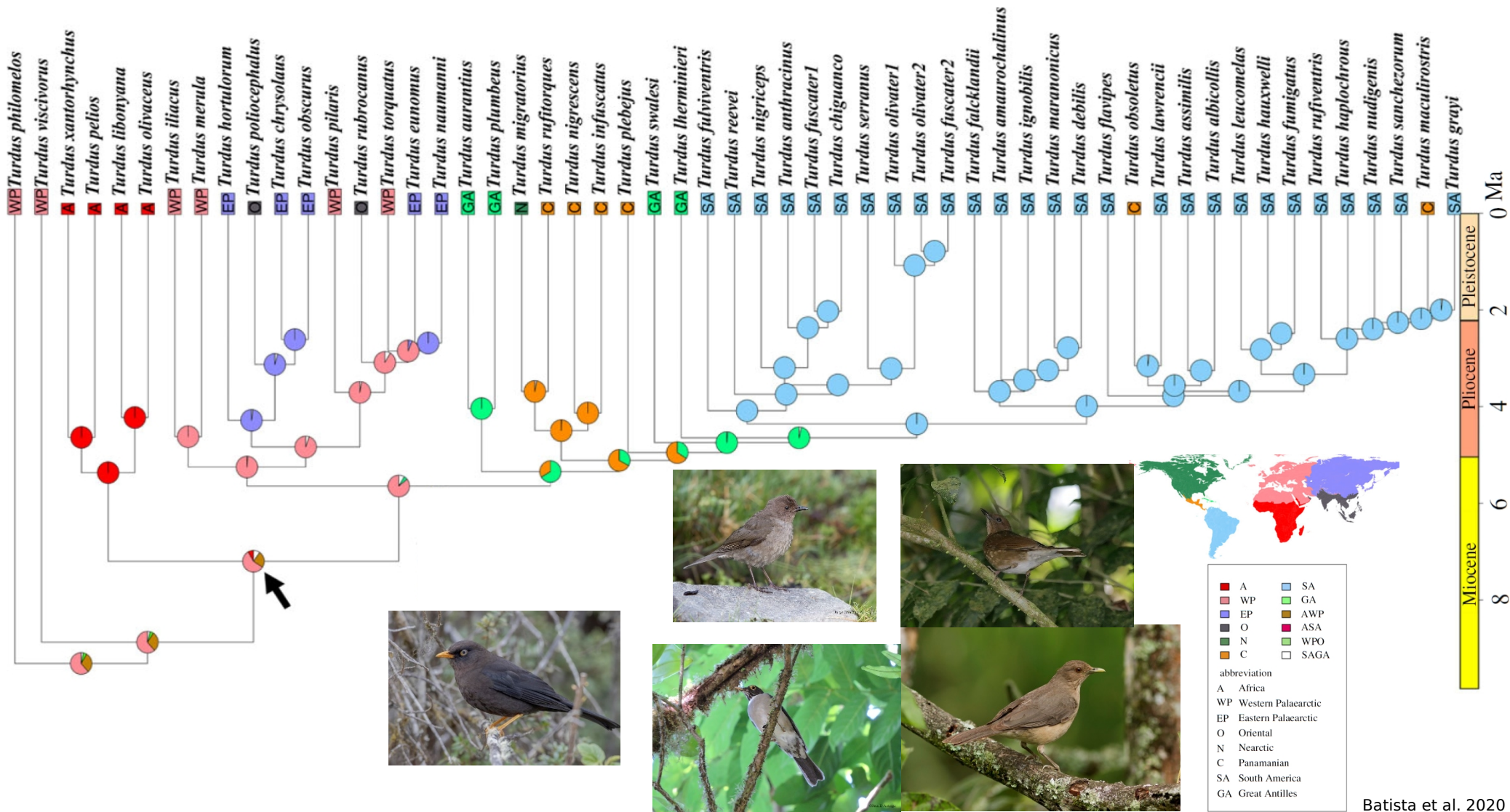
Es endémica de la Isla Norfolk, que emergió hace ca. 3 My.

¿Cómo explicaría usted su distribución?

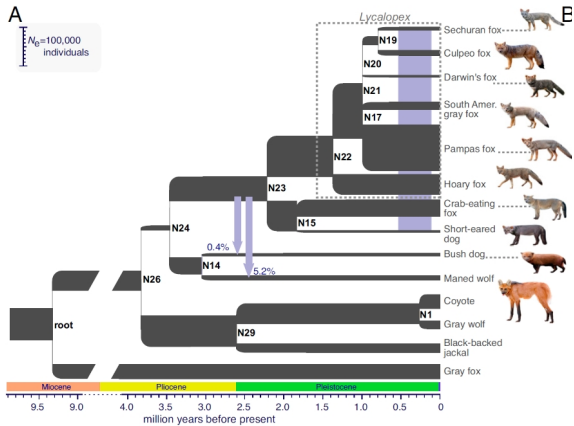
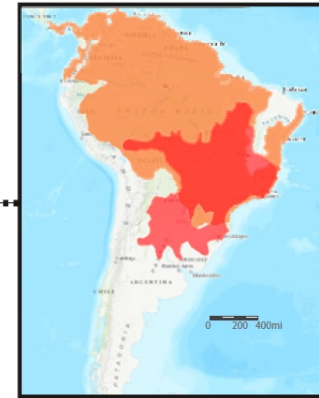
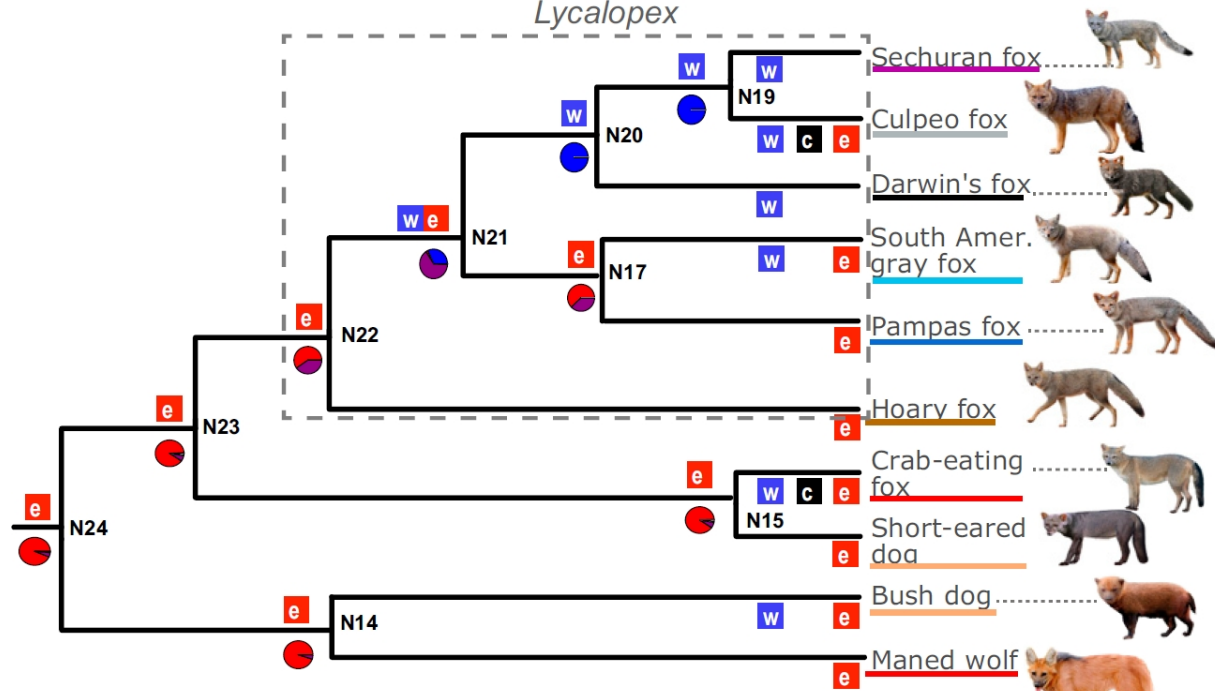


La diversidad de un grupo no es necesariamente indicativo de su área de origen





# Lycalopex



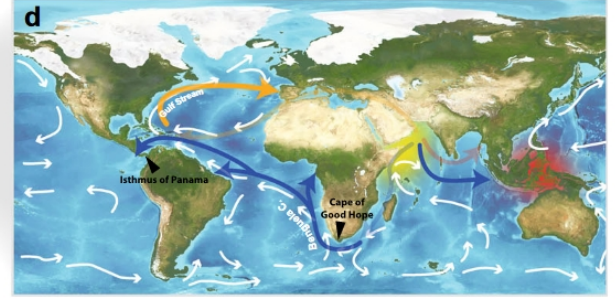
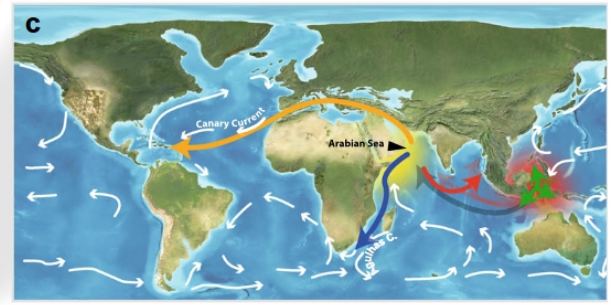
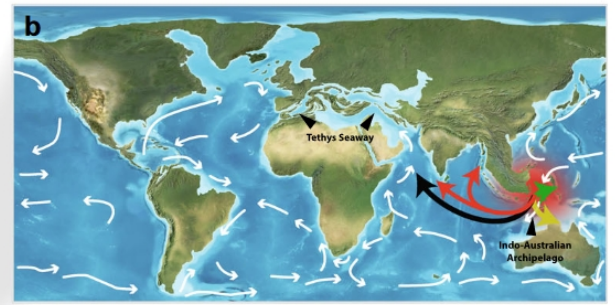
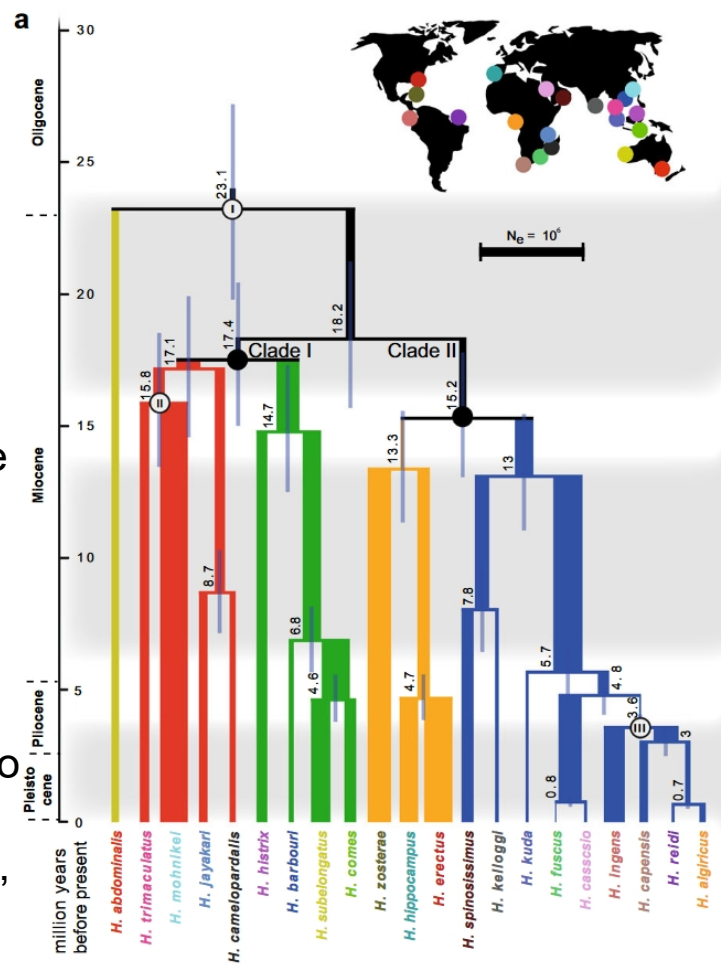
Canidae ingresó a Sudamérica mínimo 3 veces (y habría una 4 con coyote).

La mayor parte de las especies son endémicas y producto de una sola invasión con una historia muy interesante.

B. El archipiélago indoaustraliano fue el centro de origen (rojo) de *Hippocampus* entre 18 y 23 millones de años.

C. Los caballitos de mar colonizaron inicialmente el Atlántico a través de Tethys. El cierre (7-13 Ma), separó este linaje de su hermano del Índico que se diversificó en W (amarillo).

D. Un segundo evento de coloniz. del Atlántico ocurrió desde el Índico hace aproximadamente 5 Ma, pasando por la punta de Sudáfrica, Atlántico S y finalmente llegando en el Océano Pacífico Oriental a través del istmo de Panamá que habría estado abierto.

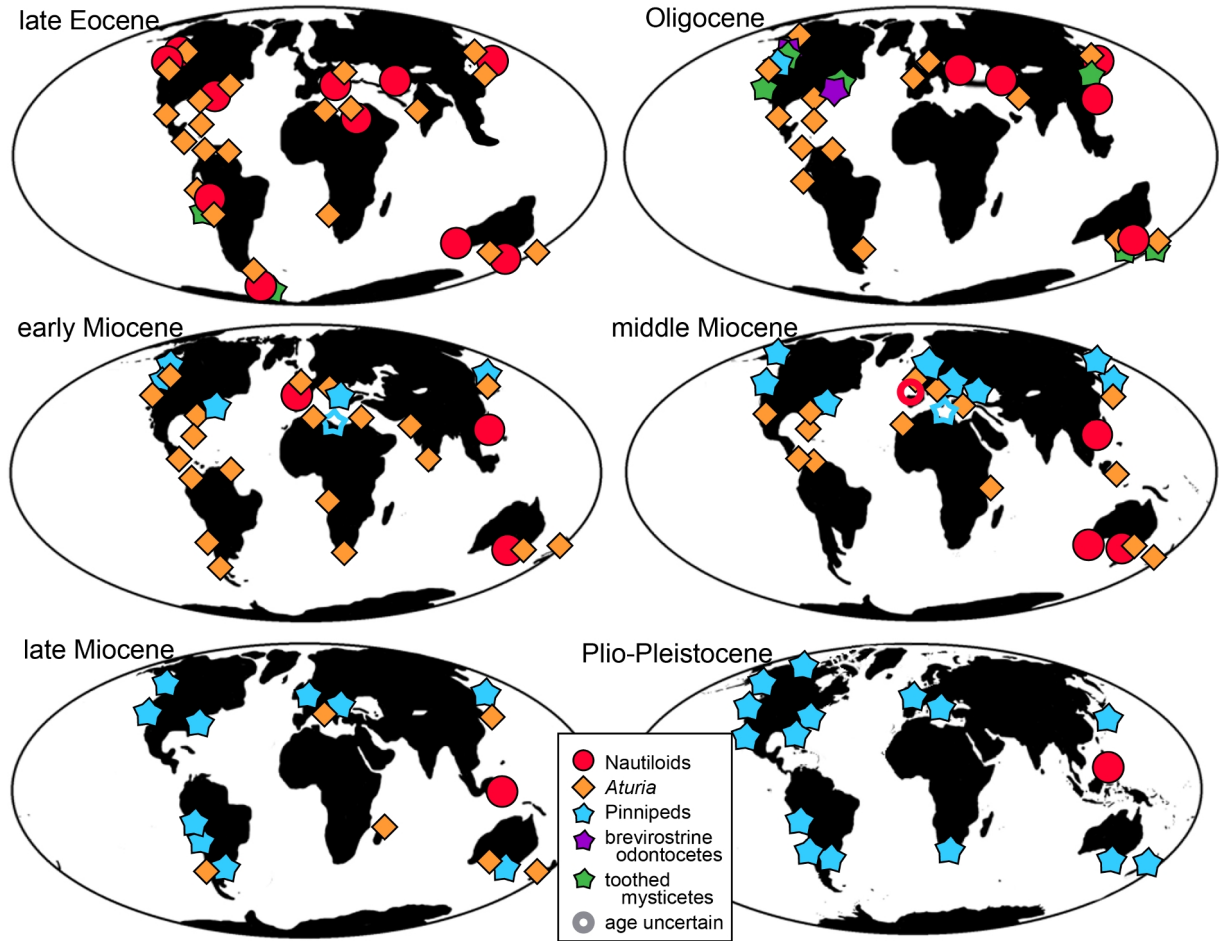


¿Cómo se dispersaron a través de océano abierto si no son buenos nadadores y machos cuidan huevos?

Factores bióticos también afectan la distribución de los clados.

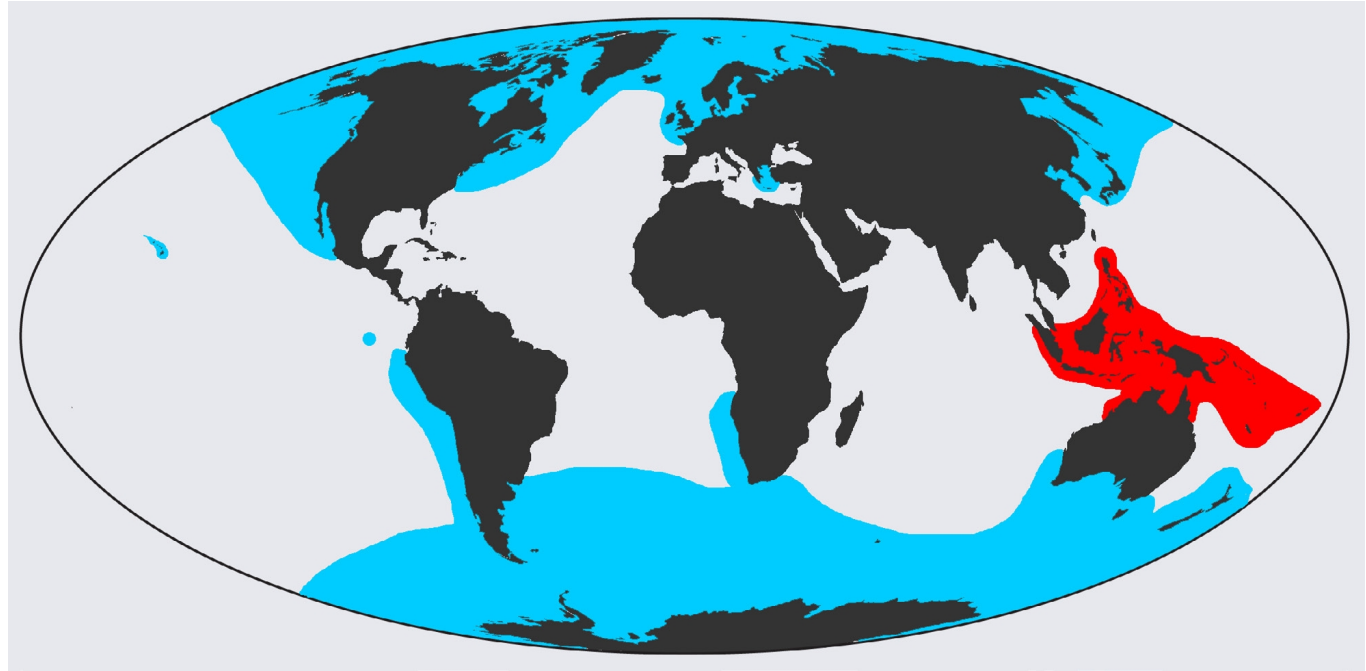
Por mucho tiempo no se entendió bien porque los nautiloides desaparecieron de la mayor parte del océano.

La depredación por parte de vertebrados es un factor importante que ha influido la evolución de los cefalópodos



La aparición de pinípedos, y de algunos cetáceos antiguos podría haber llevado a la extinción local de algunos nautiloides.

*Aturina* sobrevivió más tiempo, pero su incapacidad de sumergirse a aguas profundas pudo haber influido en su extinción final.



Se cree que la presencia de upwellings también afecta capacidad de sumergirse de nautiloides.

A los nautilídeos no les gusta el mar abierto.

# Limitaciones de los métodos empleados

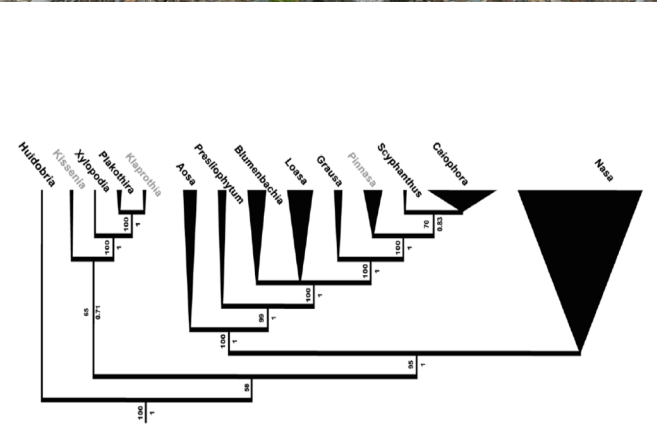
El conocimiento de la historia geológica y de la evolución de las áreas recae en el investigador. Literatura puede presentar datos contradictorios aún en eventos considerados "claves"





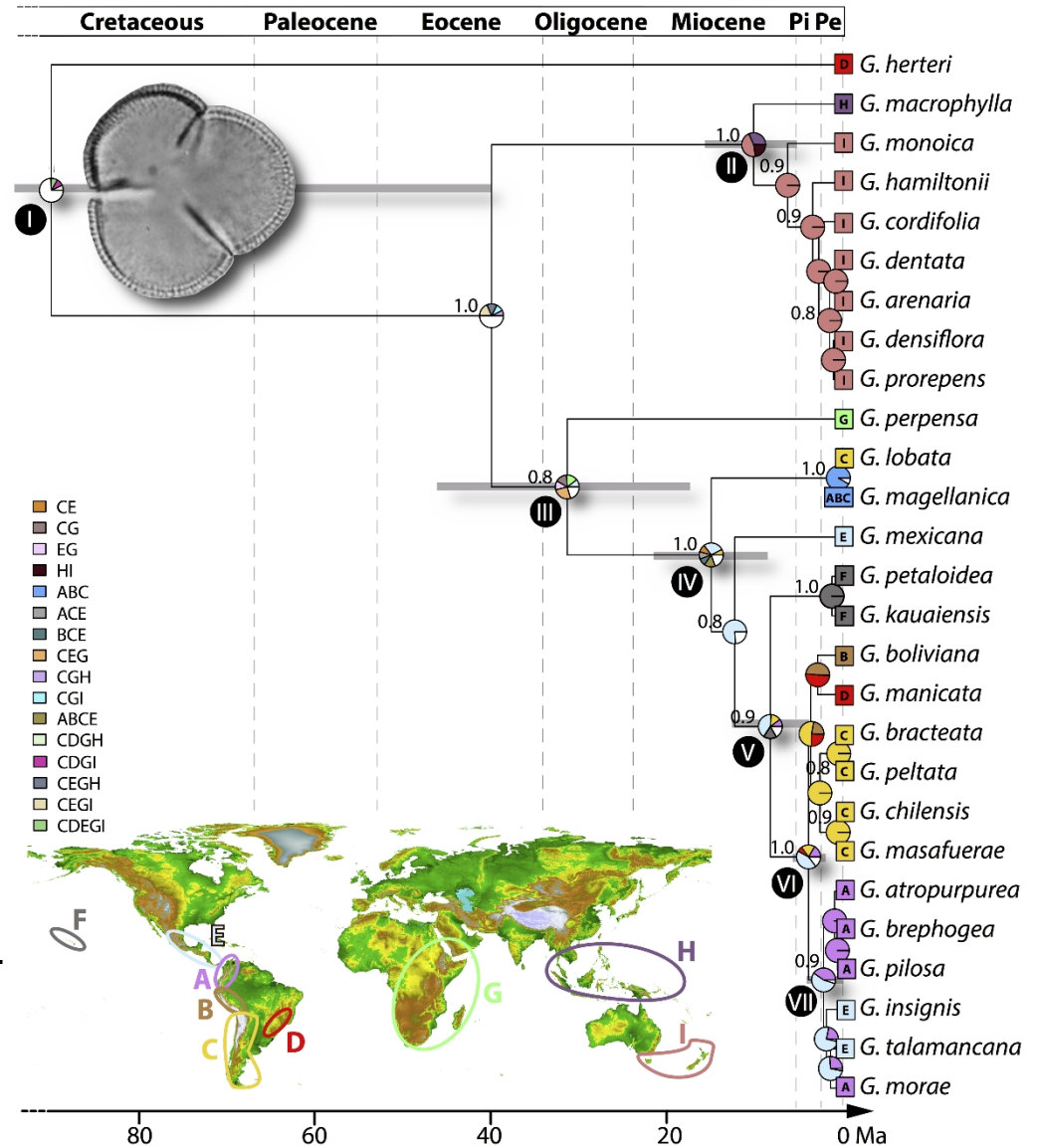
# Limitaciones de los métodos empleados

Varios de los métodos más populares asumen conservadurismo de nichos y ámbitos geográficos (sezgo en contra de transiciones o adaptaciones a nuevas condiciones).



# Limitaciones de los métodos empleados

La exactitud de los resultados obtenidos van a depender de que tan cercana a la filogenia real sean las reconstrucciones filogenéticas empleadas y el soporte a los diferentes clados.



# Limitaciones de los métodos empleados

En otras palabras que tan completo o sezgado sea el muestreo a nivel taxonómico y de la resolución de los marcadores empleados.



# Limitaciones de los métodos empleados

¿Cuáles y como han sido definidas las áreas? Igualmente no es aconsejable, al menos no aún, trabajar con muchas áreas en un solo análisis (equilibrar número de áreas e información).

