

Nueva aproximación metodológica al estudio de la biogeografía de los peces epicontinentales

MARCOS DEL CASTILLO

Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. Av. Diagonal, 645. Barcelona. España.

Recibido: Noviembre 1985.

SUMARIO

INTRODUCCIÓN.
MATERIAL Y MÉTODOS.
RESULTADOS.

LA MEDIDA DE SIMILARIDAD ENTRE ÁREAS DE FAMILIAS.

- **Métodos.**
Parámetros de un área.
Estudio de similaridad aplicado a las áreas de distribución.
Taxonomía numérica de las áreas de las familias.
- **Grupos resultantes.**
- **Comparación de los grupos obtenidos con las agrupaciones derivadas de la biogeografía histórica.**
- **Análisis de coordenadas principales (PCA).**

ESTUDIO DE LAS ÁREAS GEOGRÁFICAS.

- **Métodos.**
Definición de las áreas.
Taxonomía de las áreas.
- **Grupos resultantes.**
- **Distribución y diversidad de las faunas en los continentes.**
- **Análisis factorial de correspondencias.**

CONCLUSIONES.
SUMMARY.
BIBLIOGRAFÍA.

INTRODUCCIÓN

En el presente trabajo se estudia la conformación actual de las áreas de distribución mundial de las familias de peces de agua dulce. El objeto de estudio es el conjunto de las áreas de distribución (MARGALEF, 1974), y los métodos propuestos son de carácter esencialmente matemático y geográfico.

Por una parte, se clasifican y se ordenan en un espacio ideal las familias, a partir de sus áreas de distribución. La descripción de los patrones de distribución y afinidades permite discutir qué factores pudieron intervenir en el pasado en su proceso de generación, así como las relaciones con la filogenia, la deriva de continentes, procesos ecológicos y evolutivos, medios de dispersión de los peces y barreras geográficas.

Por otra parte, se clasifican y ordenan las áreas geográficas de la Tierra, a partir de sus afinidades bióticas medidas en términos corológicos. De este modo, es posible proyectar el mapa de las distancias biogeográficas sobre el mapa geográfico actual del mundo (SNEATH, 1967).

El interés biogeográfico de los peces de agua dulce reside en que gran parte de ellos ha evolucionado y se ha dispersado en las cuencas hidrográficas unidas a las placas continentales móviles (MARGALEF, 1983), mientras que otros se han dispersado por vías marítimas. En general, su historia va unida a la persistencia y continuidad de las aguas de los ríos.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se basa en las áreas de distribución actuales de las familias de peces de agua dulce. Se ha elegido la familia como taxón por representar bien la evolución y dispersión de un grupo. Las áreas de distribución se han tomado del atlas de BERRA (1981), cuyo autor sigue básicamente la clasificación de los peces propuesta por GREENWOOD *et al* (1966). Del conjunto de las familias se escogió una muestra representativa de 38 familias, cuya relación, junto con las superficies calculadas para sus respectivas áreas, se incluye en la tabla I.

En ictiogeografía tiene interés ecológico y biogeográfico la clasificación de familias de peces continentales, basada en su grado de tolerancia salina, y que se compone de las 3 divisiones siguientes (DARLINGTON, 1957):

1. Primaria: especies con baja tolerancia salina, salvo excepciones, que están confinadas a las aguas dulces.
2. Secundaria: peces normalmente confinados a las aguas dulces pero con cierta eurihalinidad, que les permitiría viajar a lo largo de la costa, o incluso, recorrer cortas distancias a través del mar.
3. Periférica: tanto si están confinados a aguas dulces, como si parte de su ciclo biológico transcurre en el océano, sus antepasados eran marinos y utilizaron los océanos como vías de dispersión.

Estas divisiones serán útiles en la interpretación de los resultados.

TABLA I. Lista de las 38 familias de peces de agua dulce seleccionadas, con sus respectivos números de identificación y las superficies de sus áreas de distribución calculadas aproximadamente (en km²). *List of the 38 freshwater fish families selected, with their identification code and the approximate surface of their distribution areas (in km²).*

| | | | |
|-----|---|-------------------------|------------|
| 8 | - | <i>Potamotrygonidae</i> | 9.650.000 |
| 10 | - | <i>Lepidosirenidae</i> | 7.250.000 |
| 11 | - | <i>Protopteridae</i> | 13.410.000 |
| 12 | - | <i>Polypteridae</i> | 8.700.000 |
| 13 | - | <i>Acipenseridae</i> | 43.380.000 |
| 15 | - | <i>Lepisosteidae</i> | 7.000.000 |
| 23 | - | <i>Osteoglossidae</i> | 16.710.000 |
| 27 | - | <i>Mormyridae</i> | 14.080.000 |
| 29 | - | <i>Salmonidae</i> | 59.000.000 |
| 35 | - | <i>Galaxiidae</i> | 3.350.000 |
| 38 | - | <i>Esocidae</i> | 48.160.000 |
| 43 | - | <i>Characidae</i> | 32.190.000 |
| 52 | - | <i>Curimatidae</i> | 14.130.000 |
| 53 | - | <i>Anostomidae</i> | 12.450.000 |
| 58 | - | <i>Ichthyboridae</i> | 6.030.000 |
| 59 | - | <i>Gymnotidae</i> | 13.630.000 |
| 63 | - | <i>Cyprinidae</i> | 82.630.000 |
| 66 | - | <i>Catostomidae</i> | 24.500.000 |
| 68 | - | <i>Cobitidae</i> | 47.700.000 |
| 70 | - | <i>Ictaluridae</i> | 8.400.000 |
| 73 | - | <i>Siluridae</i> | 32.430.000 |
| 77 | - | <i>Amphiliidae</i> | 11.500.000 |
| 80 | - | <i>Clariidae</i> | 28.480.000 |
| 84 | - | <i>Malapteruridae</i> | 11.000.000 |
| 85 | - | <i>Mochokidae</i> | 15.350.000 |
| 87 | - | <i>Doradidae</i> | 12.900.000 |
| 91 | - | <i>Pimelodontidae</i> | 14.300.000 |
| 96 | - | <i>Trichomycteridae</i> | 15.030.000 |
| 97 | - | <i>Callichthyidae</i> | 13.550.000 |
| 98 | - | <i>Loricariidae</i> | 13.400.000 |
| 111 | - | <i>Cyprinodontidae</i> | 44.960.000 |
| 115 | - | <i>Poeciliidae</i> | 7.610.000 |
| 120 | - | <i>Gasterosteidae</i> | 42.930.000 |
| 126 | - | <i>Cottidae</i> | 48.550.000 |
| 134 | - | <i>Centrarchidae</i> | 7.500.000 |
| 135 | - | <i>Percidae</i> | 46.000.000 |
| 144 | - | <i>Cichlidae</i> | 34.530.000 |
| 152 | - | <i>Anabantidae</i> | 20.700.000 |

Para estudiar cuantitativamente el área de distribución de una familia se considera que dicha área es homogénea y asimilable a un conjunto de puntos en un dominio del plano, ya que es necesario medirla «como si» se tratara de un área matemática. Esta aproximación tiene cierto sentido biogeográfico, ya que en períodos relativamente cortos las cuencas hidrográficas pueden inundarse, o sus ríos cambiar de curso, lo cual redistribuye las poblaciones de peces.

Por otra parte, no se dispone de un modelo que integre satisfactoriamente los datos de distribución y densidad de

poblaciones, especies y géneros de peces, por lo cual no se incluyen estos datos en el estudio cuantitativo de las áreas, aunque podrían ser muy útiles en casos particulares.

En definitiva, se medirá un área por su superficie, considerada ésta como uniforme. En la práctica se han calculado con buena precisión las superficies con un planímetro electrónico. El grado de precisión depende, además, del tamaño del área, así como del tipo de proyección cartográfica. En este sentido, los mapas del atlas de BERRA (1981) se han vuelto a dibujar a una escala mayor en un planisferio de proyección convencional.

RESULTADOS

LA MEDIDA DE SIMILARIDAD ENTRE ÁREAS DE FAMILIAS

MÉTODOS

Existen varias formas de comparar y relacionar unas áreas con otras. Tradicionalmente, se definen en primer lugar unas áreas primarias, que posteriormente se relacionan, ya sea a través de medidas de afinidad faunística (por ejemplo, contando el número de especies comunes a cada par de áreas), ya sea a través de las posibles relaciones filogenéticas entre sus ocupantes, que pertenecen a un grupo taxonómico dado. En este trabajo definiremos previamente un área primaria como la que cubre la distribución de una sola familia de peces, tanto si es continua como si es disyunta.

Parámetros de un área:

Tamaño. Se puede medir por una variable continua que tome el valor de la integral de la superficie. El valor máximo teórico es la propia superficie total de los continentes.

Forma. Es compleja de cuantificar. Se podrían medir, por ejemplo, las distancias desde el centroide al contorno, cada x radianes, y calcular una varianza respec-

to a la media obtenida para una figura geométrica de referencia (por ejemplo, un círculo).

Posición geográfica. Quedaría definida por las coordenadas geográficas de cada punto del contorno del área. Mucho más sencillo sería, conociendo el tamaño y la forma, determinar únicamente las coordenadas de su centroide.

Actualmente no existen criterios matemáticos ni empíricos para la elección de un coeficiente de similaridad óptimo para hacer una clasificación dada. Para el caso presente, MARGALEF (1974) propone el siguiente coeficiente de similaridad:

$$S_M = \frac{I^2}{A \times B}$$

Donde I es la superficie de la intersección entre dos áreas de superficies respectivas A y B , y $0 \leq S_M \leq 1$. Es una medida del solapamiento entre dos áreas, que traduce la interacción de ambas en el espacio terrestre. Sus ventajas son importantes: es matemáticamente sencillo, es cuantitativo, homogéneo (utiliza sólo medidas de tamaño de superficies), y no dimensional (la medida de la intersección es independiente de la escala o del tamaño de las áreas).

Estudio de S_M aplicado a las áreas de distribución:

De las 703 ($n(n-1)/2$, con $n = 38$) interacciones posibles entre las 38 áreas de familias sólo se realizan 316, es decir, cerca de la mitad. La distribución de estos 316 valores de S_M en un histograma truncado (sin el valor 0 de S_M) muestra que un 70. % de los valores está comprendido en el intervalo $[0,01; 0,39]$. Esto es, la mayoría de valores de S_M son bajos. Si descomponemos S_M en un producto de dos factores ($S_M = I/A \times I/B$) podemos representar gráficamente S_M como una variable real z , función de dos variables reales, de modo que $z = x \cdot y$. Esta ecuación define en el espacio un

paraboloide hiperbólico, que se puede representar en el plano cartesiano por curvas de nivel. En este caso se restringe al dominio del plano definido por $x \geq 0$ e $y \geq 0$, representado en la en la figura 1. Para $x = y$, el valor de z (que mide el grado de solapamiento) se lee en la diagonal y crece como el cuadrado de x (o de y), por lo cual las curvas de «isomilaridad» están más juntas para valores altos de z . Esto es, S_M varía rápidamente frente a pequeñas variaciones de los valores altos de x o de y , es decir, que es más sensible para áreas muy solapadas. Por otra parte, los valores altos de z sólo se obtienen con valores altos de x e y simultáneamente, mientras que los valores bajos de z se pueden conseguir con valores bajos de x e y , o bien para diferencias importantes entre x e y . Por lo tanto S_M es ambigua para valores bajos, pues no nos informa sobre el valor de x o de y . Como, además, la mayoría de los valores que toma S_M son bajos, resulta que gran parte de la información dada por S_M es ambigua.

En términos biogeográficos todo esto tiene una consecuencia para el caso particular de un área que quede totalmente incluida dentro de otra mañor (fig. 2a). Esta situación quedará confundida con la fig. 2b, topológicamente muy distinta, puesto que dará un valor de S_M igual o muy parecido. En la práctica, este problema no se presenta casi nunca, puesto que la situación de la fig. 2a es muy poco frecuente. No obstante, cuando se dé este caso, se tendrá que interpretar con prudencia. En efecto, en biogeografía, la comparación entre áreas se basa sobre todo en sus posiciones relativas, por lo que las áreas de la fig. 2a se considerarían bastante próximas o parecidas. Quizá su baja similaridad refleje diferencias con sentido evolutivo (A_1 estaría en contracción y A_2 en expansión, por ejemplo), o bien ecológico, o de otro tipo.

En realidad cualquier otro índice de similaridad basado sólo en superficies e intersecciones mostraría esta misma ambigüedad. Todo lo comentado anteriormente se puede deducir de la fig. 1.

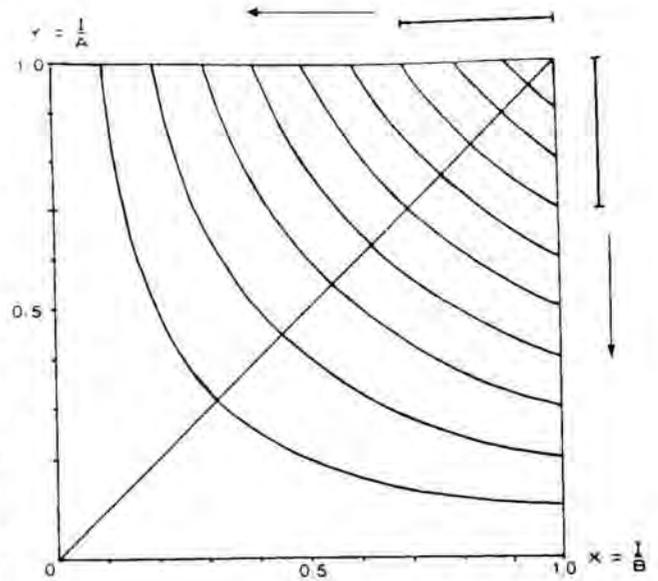


FIG. 1. Soluciones de la ecuación $z = x \cdot y$ (o bien $S_M = \frac{I}{A} \times \frac{I}{B}$). Las flechas indican el

gradiente creciente del dominio de valores de x e y para un z dado. El conjunto de curvas señaladas en el extremo superior de la diagonal corresponde a un intervalo de máxima fiabilidad del coeficiente S_M . Las curvas más largas explican la ambigüedad en situaciones extremas como las de la fig. 2. Solutions of $z = x \cdot y$ (or $S_M = I/A \times I/B$). Arrows show the increasing gradient of the range of values of x and y for a given z . The set of short curves indicated at the top of the diagonal corresponds to an interval of maximum reliability of the coefficient S_M . The longest curves account for the ambiguity in extreme situations such as those represented in fig. 2.

Alternativamente, se puede definir una nueva distancia (Dr. J. M. Oller, comunicación personal):

$$d_{AB} = 2 \arccos \left(\int_S \sqrt{f_A \cdot f_B} \right) \quad (1)$$

$$\text{con } 0 \leq d_{AB} \leq \pi$$

donde S es el dominio de integración y f_A y f_B las funciones de densidad de cada par de áreas. Al ser desconocido el tipo de distribución que siguen los peces dentro de su área, se puede suponer, como simplificación, que se reparten uniformemente, sin considerar heterogeneidades ni gradientes de distribución dentro del

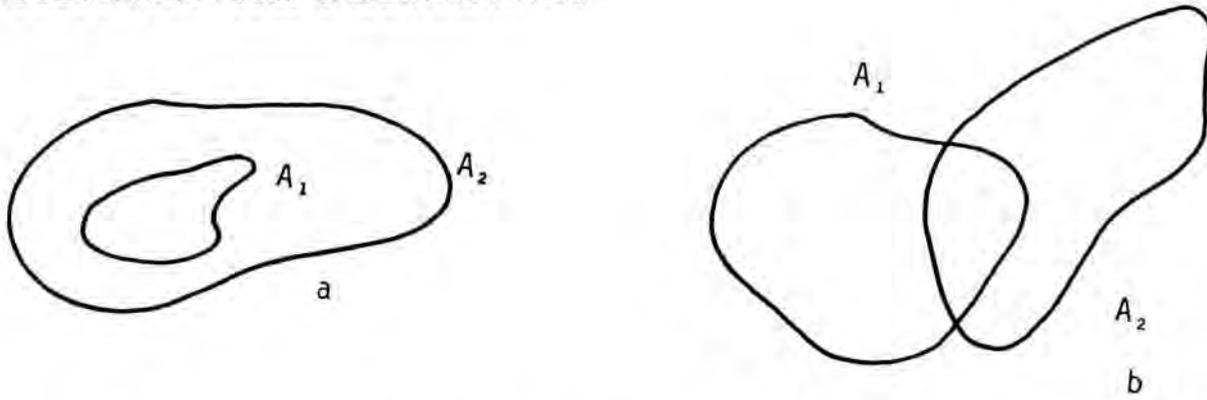


FIG. 2a. Situación en que un área de distribución (A_1) está totalmente incluida dentro de otra mayor (A_2). El coeficiente de similaridad S_M no distingue este tipo de situación y el de la fig. 2b. No obstante, esta situación es muy poco frecuente. b, Situación en que dos áreas de distribución están parcialmente solapadas. Para una serie de valores de las superficies A_1 y A_2 , el valor resultante de S_M sería igual al de la fig. 2a (las combinaciones posibles de estos valores se pueden deducir de la fig. 2a). *A case of one area of distribution (A_1) which is completely included inside a larger one (A_2). The similarity coefficient S_M does not discriminate between this kind of situation and that of fig. 2b. Nevertheless, this situation is very unfrequent. b, A case of two areas of distribution partially overlapped. Notice that for many values of the surfaces A_1 and A_2 the resulting value of the similarity coefficient S_M would be equal to that of fig. 2a (for the range of possible combinations see also fig. 1).*

área. Así f_B y f_A se asocian con la distribución uniforme:

$$f_A = 1/S(A)$$

$$f_B = 1/S(B)$$

donde $S(A)$ y $S(B)$ son las superficies de las áreas A y B respectivamente.

Integrando (1) convenientemente dentro del dominio definido por la intersección de las áreas, obtenemos:

$$d_{AB} = 2 \cos^{-1} \left(\frac{S(A \cap B)}{\sqrt{S(A) \cdot S(B)}} \right)$$

que, con los símbolos utilizados para S_M , se escribe:

$$d_{AB} = 2 \cos^{-1} \left(\frac{I^2}{A \cdot B} \right)$$

Se trata de una distancia angular basada en la propuesta por BHATTACHARYA (1946). Mientras que S_M medía una cuerda, d_{AB} mide un arco de cuerda (es una métrica geodésica). Además, d_{AB} es una distancia no euclídea y no ultramétrica, pero utilizable como disimilaridad. Al igual que S_M presenta el inconveniente de ser ambigua frente a ciertas situaciones. En realidad d_{AB} es monótona fren-

te a S_M , pero con la ventaja de que amplía satisfactoriamente el intervalo más fiable de S_M , como se explica en la fig. 3. Por otra parte, esta distancia podría ser redefinida con mayor precisión a partir de sus funciones de densidad, en caso de disponer de los conocimientos necesarios sobre el modo de distribución matemática de los peces en sus áreas.

Finalmente, se podría resolver el problema de la ambigüedad que presentan los índices de similaridad y las distancias basados únicamente en las superficies e intersecciones de las áreas. Para este fin, bastaría con introducir una medida de la distancia geográfica d_g entre los centroides de cada par de áreas. Dicha distancia se transformaría en un ángulo medido en radianes, el cual se podría añadir a la distancia angular d_{AB} , haciendo luego el promedio conveniente:

$$\alpha = \frac{d_g}{r}$$

donde r es el radio de la Tierra. La nueva distancia sería:

$$D_{AB} = \frac{w_1 \cdot d_{AB} + w_2 \cdot (d_g/r)}{2(w_1 + w_2)}$$

donde w_1 y w_2 son los coeficientes de ponderación (se puede tomar por ejemplo, $w_1 = w_2 = 1$).

Toxonomía numérica de las áreas de las familias

A partir de la distancia d_{AB} se construye la matriz de similaridades (o disimilaridades), y se trata mediante el programa de taxonomía numérica CLUSTAN 2. El algoritmo de clasificación elegido es el UPGMA, que calcula la media aritmética de la similaridad entre el objeto que se trata de introducir en un grupo y cada uno de los miembros del grupo (o bien entre todos los miembros de dos grupos que se tengan que unir), y que atribuye a todos los objetos el mismo peso. Esta transformación de las similaridades iniciales en distancias ultramétricas es necesaria para obtener una clasificación jerárquica indexada. Las razones de la elección de este algoritmo han sido:

- Su frecuente uso en problemas de clasificación en biología.
- El hecho de que no produce inversiones entre las disimilaridades: el algoritmo es una transformación monótona de las disimilaridades iniciales.
- Conserva el espacio original: no cambia de forma apreciable las disimilaridades iniciales al transformarlas en ultramétricas. En consecuencia, tiende siempre a maximizar el coeficiente de correlación cofenética r_c (FARRIS, 1969).

GRUPOS RESULTANTES

En la fig. 4 se ha dibujado a escala el dendrograma para la distancia d_{AB} , en su típica forma de árbol dirigido y mínimamente conectado. El elevado valor de la correlación cofenética ($r_c = 0,9259$) indica que el dendrograma reproduce muy bien la distancia inicial d_{AB} . Gracias a la utilización de una distancia o disimilaridad con variación continua, se ha podido

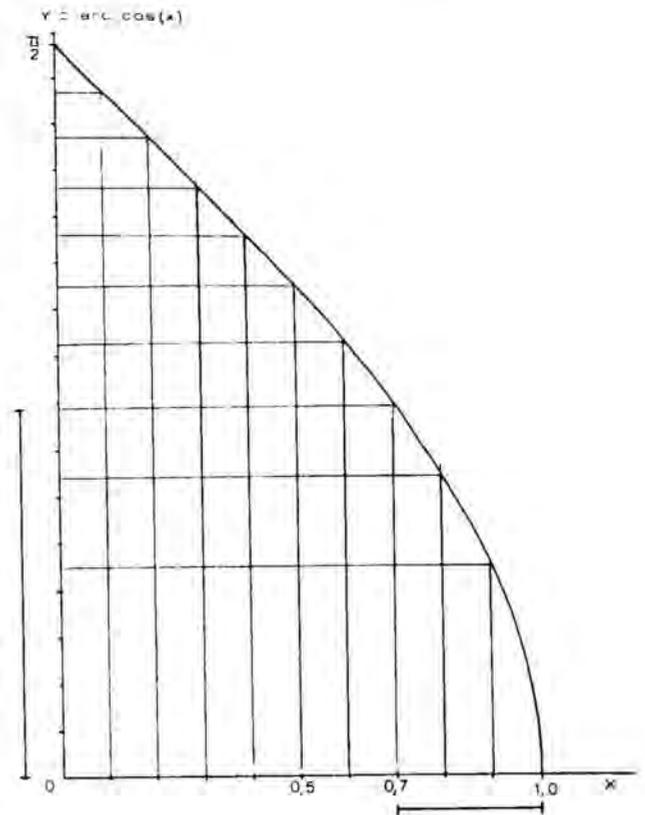


FIG. 3. La transformación $y = \text{arc cos}(x)$ amplía el intervalo de valores de x comprendidos entre 0,7 y 1,0 en un 260 % por unidad decimal. Esto resulta satisfactorio, ya que este intervalo corresponde al intervalo de mayor fiabilidad en la fig. 1. *The transformation $y = \text{arc cos}(x)$ enlarges the interval of values of x comprised between 0,7 and 1,0 in a proportion of 260 % per decimal unit. This is satisfactory because this interval corresponds to the interval of maximum reliability in fig. 1.*

reflejar el hecho de que no hubiera dos áreas idénticas (salvo cada una consigo misma). Así, en el dendrograma, cada ramificación es de hecho una bifurcación ($\text{—}\square$) en lugar de ser múltiple ($\text{—}E$), por ejemplo.

Los dendrogramas realizados a partir de la similaridad S_M presentan poca resolución en el análisis de coordenadas principales, siendo sus resultados en taxonomía numérica prácticamente iguales a los de d_{AB} , por ello no se presentan aquí.

Los rangos del dendrograma se pueden situar aproximadamente en los niveles siguientes:

- a) Rango superior: entre 2,300 y 3,140; se reconocen cuatro constelaciones, enjambres o «clusters»:
- I. Áreas endémicas de Sudamérica (y de Centroamérica) más algunas áreas vicarias en África, Madagascar y las regiones oriental y australiana.
 - II. Áreas endémicas de África, más algunas vicarias en África y la región oriental.
 - III. Áreas comunes a Norteamérica, Eurasia y la región oriental, más otras vicarias en Norteamérica, Eurasia, región oriental e, incluso, África.
 - IV. Área discontinua de la familia *Galaxiidae*: Sur de Sudamérica, de África y de la región australiana.

En resumen, el grupo I correspondería fundamentalmente a la Región Neotropical, el II a la Región Etiópica y el III reuniría las Regiones Paleártica y Neártica en una superregión Holártica (si no se considera la división en el nivel 2,683 del dendrograma). El grupo IV es más difícil de identificar con una teórica superregión Panaustral, ya que sólo se basa en la distribución de una familia.

Por otra parte, se observa que la tradicional Región Oriental no aparece reconocible en la distribución de un grupo diferenciado de familias, ni tan siquiera como simple elemento del dendrograma, sino repartida entre las clases I, II y III. La biogeografía de los peces de agua dulce, pues, no se ajusta totalmente a las tradicionales regiones biogeográficas de otras faunas o floras.

- b) Rango inferior: entre 0 y 1,400. Incluye prácticamente todas las áreas endémicas y continuas de los grupos I, II y III.
- c) Rango intermedio: entre 1,400 y 2,300. Por una parte, contiene las agrupaciones de las distintas áreas endémicas dentro de cada una de las clases I, II y III. Por otra parte, están las áreas individuales de las siguientes familias: *Lepidosirenidae*, *Osteoglossidae*, *Anabantidae*, *Ichthy-*

boridae, *Clariidae*, *Cyprinidae*, *Catostomidae*.

Esta primera descripción del dendrograma puede considerarse de tipo fenético; a partir de un carácter cuantitativo —la medida de las áreas de las familias— se ha construido una clasificación biogeográfica de las familias de peces.

COMPARACIÓN DE LOS GRUPOS OBTENIDOS CON LAS AGRUPACIONES DERIVADAS DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

Bajo ciertas condiciones, un dendrograma también puede interpretarse como un proceso evolutivo en forma de cladograma. En un sentido amplio este proceso se relaciona con la biogeografía histórica, mientras que en sus aspectos más locales se centra en la ecología geográfica. La necesidad de trascender la mera descripción de las distribuciones actuales conduce a la difícil investigación de las relaciones en el pasado entre los patrones de distribución biótica y los procesos geológicos y geográficos. El aspecto geológico está hoy en día bastante bien documentado, pero la cuestión filogenética sigue muy controvertida y sin resolver todavía. El punto de vista cladístico se ha basado en la sistemática filogenética de HENNIG (1950), y establece conexiones entre la filogenia, la vicarianza, la dispersión y la paleogeografía. Esta síntesis tan compleja no está exenta de problemas, sobre todo en relación con algunas divisiones de clados demasiado simplistas, lo cual es a veces irremediable, a juzgar por lo incompleto que aparece el registro fósil, y particularmente el ictiológico. En el presente estudio se suma además la dificultad de que se trabaja con un conjunto obviamente polifilético.

Se puede tomar una reciente filogenia provisional de peces como, por ejemplo, la recogida por LAUDER & LIEM (1983), para establecer una comparación de tipo cladístico con el dendrograma de la figura 4. Se observa que, dentro de cualquiera de los grupos I, II o III, las fami-

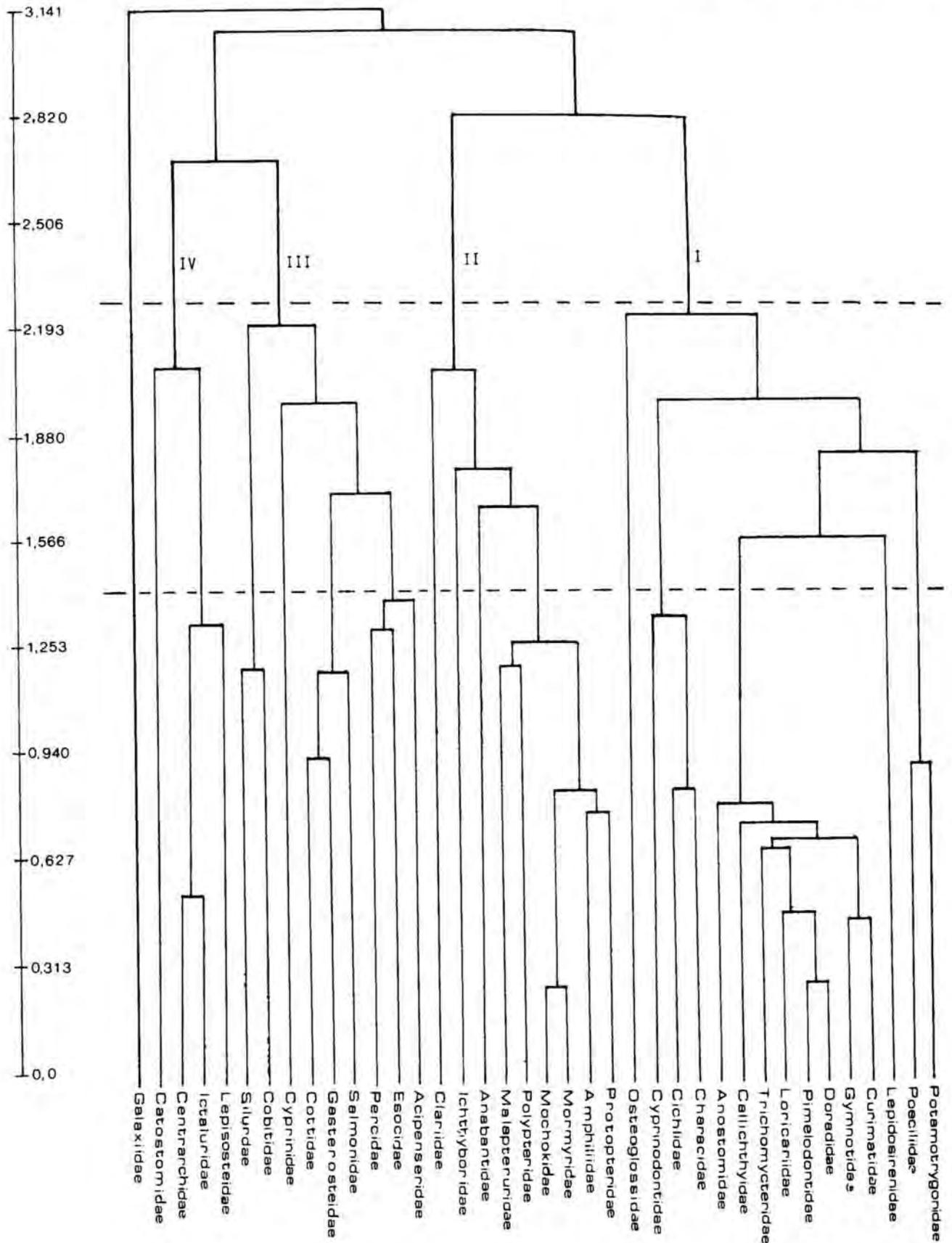


FIG. 4. Dendrograma realizado por el algoritmo UPGMA a partir de la distancia d_{AB} para las áreas de distribución de las 38 familias de peces de agua dulce estudiadas. Las líneas discontinuas horizontales indican los rangos superior, intermedio e inferior. *Dendrogram derived by UPGMA clustering from the distance d_{AB} between the areas of distribution of the 38 freshwater fish families studied. Broken lines show the levels at which the highest, the intermediate and the lower range are recognized.*

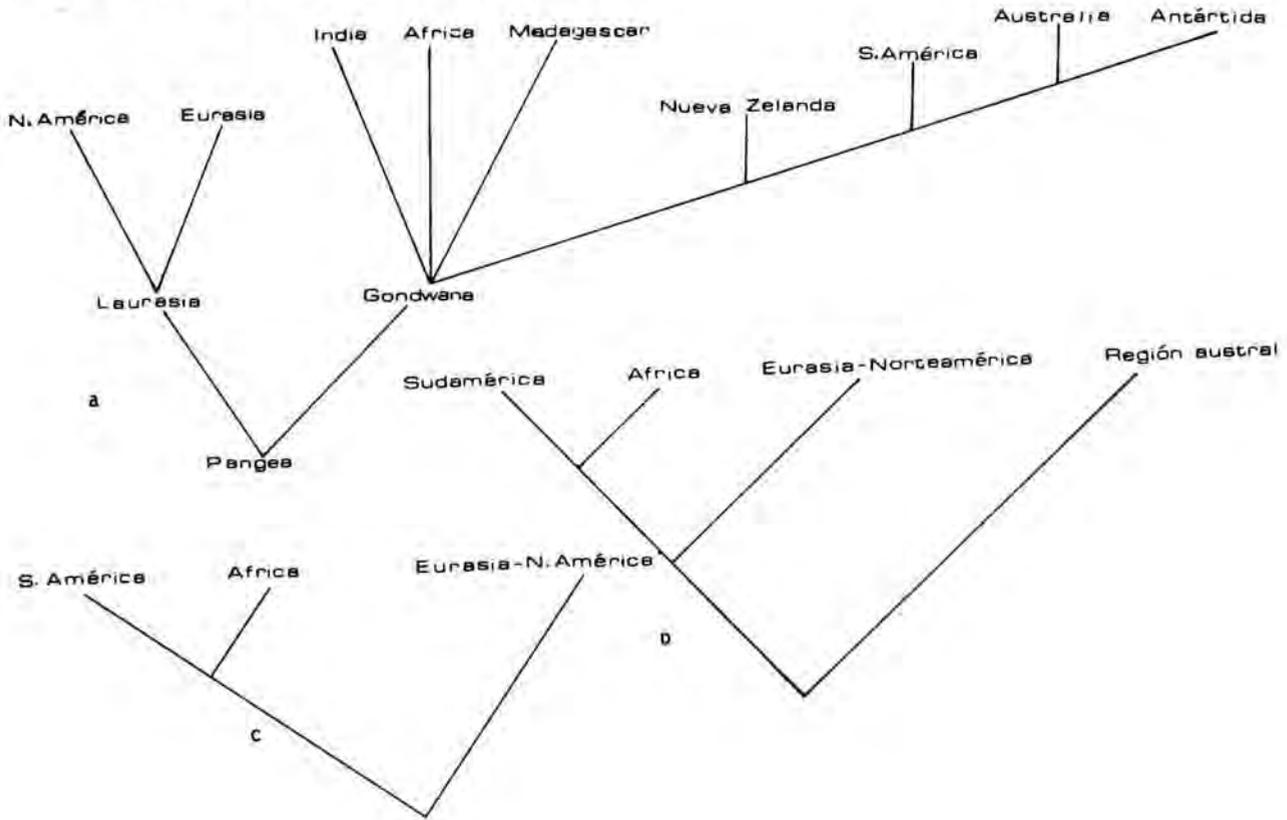


FIG. 5. a. Cladograma simplificado de las principales divisiones de la Pangea en los últimos 180 millones de años. b, Interpretación cladística del rango superior del dendrograma de la fig. 4. c, Cladograma de áreas con los elementos comunes entre las figs. 5a y 5b. Simplified cladogram of the most important events in the breakup of Pangea in the last 180 million years. b, Cladistic representation of the highest rank of the dendrogram from fig. 4. c, Consensus area-cladogram implied by the cladograms of figs. 5a and 5b.

lias pertenecen a órdenes distintos, y recíprocamente, familias de un mismo orden (por ejemplo, *Salmoniformes*) aparecen en varios grupos (*Esocidae* y *Salmonidae* en el grupo III, y *Galaxiidae* en el IV).

Por tanto, la actual distribución de las familias no refleja, en general, su origen y evolución. El proceso evolutivo de formación de familias no se puede asociar con una expansión uniforme, asimilable a una radiación adaptativa sobre la superficie terrestre.

En esta divergencia ha jugado un papel fundamental la deriva de continentes, consecuencia directa de la tectónica de placas, y cuyas etapas de fragmentación pueden resumirse esquemáticamente en el cladograma de la figura 5 a. Por otra parte, la figura 5 b representa a los grupos de familias formados en el dendrograma de la figura 4. Estos dos cladogramas se pueden comparar después de haberlos

reducido a sus elementos comunes. El resultado aparece en la figura 5c.

Las épocas de origen de las divergencias continentales se deberían tener en cuenta a la hora de asignar una época de aparición a aquellas familias de peces que, con certeza, han estado desde siempre confinadas a las aguas dulces. Así, varias de estas familias tendrían probablemente una antigüedad mayor que la atestiguada por el registro fósil (por ejemplo, el Paleoceno en el caso de los *Cyprinidae*).

Entre los efectos más evidentes de la deriva continental figuran las formaciones de océanos, lo cual es, para los peces de agua dulce, como se ha visto, el factor determinante en la aparición de áreas con vicarianza intercontinental.

Otros efectos importantes han sido la variación de los climas de la Tierra y la formación de diversos tipos de barreras geográficas (cambios orográficos, remode-

laciones hidrográficas y otras). No obstante, estas barreras no se asocian necesariamente con los límites de distribución de las familias. Además, la evolución desarrolla mecanismos adaptativos que permiten superar dichas barreras: una relativa tolerancia salina, medios de dispersión locales o a larga distancia, mecanismos de respiración accesoria, y otros. Como la formación de familias de peces no se completó en la primitiva Pangea, sino que continuó en gran parte paralelamente a la deriva de continentes, resulta que la alternancia entre la formación y transgresión de barreras de tipo diverso en el pasado sería el origen de muchas disyunciones complejas.

El registro fósil no permite apreciar la importancia de la dispersión de los peces en esta dinámica de distribución en el pasado. Sin entrar en la búsqueda de los centros de origen, ni en la polémica de la vicarianza frente a la dispersión, se puede ilustrar la complejidad de la situación con algunos ejemplos de familias:

1. **Cyprinidae.** Los primeros fósiles conocidos datarían del inicio del Paleoceno de Europa, Eoceno de Asia y Oligoceno de Norteamérica. Según varios autores, su centro de origen se situaría en el Norte de África o en Europa, mientras que para BRIGGS (1979) sería en el Sudeste Asiático. Su inclusión en el grupo III (fig. 4) y en el rango intermedio del dendrograma no aclara el problema de su dispersión y sólo indica su compleja disyunción.

2. **Catostomidae.** Descenderían de los *Cyprinidae*, con un origen asiático en el Eoceno. La disyunción en el rango intermedio del dendrograma corresponde a un endemismo conservativo, interpretándose las especies de China y Siberia como reliquias.

3. **Osteoglossidae.** Fósiles más antiguos en el Eoceno de N. América. Mismo patrón de vicarianza compleja. En el dendrograma se sitúa justo antes de la conexión entre los grupos I y II, por lo que

sería el nexo de unión entre las regiones Neotrópica y Etiópica, y refleja la separación entre ambos continentes.

Fuera de los *Ostariophysi*, y siempre dentro del rango intermedio del dendrograma, están las siguientes familias:

4. **Lepidosirenidae.** Área continua pero anormalmente reducida respecto a las demás de la zona. Ausentes en las cuencas del Magdalena, Orinoco, Paranaíba, São Francisco y Paraná. Esta reducción podría deberse a que esta familia está representada por una sola especie, muy antigua, que reflejaría un endemismo conservativo con cierto riesgo de extinción.

5. **Ichthyboridae.** Su área disyunta con dos posibles reliquias (en Gambia y Níger), a la vez que su ausencia en los Grandes Lagos africanos sugiere un endemismo conservativo.

6. **Anabantidae.** Su facultad de tomar oxígeno atmosférico amplía su margen de dispersión. Quizá se originaron en el primitivo Gondwana, extendiéndose después al Sudeste Asiático.

7. **Clariidae.** También poseen un órgano respiratorio accesorio para tomar oxígeno atmosférico, lo cual aumenta su capacidad de dispersión y de resistencia a fluctuaciones hidrológicas.

8. **Galaxiidae.** Son periféricos. Son catadromos, aunque poblaciones de varias especies han quedado confinadas en lagos y han perdido el hábito migratorio (por ejemplo, *G. maculatus*). Según ROSEN (1974) su distribución se explica mejor por deriva de continentes que por migraciones transoceánicas. En cambio, la dispersión por vía marítima podría dar cuenta, al menos parcialmente, de distribuciones locales.

Otros casos en que la eurihalinidad ha podido desempeñar un papel importante

en la configuración de las áreas, son los siguientes:

1. *Acipenseridae*, *Salmonidae*, *Gasterosteidae*, *Cottidae*: Son periféricos y de distribución holártica. El caso de los *Salmonidae* (anadromos) es similar al de los *Galaxiidae*. Su limitación a latitudes boreales obedece a razones de temperatura, lo cual no les impide permanecer todavía en el Mediterráneo. En efecto, las colonias fluviales en los países mediterráneos testimonian de un pasado (glaciaciones del Pleistoceno) en que la temperatura allí les era propicia. La presencia de *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteidae*) en Argelia se explica de modo similar. En las zonas próximas al Ártico esta especie es básicamente marina.

2. *Lepisosteidae*, *Cichlidae*, *Poeciliidae*: Son de la división secundaria. Su relativa eurihalinidad les permitiría bordear la costa e incluso alcanzar islas cercanas al continente.

ANÁLISIS EN COORDENADAS PRINCIPALES (ACP) DE LA SEMEJANZA ENTRE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS FAMILIAS DE PECES:

Este análisis es un método de ordenación que completa la clasificación de familias que se ha realizado por taxonomía divisiva.

En la figura 6 se representan en dos dimensiones los resultados del ACP con la distancia d_{AB} tomada como similaridad. Como se vio, la distancia d_{AB} era no euclídea y por tanto daba lugar a una matriz de similaridades no semidefinida positiva. De los 38 valores propios, obtenidos por diagonalización de esta matriz, 8 son negativos y comprendidos entre $-0,041$ y $-1,960$. Si hacemos la aproximación de que estos 8 valores son suficientemente cercanos a 0, la matriz de similaridades se puede considerar como prácticamente semidefinida-positiva para los 30 primeros valores propios, que son positivos. Alternativamente, se podría tratar la matriz por un análisis de proximidades («multidimensional scaling») que representaría distancias no euclídeas en coordenadas

principales. Sin embargo, en este caso, los resultados mostraron que dicho análisis no aportaba ninguna información suplementaria.

El tanto por ciento de variabilidad total explicado por los dos primeros ejes es de un 54 %, mientras que para los tres primeros ejes es de un 64 %. La representación se ha hecho en dos dimensiones, indicando las coordenadas de una tercera dimensión entre paréntesis.

En la figura 6 se reconocen tres grupos importantes de puntos, más algunos puntos aislados. Estos tres grupos corresponden, en líneas generales, a las clases I, II y III, definidas en el dendrograma.

1. **Grupo I:** Las coordenadas de sus elementos se definen para $x > 0$ e $y > 0$ o $y < 0$. En un núcleo denso se reúnen la mayoría de áreas endémicas de Sudamérica, y cercanos a él dos más (*Potamotrygonidae* y *Lepidosirenidae*). Alejados del núcleo y dispersos se reparten 5 elementos más de Sudamérica. De ellos, los *Poeciliidae* se acercan algo al grupo norteamericano, lo cual indica su extensión por Centroamérica y parte de Norteamérica. Los otros 4 (*Osteoglossidae*, *Cyprinodontidae*, *Characidae* y *Cichlidae*) se acercan al grupo africano, lo cual refleja su presencia en África.

2. **Grupo II:** Sus coordenadas se definen para $x < 0$ e $y < 0$. Forman una nube alargada de puntos en dirección Norte-Sur. Curiosamente, sus tres elementos complejos (del rango intermedio del dendrograma) se separan algo del núcleo principal, y en el caso de los *Clariidae* y *Anabantidae* podrían estar dirigidos hacia una hipotética Región Oriental, que, al igual que en el dendrograma, tampoco aparece en esta representación.

3. **Grupo III:** Coordenadas definidas para $x < 0$ e $y > 0$. La mayoría de puntos aparece en una alineación casi perfecta. Se destacan a cierta distancia los endemismos de Norteamérica (*Centrarchidae*, *Ictaluridae* y *Lepisosteidae*), mientras que el resto pertenecen a Norteamérica y Eurasia. También aquí es curioso ver cómo las familias con presencia en la Región Oriental se distancian de la alineación

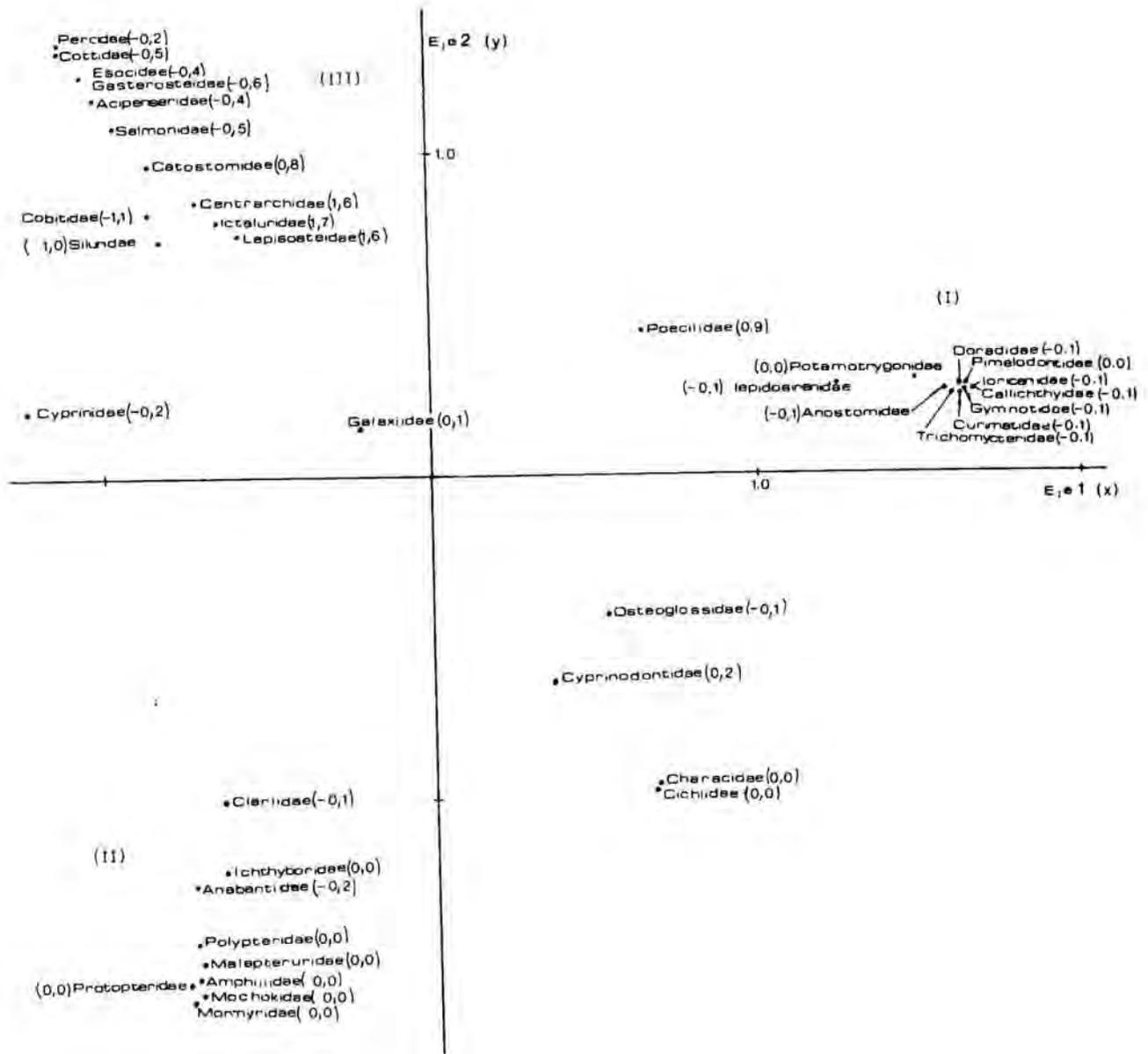


FIG. 6. Distribución de las 38 familias en el plano definido por los dos primeros ejes de un análisis en coordenadas principales a partir de la distancia d_{AB} . Entre paréntesis se indican las coordenadas de una tercera dimensión. *Distribution of the 38 families in the plane defined by the two first axes of a principal coordinates analysis based on the distance d_{AB} . Coordinates of a third dimension are noted between brackets.*

ción principal (*Cobitidae*, *Siluridae* y *Cyprinidae*).

4. Por último, los *Galaxiidae*, cercanos al centro y más o menos equidistantes de todos los demás grupos, parecen estar realmente aparte de ellos.

ESTUDIO DE LAS ÁREAS GEOGRÁFICAS

En esta segunda parte se estudian las

relaciones entre áreas geográficas, medidas por sus afinidades ictiológicas. Primero se definirán tales áreas y luego se indicará el método de clasificación utilizado. Los resultados van seguidos de algunas consideraciones de interés ecológico y biogeográfico. Finalmente, se incluye un análisis factorial de correspondencias, que, como método de ordenación, completa esta clasificación.

MÉTODOS

Definición de las áreas

Las áreas geográficas se pueden definir según distintos criterios. Si se definen las áreas en función de la distribución de las familias, se obtienen resultados parcialmente redundantes con los de la primera parte de este trabajo. El interés de utilizar provincias ictiológicas más o menos reconocidas, llevaría a la consideración de la distribución de géneros y especies, y de temas que trascienden el presente trabajo. Por todo ello, se ha preferido una partición sistemática y arbitraria, en rectángulos esféricos, de la superficie terrestre, adoptando los siguientes criterios:

a) Todos los cuadros tienen la misma superficie, aproximadamente igual a 6.000.000 de km² reales (de hecho, cada cuadro es un trapecio con lados curvilíneos). La integración de las superficies se ha calculado con el promedio de una serie de medidas realizadas con un planímetro electrónico. La precisión hubiera sido algo mayor en caso de haber podido disponer de un mapa mundial en proyección U.T.M.

b) La altura real de cada cuadro se define constante para todos e igual a 20° de latitud. En consecuencia, las anchuras difieren en función de la latitud.

c) El origen de los ejes de referencia de la partición se sitúa en el meridiano 10° Este y en la línea del Ecuador.

d) Se descartan las superficies completamente marinas, así como la Antártida.

e) Se ha procurado que los cuadros contengan un máximo de superficie terrestre, minimizando, en la medida de lo posible, el número de cuadros con sólo islas o fracciones de costa.

f) La superficie de un cuadro es sólo unas pocas veces inferior a la superficie media de las familias, de modo que se obtiene un cierto equilibrio numérico entre las 38 familias y los 48 cuadros que así se generan.

Se puede examinar la distribución de las áreas de las familias en esta partición uniforme. Para ello, en cada cuadro se cuenta el número de familias presentes, en términos de presencia-ausencia, independientemente de la extensión de las áreas ocupadas. Así se obtienen 48 valores (48 cuadros) de la variable $x = n.$ de familias/cuadro. Su media muestral es $\bar{x} = 9,14$, y su varianza muestral $s^2 = 17,77$. El histograma de valores de x no sigue una distribución precisa; el intento de ajustar esta distribución a una Poisson resulta negativo. El cociente s^2/x utilizable como índice de agregación, da un elevado valor (1,93), que podría ser debido a la heterogeneidad de la distribución de la muestra.

Taxonomía de las áreas

Se trata de medir el grado de afinidad entre las 48 áreas geográficas identificadas con los cuadros de la partición. Para ello, se valora cuantitativamente la porción de superficie en cada par de cuadros que posean una familia en común, extendiéndose dicha medida al conjunto de familias, en primer lugar, y luego al conjunto de áreas.

Después de estudiar y aplicar una serie de distancias y de coeficientes de similitud, se ha elegido la siguiente distancia:

$$d_c(j, k) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{|X_{ij} - X_{ik}|}{X_{ij} + X_{ik}} \right)$$

$$\text{con } 0 \leq d_c \leq 1$$

donde las variables son:

X_{ij} : superficie de la familia i en el área j .
 X_{ik} : superficie de la familia i en el área k .
 n : número de familias presentes en las áreas j o k , o en ambas.

Esta distancia se basa en la métrica de Canberra propuesta por LANCE & WILLIAMS (1966), y es interesante porque no

distorsiona sensiblemente las relaciones de continuidad y de contigüidad entre las áreas, mide cuantitativamente el grado de presencia de la familia, y excluye las dobles ausencias, evitando así los dobles ceros que tenderían a aproximar excesivamente áreas alejadas en perjuicio de las áreas vecinas (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979).

La integración de las superficies se ha hecho con el planímetro electrónico, en repetidas series de medidas. La matriz de 38×48 con los datos originales de la variable x se transformó por la distancia d_c en una matriz cuadrada simétrica de dimensión 48×48 (x = superficie de una familia en un área dada).

Posteriormente, se trató en el ordenador por el programa de taxonomía numérica CLUSTAN 2 con el algoritmo de clasificación UPGMA, de forma similar a como se hizo en la primera parte del trabajo.

GRUPOS RESULTANTES

La representación de la clasificación no se hará en forma de dendrograma, sino mediante un diagrama similar a un mapa topográfico. Este mapa es mundial y las áreas geográficas se agrupan mediante las curvas de nivel o líneas de isosimilaridad resultantes de la taxonomía numérica (figura 7).

La correlación cofenética es elevada ($r_c = 0,936$). Se reconocen los siguientes grupos de asociación o «clusters» en sus respectivos niveles de disimilaridad:

1. Nivel 0,993: Separa un grupo de seis áreas del resto. Éstas son: la 39, 45, 44, 48, 46 y 47, y corresponden a la Región Australiana más el extremo sur de Sudamérica. Se puede distinguir como «grupo austral».

2. Nivel 0,968: Grupo de áreas de Centroamérica y Sudamérica, salvo el extremo sur. Son la 26, 27, 41, 34, 35 y 40. Es la Región Neotrópica.

3. Nivel 0,940: Dentro del grupo austral, separa las áreas 39 y 45 (Nueva Guinea y Australia oriental) de las demás.

Esta distinción posiblemente se deba al escaso número de familias seleccionadas que están representadas en la región.

4. Nivel 0,932: Áreas 21, 30, 28, 29, 36, 37, 42 y 43, que forman África, junto con las áreas 23, 24, 31, 38, 32 y 33, que son de la Región Oriental.

5. Nivel 0,904: Aísla el área 33 (Filipinas) del grupo anterior.

6. Nivel 0,942: Separa el área 47 (Sur de Sudamérica) del grupo austral.

7. Nivel 0,841: Separa las áreas restantes en dos grupos. Uno reúne las áreas 3, 4, 9, 17, 20 y 25, que se podrían llamar «marginales». El otro, agrupa las áreas de Norteamérica y las áreas eurasiáticas al norte de los 40° de latitud Norte. Las áreas marginales forman un grupo al nivel de similaridad 0,733, en el que se producen asociaciones algo sorprendentes, como, por ejemplo, la de Marruecos y Península Ibérica sur (20), con Japón (25). Aunque estas áreas tienen una escasa superficie de familias en común, al ser también sus superficies geográficas reducidas, resulta que cuando están ocupadas por alguna familia, lo están a menudo en casi su totalidad. Como la distancia d_c es independiente de la escala, y del número de familias ausentes, este efecto común de marginalidad las aproxima bastante. De hecho, estas zonas marginales corresponden a los límites de un continente o a islas continentales; normalmente una familia las ocupa completamente o bien nada en absoluto. Las familias que las pueden ocupar son los Acipenseridae, Salmonidae, Gasterosteidae, Cobitidae y Cyprinidae. El aislamiento de estas áreas impide unir las en la representación de la fig. 7, por lo cual se resume aquí su situación. Las áreas 20 y 25 se unen al nivel 0,489; la 9 (golfo de Alaska) y 17 (Kamchatka) a 0,534, y se les une el área 4 (Islandia) a 0,574. Estas cinco áreas se agrupan al nivel 0,665 y se les une una sexta área, la 3 (Groenlandia), al nivel 0,733, como se ha dicho anteriormente. Finalmente, el área 22 (Irán) se une aisladamente al grupo de Norteamérica-Eurasia al nivel 0,761.

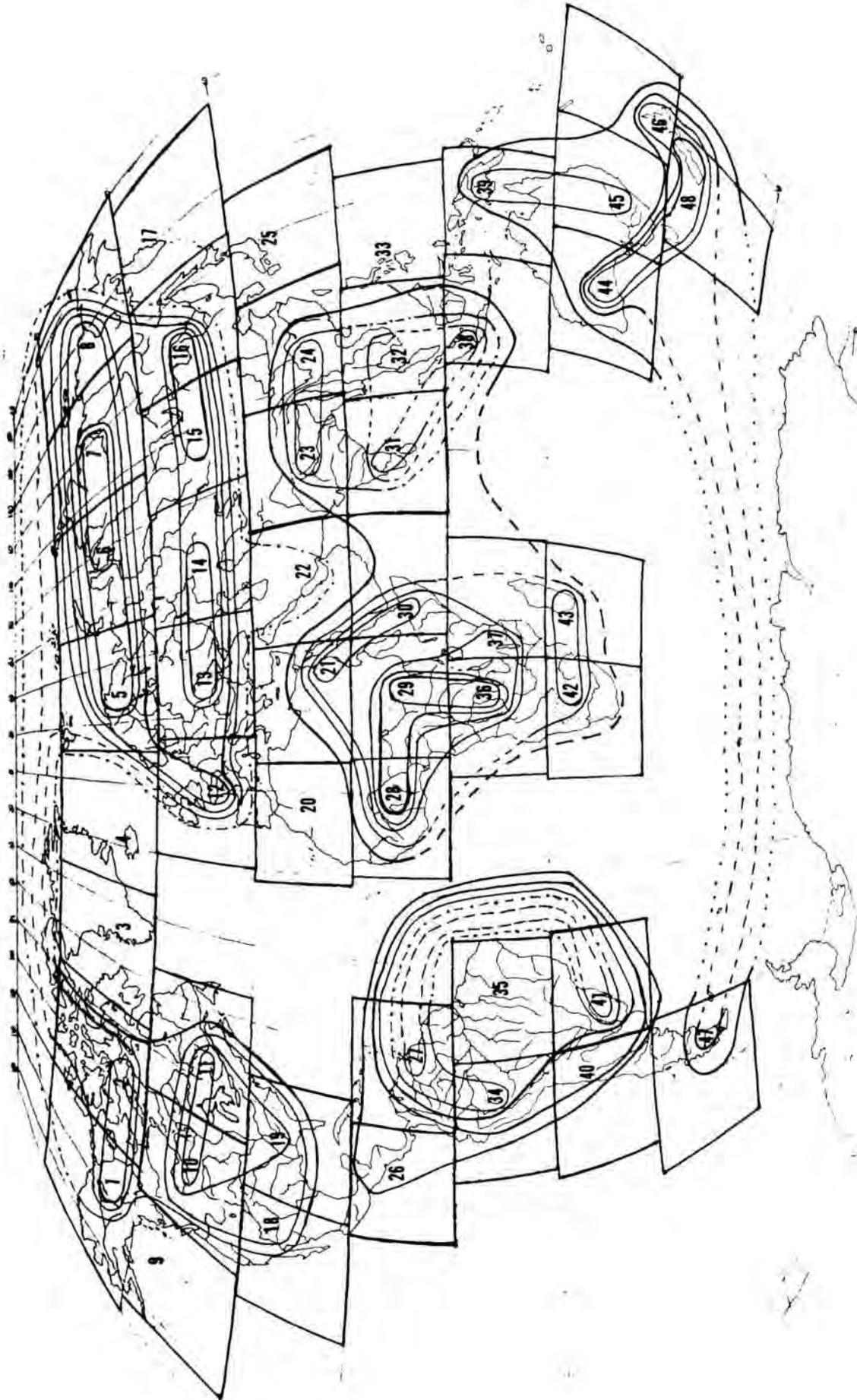


FIG. 7. Las líneas agrupan los 48 cuadros de la partición en clases, deducidas de la taxonomía numérica a partir de la distancia d_c . Estas líneas tienen contornos arbitrarios y sólo relacionan cualitativamente los cuadros. Los cuadros 3, 4, 9, 17, 20 y 25 forman un grupo marginal, según se explica en el texto, que no se ha podido representar en este mapa. The lines cluster the 48 «squares» (into which the continents were divided) as implied by the numerical taxonomy based on the distance d_c . These lines have arbitrary contours and are only intended to relate the squares qualitatively. Squares 3, 4, 9, 17, 20 and 25 group together in a marginal cluster which could not be drawn on this map (see text for further explanations).

8. Nivel 0,833: Separa la Región Oriental de África.

Los demás niveles son de menor importancia, y se pueden reconocer en la misma fig. 7.

DISTRIBUCIÓN Y DIVERSIDAD DE LAS FAUNAS EN LOS CONTINENTES

La fauna ictiológica de Eurasia se caracteriza por su escasez de grupos endémicos y por su diversidad y riqueza de Ciprinoideos. Hacia el Sudeste de Asia la fracción de familias endémicas aumenta considerablemente, así como la diversidad (por ejemplo, sólo en Tailandia hay cerca de 600 especies pertenecientes a más de 40 familias), mientras que los grupos arcaicos son raros. Probablemente la colisión del Subcontinente indio con Asia fue el origen de tan compleja fusión de faunas.

Hacia Europa se reconoce una franja latitudinal en la que se acumula el mayor número de familias eurasiáticas del grupo III del dendrograma (figs. 4 y 8), y que podría reflejar variaciones climáticas en el pasado. Esta zona comparte un buen número de familias con Norteamérica. Para este continente la región de mayor diversidad de familias se situaría en la cuenca del Mississippi y en los Grandes Lagos, en una latitud similar a la de la franja eurasiática (fig. 8).

El grado de endemismo en Norteamérica representa el 30 % del total de las familias que ocupan este continente, y su centro sería el Mississippi. Los Grandes Lagos debieron recibir elementos de la fauna del Mississippi, funcionando como un refugio durante el Cuaternario, y darían cuenta del 55 % de familias de Norteamérica, que son las compartidas con Eurasia. Tan sólo el 15 % restante corresponde a familias comunes con Sudamérica.

La Región Neotrópica es, de todas las regiones, la que ofrece un mayor tanto por ciento de endemismo (70 %) siendo a la vez la de mayor riqueza y diversidad ictio-

lógica (por ejemplo, unas 1.400 especies y más de 40 familias en Brasil).

La fauna de la Región Etiópica es también muy rica y diversa, con un importante grado de endemismo. Si añadimos las formas arcaicas, resulta que África posee el espectro filogenético más importante de todas las regiones.

Es interesante comparar brevemente estas dos últimas regiones. Ambas son eminentemente tropicales, lo cual está muy relacionado con su riqueza y diversidad. África se caracteriza por sus lagos y por las cuencas del Nilo, del Níger, del Congo y del Zambezi. Los lagos son menos antiguos que los ríos, y colonizados por éstos. No obstante, la antigüedad de los lagos es suficiente para haber permitido una importante especiación en ellos (básicamente de cíclidos), favorecida por la estabilidad del medio.

La continuidad de las aguas en los ríos se refleja en su contenido en formas arcaicas. Además, las radiaciones adaptativas se extienden más allá del nivel de especie, alcanzando el rango de familias. Esto último ocurre en la región Neotrópica, donde la radiación de familias de *Siluriformes* y *Characoidei* ha sido considerable en el conjunto de las cuencas del Magdalena, Orinoco, Amazonas, São Francisco y Paraguay.

Las condiciones en los ríos en general son muy fluctuantes en relación con las existentes, por ejemplo, en los lagos africanos. Así, tanto las cuencas del Amazonas como la del Congo conocen crecidas estacionales que inundan grandes superficies, así como variaciones sensibles del curso de sus ríos. Esto, unido a la formación de meandros, es una oportunidad para la especiación, pero también pone a prueba la capacidad de los peces para hacer frente a estos cambios y al bajo contenido de oxígeno en estas aguas. En este sentido, no es de extrañar que en las latitudes tropicales, en condiciones climáticas y ecológicas similares, se hayan desarrollado convergentemente mecanismos accesorios de respiración con cierta importancia y éxito, atestiguados por la presen-



Fig. 8. Superposición de las áreas de distribución de las 38 familias estudiadas. Las superficies punteadas corresponden a zonas con un número máximo de familias para cada continente. *Superimposed distributions of the areas of distribution of the 38 families studied. Dotted surfaces correspond to areas with a maximum number of families in each continent.*

cia de grupos arcaicos (*Lepidosirenidae*, *Osteoglossidae*, *Protopteridae*).

En la Región Australiana sólo hay dos familias estrictamente de agua dulce (*Ceratodontidae* y *Osteoglossidae*, de la primera división). El grado de endemismo total se acerca al cuarenta por ciento, lo cual reflejaría el carácter insular de esta región. Por una parte, la continuidad de las aguas debió ser interrumpida, quizá de forma catastrófica, en el pasado, con la consiguiente extinción de especies (evitada por *Neoceratodus* y *Scleropages*, gracias, tal vez, a su respiración pulmonar). Por otra parte, el alejamiento de esta región sólo permitió su recolonización por especies más o menos eurihalinas.

En la fig. 8 se han representado las áreas de distribución de las 38 familias estudiadas. Se observa que las acumulaciones más importantes de líneas de contornos corresponden a las costas continentales, ya que, obviamente, los océanos son la principal barrera para la dispersión de los peces de agua dulce. De todos modos las islas continentales importantes sí están ocupadas, a excepción de Madagascar, que se separó antiguamente del continente africano.

En el interior de los continentes las barreras son de tipo diverso. En Eurasia, por ejemplo, se aprecia la tendencia a que las líneas fronterizas sean paralelos geográficos, lo cual sugiere que las distribuciones en este continente podrían depender mucho del clima. Por otra parte, la Región Oriental no aparece diferenciada como tal.

África se separa gradualmente de Asia a través del mar Rojo y el desierto de Arabia, que no parecen haber sido barreras infranqueables. En cambio, sí lo son el desierto del Sahara y el Mediterráneo, que aíslan África de Europa. Tanto en el Rift Valley como en los desiertos del Sudoeste africano se entrecruzan las fronteras, quizá como consecuencia de las fluctuaciones orográficas y climáticas que han alterado la hidrología en aquellas zonas. Por el contrario, las cuencas del Congo, Nilo y Níger parecen más homogéneas, en razón de la continuidad de las aguas de

sus grandes ríos tropicales.

Algo parecido a esto último ocurre en Sudamérica, donde la distribución continental es bastante homogénea desde el Istmo de Panamá hasta el río de la Plata. En Norteamérica la situación parece más compleja, quizá parcialmente, a causa de la mayor profundidad y precisión con que se han realizado los mapas de distribución en los Estados Unidos. De todos modos, las importantes transgresiones y regresiones marinas en este continente, así como los avances y retrocesos de los glaciares, pueden relacionarse con el complicado trazado de fronteras.

ANÁLISIS FACTORIAL DE CORRESPONDENCIAS (AFC)

El AFC es una variante del análisis de componentes principales. Ambos conservan la distancia original, que en componentes principales es la distancia euclídea, mientras que en el AFC es la ji-cuadrado. Es particularmente apropiado para tablas de frecuencias, tanto si los datos originales son cuantitativos, como si son semi-cuantitativos. Una de las ventajas de la distancia ji-cuadrado es que elimina los «dobles ceros». Además, según HILL (1973), sería especialmente útil para gradientes marcados, es decir, con numerosos ceros, como en el presente caso.

Sin embargo, el mayor interés del AFC reside quizás en que permite la representación simultánea en un mismo espacio de los objetos y de los descriptores.

Se han utilizado las medidas de las porciones de superficie en cada cuadro de la partición para cada familia. Así se ha construido una tabla cuyos datos son asimilables a frecuencias absolutas y cuya dimensión es de 38×48 (familias \times áreas geográficas). Esta tabla se ha tratado por el programa ADCO (CUADRAS & ALONSO, 1984), y se ha analizado según BENZÉCRI (1980).

El ajuste mediante la prueba ji-cuadrado para un nivel de significación de 0,05 indica que los 9 primeros ejes considerados son todos significativos. El tanto por

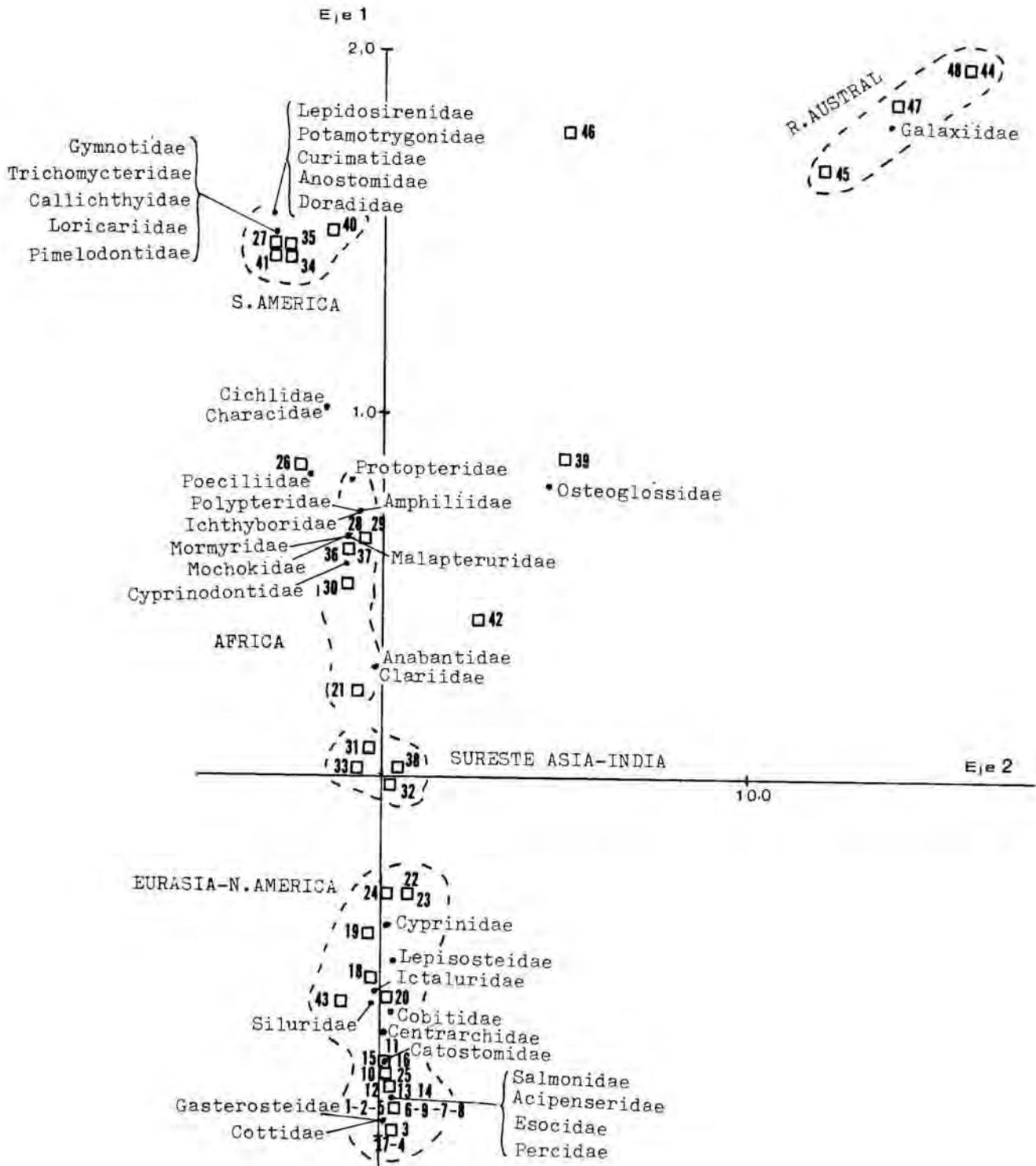


FIG. 9. Análisis factorial de correspondencias. Las 38 familias y 48 cuadrados se representan simultáneamente sobre el plano de los ejes 1 y 2. Las líneas discontinuas sitúan los grupos más importantes de áreas. *Factorial correspondence analysis. The 38 families and 48 squares are simultaneously plotted on the plane defined by the two first axes. Broken lines correspond to major clusters of areas.*

ciento de variabilidad explicada por cada uno de estos ejes, así como la acumulación de los tantos por ciento se indican en la tabla II. Considerada la evolución de los valores de variabilidad acumulada en esta tabla, parece suficiente utilizar los 4 primeros ejes, que explican un 77,83 % de la variabilidad total.

La interpretación de los gráficos de un AFC puede llegar a ser delicada, si se tiene en cuenta que los puntos, tanto de áreas como de familias, se reparten en nubes más o menos complejas de delimitar, y cuyos baricentros no son siempre fácilmente localizables.

Plano 1 × 2 (fig. 9). La nube de puntos de áreas, así como la de familias, se estiran a lo largo del eje 1, mientras que el eje 2 sólo discrimina claramente para las áreas 44, 45, 46, 47 y 48. Si se observa que la escala del eje 2 está reducida 10 veces con respecto a la del eje 1, resulta que dichas áreas se sitúan de hecho muy a la derecha del eje 1 dentro del cuadrante positivo. Así, prácticamente toda la variabilidad explicada por el eje 2 se debe a estas 5 áreas, que, como se vio en la taxonomía numérica, corresponden al núcleo del grupo austral. Su baricentro se asocia además con la familia 35 (*Gala-xiidae*).

Por lo tanto, conviene separar el eje 2 como un factor suplementario, que se podría llamar factor austral. De este modo, los demás ejes aumentarán su relativo tanto por ciento de variabilidad explicada, siendo así más significativos. Se puede pensar que este factor 2 refleja el largo aislamiento en el pasado de esta región austral.

Por otra parte, llama la atención el paralelismo entre la ordenación de áreas a lo largo del eje 1 y la taxonomía de estas áreas. Los valores estrictamente negativos del eje 1 corresponden a áreas de Laurasia, mientras que los valores nulos o positivos son para Gondwana. El orden en este eje es: Eurasia-Norteamérica → Sureste asiático → África → Sudamérica → Región Austral. Este primer factor si-

TABLA II. Nueve primeros valores propios (λ) del análisis factorial de correspondencias de las figs. 9-11. El tanto por ciento de variabilidad explicado por cada uno de los 9 primeros ejes se indica (α), así como el porcentaje de variabilidad acumulada (β). *First 9 eigenvalues (λ) of the factorial correspondence analysis of figs. 9 to 11. The percentage of variability explained by each of the first nine axes is given (α), as well as the percentage of variability accumulated successively in these axes (β).*

| | | |
|---------------------|----------------------|---------------------|
| $\lambda_1 = 0,861$ | $\alpha_1 = 26,21\%$ | $\beta_1 = 26,21\%$ |
| $\lambda_2 = 0,747$ | $\alpha_2 = 22,74\%$ | $\beta_2 = 48,95\%$ |
| $\lambda_3 = 0,618$ | $\alpha_3 = 18,83\%$ | $\beta_3 = 67,78\%$ |
| $\lambda_4 = 0,330$ | $\alpha_4 = 10,05\%$ | $\beta_4 = 77,83\%$ |
| $\lambda_5 = 0,224$ | $\alpha_5 = 6,83\%$ | $\beta_5 = 84,66\%$ |
| $\lambda_6 = 0,141$ | $\alpha_6 = 4,29\%$ | $\beta_6 = 88,95\%$ |
| $\lambda_7 = 0,076$ | $\alpha_7 = 2,32\%$ | $\beta_7 = 91,27\%$ |
| $\lambda_8 = 0,049$ | $\alpha_8 = 1,50\%$ | $\beta_8 = 92,77\%$ |
| $\lambda_9 = 0,039$ | $\alpha_9 = 1,19\%$ | $\beta_9 = 93,96\%$ |

túa en el valor cero el subcontinente indio, entre África y Asia.

Plano 1 × 3 (fig. 10). Ambos ejes están a la misma escala. Tanto la nube de puntos de áreas como la de familias aparecen fragmentadas. Los grupos de áreas se reconocen mejor, y son más o menos densos. El más homogéneo es el que forma Sudamérica; le siguen la región austral, Eurasia-Norteamérica, África y el Sureste asiático. La constelación de puntos de áreas y de familias dibuja una forma triangular. El vértice superior, a la izquierda del eje 1, está marcado por las áreas africanas que se extienden hacia el Sureste asiático, el cual, a su vez, se aproxima al vértice inferior formado por Eurasia-Norteamérica. En este último grupo se distancian algo las familias genuinamente norteamericanas (15, 70 y 134) cercanas a las áreas del sur de Estados Unidos y norte de México (18 y 19). Las familias 63, 73 y 68 son comunes a Eurasia y al Sureste asiático. Este último se sitúa dentro de un triángulo de áreas (33, 23, 24 y 39) que reproducen su posición geográfica real en la Tierra.

Por otra parte, en el otro vértice inferior se localizan Sudamérica y la región austral, con una posible bifurcación en su línea de alejamiento de África. Destaca la

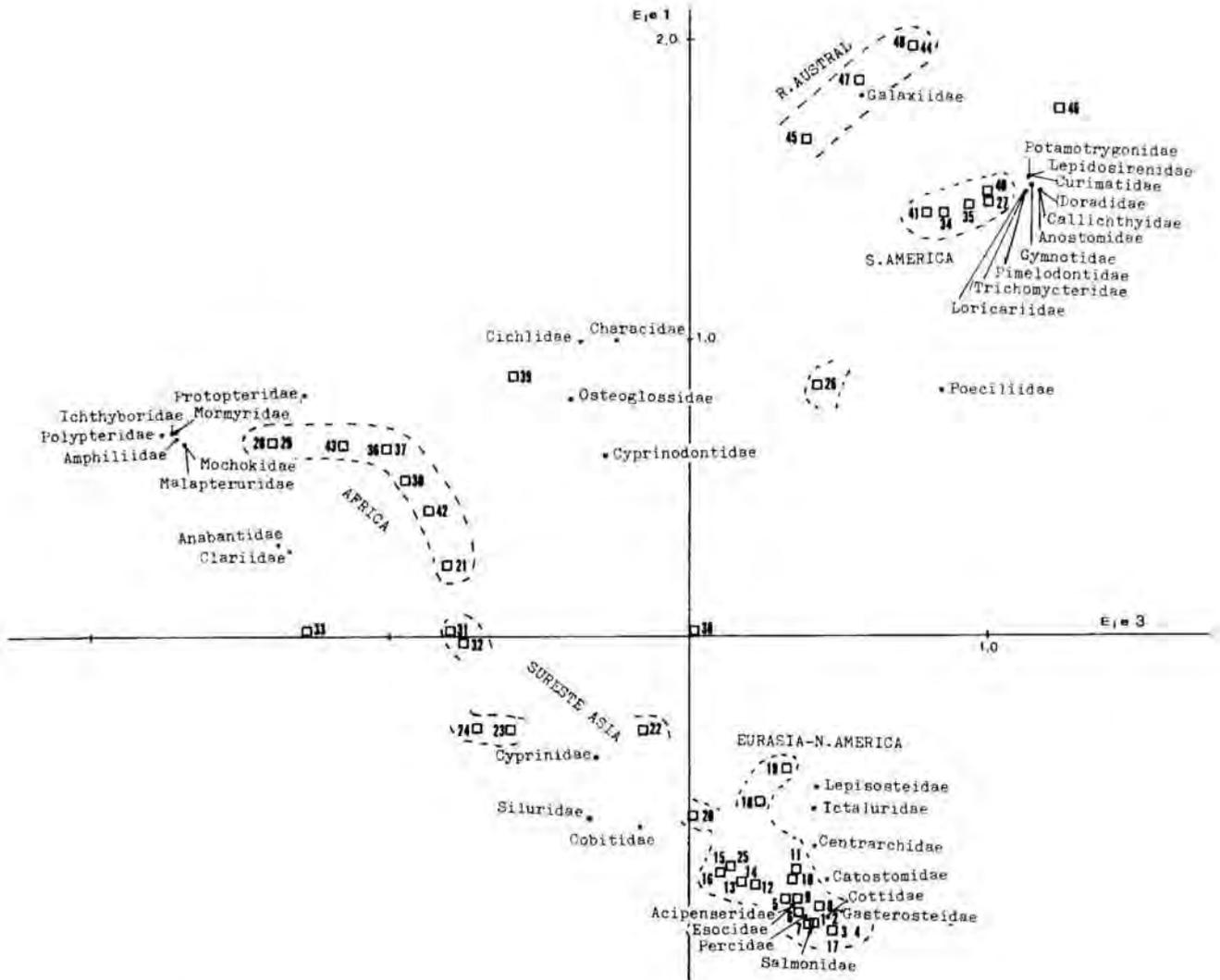


FIG. 10. Distribución de las familias de peces y áreas geográficas en el plano definido por los ejes 1 y 3 del análisis factorial de correspondencias. *Distribution of the fish families and the geographical areas on the plane defined by the axes 1 and 3 of the factorial correspondence analysis.*

posible alineación de la zona austral con dos áreas orientales vecinas (39 y 33). Es notable la homogeneidad de las nubes de familias y de áreas para Sudamérica, lo cual refleja quizás una radiación de familias endémicas en un continente aislado durante millones de años.

Las áreas africanas se dispersan en una «media luna», cuya punta izquierda apunta hacia los endemismos africanos, mientras que la punta derecha, asociada a las familias 80 y 152, lo hace hacia el Sureste asiático. Es relevante el hecho de que África contacte con Eurasia a través de la India y no por el Mediterráneo.

Plano 1 × 4 (fig. 11). La escala es idéntica para ambos ejes. Se destacan dos grupos generales:

En el extremo superior del eje 1, se agrupan Sudamérica y la región austral con muy baja variabilidad explicada por el eje 4. Éste se relaciona con la configuración de los demás puntos, en forma de parábola o creciente. Aunque rigurosamente los ejes son ortogonales e independientes, este eje 4 se podría ajustar aproximadamente a la ecuación de una parábola del tipo:

$$F_4 = aF_1^2 + bF_1 + c$$

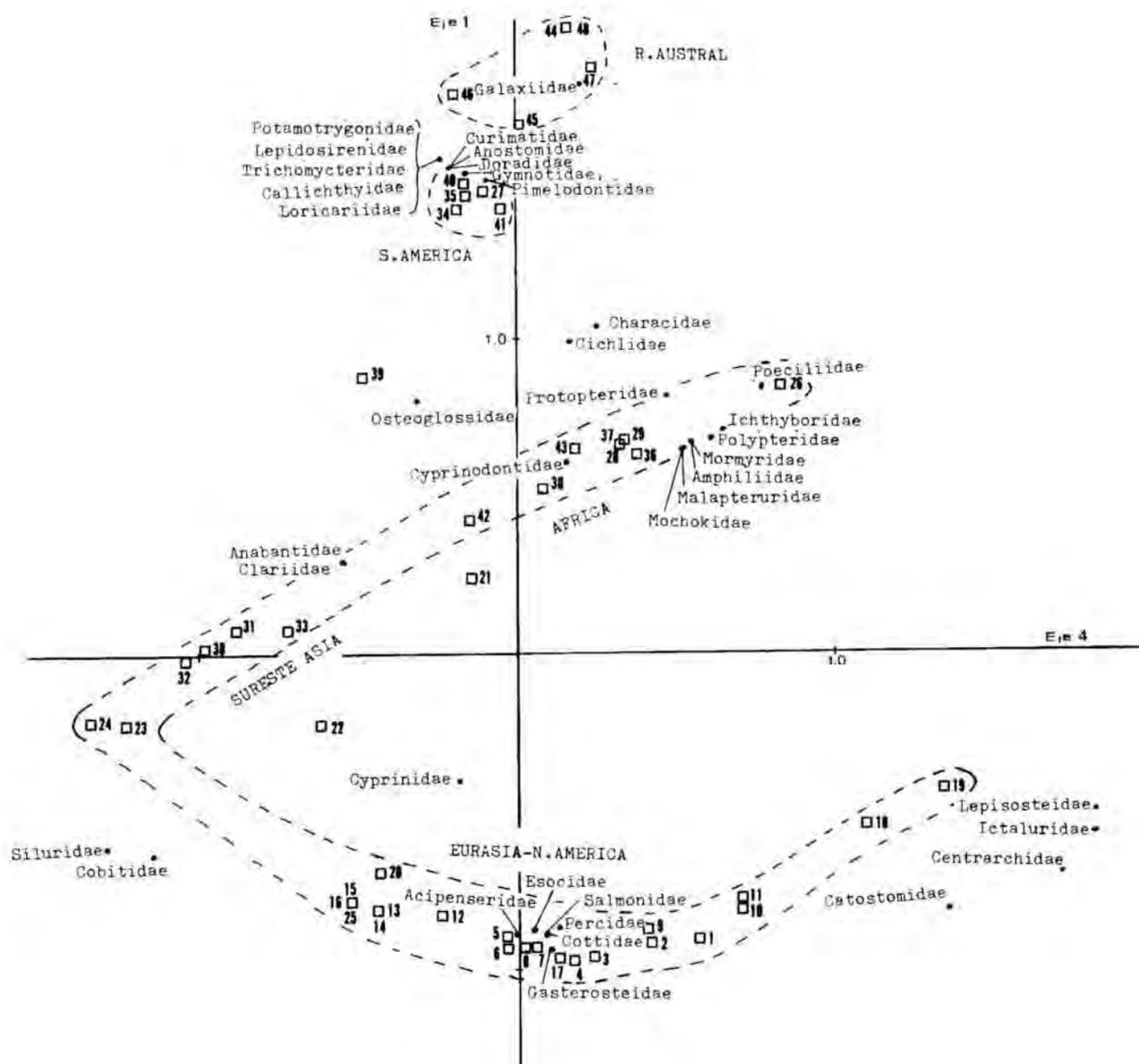


FIG. 11. Distribución de las familias de pez y de las áreas geográficas en el plano de los ejes 1 y 4 del análisis factorial de correspondencias. *Distribution of the families and the geographical areas on the plane defined by the axes 1 and 4 of the factorial correspondence analysis.*

para relacionar las coordenadas del cuarto eje con las del primer eje. Si se considera el eje 4 como una función del eje 1, la interpretación del plano 3×4 no sería necesaria.

Finalmente, se observa de nuevo cómo la región africana contacta con Eurasia sólo por medio del Sudeste Asiático, mientras que las áreas boreales de la Tierra se alejan junto con las de Norteamérica en la rama inferior de la media luna.

CONCLUSIONES

El problema de relacionar cuantitativamente entre sí las áreas de distribución de las familias de peces se puede simplificar utilizando sólo medidas de superficies reunidas en un coeficiente de similitud como S_M . La distancia estadística d_{AB} es matemáticamente más potente que S_M , y resuelve mejor numéricamente las relaciones entre las áreas.

La taxonomía numérica de áreas de familias, por el algoritmo UPGMA, y en base a la distancia d_{AB} , muestra 4 grupos principales, que corresponden a:

I. La Región Neotrópica. — II. La Región Etiópica. — III. La Región Holártica (Eurasia-Norteamérica). — IV. La Región Panaustral o Circumantártica (*Galaxiidae*).

No aparece ningún grupo de familias que caractericen a la Región Oriental. En el sentido decreciente de los niveles de similaridad se observa una disminución del grado de endemismo, con áreas cada vez más pequeñas. El gradiente se presenta igualmente desde el grupo I hasta el IV: Sudamérica refleja una radiación adaptativa homogénea de familias en un continente aislado en el pasado, mientras que, en el extremo opuesto, los *Galaxiidae* presentarían una máxima disyunción. Entre ambos extremos se localizan varias familias con patrones complejos de vicarianza intercontinental, pero este estudio no permite apreciar su génesis.

El patrón de clasificación biogeográfica de las familias no coincide con su filogenia. Pero la interpretación cladística del dendrograma pone de relieve un paralelismo con el proceso de deriva de continentes.

El análisis en coordenadas principales confirma la clasificación por taxonomía numérica, y además el plano representado por los dos primeros ejes visualiza mejor las posiciones relativas de las familias.

El estudio del problema inverso, es decir, las relaciones entre 48 áreas geográficas mundiales definidas arbitrariamente, a partir de sus afinidades corológicas, muestra que el conjunto de las 38 familias no sigue ninguna distribución estadística precisa sobre la partición uniforme de los continentes.

La proyección de las distancias biogeográficas (obtenidas por taxonomía numérica en términos de disimilaridades) sobre el mapa geográfico mundial: 1) confirma la existencia aparte de una Región Panaustral o quizá circumantártica; 2) las Regiones Paleártica y Neártica están mucho más próximas entre sí, en términos bio-

geográficos, que Norteamérica y Eurasia en el mapa geográfico; 3) la Región Etiópica no contacta con la Región Paleártica más que a través de la Región Oriental. El Mediterráneo y los desiertos adyacentes a él actúan como barreras biogeográficas; 4) la Región Neotrópica se relaciona con las Regiones Etiópica y Neártica por medio de la cuenca amazónica, que, quizá por la persistencia de sus ríos, sea a la vez centro de expansión de especies recientes (que se pueden extender hacia la Región Neártica) y refugio de especies arcaicas (emparentadas con otras de la Región Etiópica).

De la observación del conjunto de los límites de distribución de las diferentes familias, se deduce que las zonas de máxima diversidad de familias coinciden, en general, con las zonas de mayor grado de endemismo en los distintos continentes, y se sitúan precisamente en latitudes parecidas: la zona templada en Norteamérica y Eurasia, y la zona tropical en Sudamérica, África y el Sudeste Asiático. La Región australiana queda separada como consecuencia de su largo aislamiento.

El análisis factorial de correspondencias confirma los resultados anteriores, con suficiente variabilidad explicada por sus cuatro primeros ejes:

El eje 2 destaca al grupo austral. El eje 1 muestra la siguiente ordenación de áreas y familias: Norteamérica-Eurasia, Sudeste de Asia, África y Sudamérica. La mayor variabilidad en el eje 3 se debe a las áreas y familias de África y de Sudamérica. El eje 4 no añade información nueva, y se podría considerar aproximadamente como una función polinómica de segundo grado del eje 1. Por lo demás, contrasta la poca variabilidad que atribuye al grupo de Sudamérica, con la mayor dispersión del resto de los grupos.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. R. Margalef por la dirección de este trabajo ya a J. M. Oller y A. de Sosfoa por algunas sugerencias.

SUMMARY

AN APPROACH WITH A NEW METHODOLOGY TO THE BIOGEOGRAPHY OF THE FAMILIES OF INLAND FISHES. The relations between the areas of distribution of a sample of 38 freshwater fish families taken from BERRA (1981) (table 1) were studied. In order to do this we introduced a similarity coefficient (S_M) based only on measures of the surfaces and intersection surfaces of the areas. Among the 703 theoretic possible overlaps between these families 316 were realized and most gave low values of S_M . Figs. 1 and 2 show the relative inconvenience of S_M in its lack of discrimination between certain extreme situations. Alternatively a probabilistic distance (d_{AB}) with some advantages over S_M (fig. 3) was defined and adapted to perform a numerical taxonomy of the 38 families.

In the highest rank of the dendrogram (fig. 4) four clusters were recognised and associated with the following biogeographical regions: Neotropical, Ethiopian, Holarctic and Panaustral or Circumantarctic. The intermediate rank contained some families displaying a complex vicariant pattern, while the lower rank directed the attention mostly to the endemic continuous areas. The present pattern of distribution of the families reflects conti-

mental drift (fig. 5). The principal coordinates analysis (PCA) confirms these results, with its first two axes allowing well a geographical interpretation (fig. 6).

The inverse problem was also studied. The land masses of the Earth were divided into 48 «squares» of approximately equal area. Presence or absence of each family in every «square» was scored. The variable x = number of families per «square» (with $\bar{x} = 9.14$ and $s^2 = 17.77$) did not fit to any simple statistical distribution.

A matrix was formed with data of the area of every family's surface on each «square»; the matrix was classified by numerical taxonomy from the distance d_c . The results (fig. 7) reflect the distortion of these biogeographic distances in relation with the present geographic distances.

Finally, a factorial correspondence analysis was performed on this matrix (figs. 9-11 and table 2). This analysis confirmed the remoteness of the Austral region, the relative isolation of S. America, the continuity of the Holarctic region, and showed that Africa connects with Eurasia not by the Mediterranean sea but through India and Southeast Asia.

BIBLIOGRAFÍA

- BENZECRI, F., 1980. *Pratique de l'analyse des données: analyse des correspondances*. Dunod, Paris.
- BERRA, T. M., 1981. *An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world*. Univ. Nebraska Press.
- BHATTACHARYYA, A., 1946. A measure of divergence between two multinomial populations. *Sankhya: The Indian Journal of Statistics*, 7: 401-406.
- BRIGGS, J. C., 1979. Ostariophysan zoogeography: an alternative hypothesis. *Copeia*, 1: 111-1118.
- CUADRAS, C. M. & ALONSO, G., 1984. Programa ADCO. *Pub. de Bioestadística y Biomatemática*, Fac. Biología, Univ. de Barcelona.
- DARLINGTON, P. J., 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley & sons, New York.
- FARRIS, J. S., 1969. On the cophenetic correlation coefficient. *Systematic Zool.*, 18: 279-285.
- GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E. WEITZMAN, S. H., & MYERS, G. S., 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131, 4: 339-456.
- HENNIG, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematic*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HILL, M. O., 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, 61: 237-249.
- LANCE, G. N. & WILLIAMS, W. T., 1967. Mixed-data classificatory programs. I. Agglomerative systems. *Aust. Computer J.*, 1: 15-20.
- LAUDER, G. V. & LIEM, K. F., 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Compar. Zoology*, Harvard Univ.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona.
- ROSEN, D. E., 1974. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salmondroides*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 162, 2: 265-326.
- SNEATH, P. H. A., 1967. Conifer distributions and continental drift. *Nature*, 215: 467-470.