

Biogeografía

© Juan Carlos García Codron

Tema 1. Conceptos previos



1.1 La Biogeografía. Concepto y consideraciones previas

1.2 La vida

1. CONCEPTOS PREVIOS

1.1 La Biogeografía. Concepto y consideraciones previas.

La Biogeografía es la rama de la ciencia que estudia la distribución de los seres vivos sobre la tierra así como las causas que determinan dicha distribución. Dicho de otro modo, la Biogeografía es la “Geografía de la Biosfera”.

La Biogeografía es a la vez descriptiva e interpretativa y persigue la explicación del reparto de los seres vivos en sus distintos tipos de agrupaciones o categorías: especies, hábitats, ecosistemas, biomas, paisajes... Además, la Biogeografía tiene una importante vertiente aplicada asociada a la ordenación del territorio y al manejo de hábitats y especies.

De acuerdo con la tradición académica y con la clasificación propuesta por la UNESCO (250501), la Biogeografía se integra dentro de la Geografía Física aunque también interesa a la Biología, apoyándose en conocimientos procedentes de especialidades como la Botánica, la Zoología, la Edafología u otras ciencias de la naturaleza. En todo caso, se trata de una disciplina de carácter transversal que ocupa una posición “puente” entre las ciencias naturales y el resto de la Geografía.

La distribución actual de los seres vivos es resultado de la evolución y dispersión de las especies y de los cambios que han sufrido a lo largo del tiempo tanto el clima como la localización de tierras y mares. Por esta razón, la Biogeografía tiene un gran interés en los análisis diacrónicos y en el conocimiento de los ambientes del pasado adquiriendo con ello también una dimensión histórica.

La cubierta vegetal tiene una componente espacial muy fácil de aprehender ya que está fija en el suelo, donde ocupa una superficie determinada y con límites precisos. Además, depende estrechamente de los demás componentes de la geosfera (atmósfera, hidrosfera, suelos, litología...) con los que establece una compleja red de interacciones. Está formada por organismos vegetales más o menos diversificados y alberga una fauna que puede ser muy rica constituyendo la base de una comunidad viva.

Dentro de esta comunidad los animales, que tienen mayor capacidad de adaptación, están dotados de movimiento, aparecen en menor número y son mucho más difíciles de observar, están menos determinados en su distribución por los diversos caracteres del medio.

Ello explica que la atención preferente de los biogeógrafos se haya centrado tradicionalmente en las plantas (aunque muchos de ellos se dediquen a la denominada Zoogeografía).

Por fin, para la interpretación de su objeto de estudio, la Biogeografía no puede prescindir del factor humano. La humanidad ha alterado significativamente los ambientes terrestres y oceánicos y hoy resulta muy difícil encontrar lugares absolutamente “naturales” (aunque la conciencia de este hecho es muy reciente y la incorporación de la idea en el discurso de la disciplina resulta aún insuficiente).

1.1.1 El lugar de la Biogeografía dentro de la Geografía

La Biogeografía mantiene estrechas relaciones con las demás disciplinas geográficas o auxiliares de la Geografía ya que la distribución de los seres vivos no puede explicarse sin tener en cuenta el clima, el relieve, los usos del suelo u otros aspectos del territorio.

- **CLIMA:** los principales climas terrestres presentan una distribución zonal que, dada la dependencia de las plantas respecto a ellos, determina una disposición similar de los grandes biomas. Las grandes franjas de clima y vegetación coinciden espacialmente y la comprensión de éstas últimas requiere un buen conocimiento de las primeras. A escala regional, cuando determinados factores geográficos distorsionan la zonalidad de los climas, el manto vegetal lo refleja inmediatamente (mosaico de microclimas en áreas de montaña...).
- **RELIEVE:** influye en la vegetación de forma tanto directa como indirecta de muchas maneras. La altitud, por ejemplo, modifica el clima y, con él, la vegetación generando pisos bioclimáticos. Además, en las latitudes medias el relieve crea importantes contrastes entre las solanas y las umbrías (topoclimas). Por otra parte, las pendientes o la exposición son determinantes en el balance hídrico a escala de la ladera o en la distribución de la nieve lo que no deja de reflejarse en la cubierta vegetal.
- De la **GEOMORFOLOGIA** y la **LITOLOGÍA** dependen el desarrollo de los diferentes tipos de suelos y los caracteres del agua que circula por los mismos (sin contar con que determinan el relieve y, a través de él, los climas, exposición, etc).



Las distintas especies compiten entre sí por el espacio y los recursos y mantienen un delicado equilibrio con su medio. La aparición de diferencias en el sustrato, exposición, microclima o cualquier otro factor geográfico basta para inclinar la balanza a favor de una u otra y originar fuertes contrastes en la cubierta vegetal.

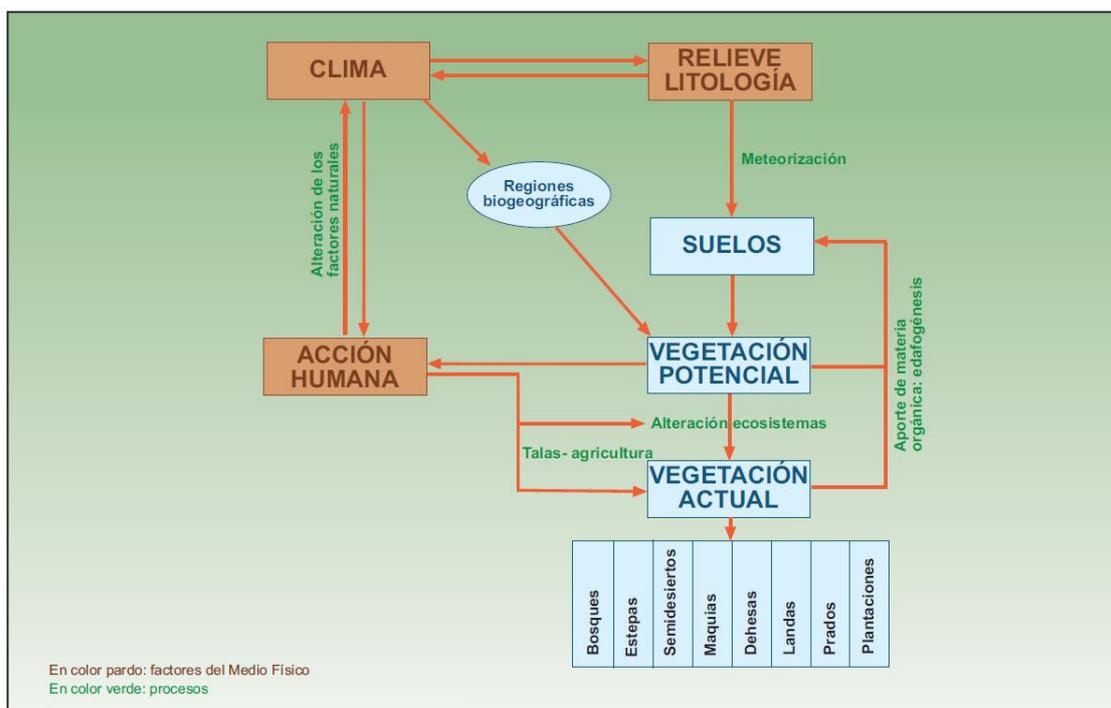
Foto: en la montaña cantábrica la altitud, exposición y sustrato determinan la composición de la cubierta vegetal.

Con el **SER HUMANO**, por fin, la relación es constante dada la capacidad que éste tiene para modificar, destruir, proteger o, incluso, crear comunidades vegetales. Su intervención, que se inició con la agricultura, es muy antigua y hoy puede considerarse como generalizada y multiforme: deforestación, desplazamiento y potenciación de especies con modificación de sus áreas iniciales, alteración de las relaciones interespecíficas en el seno de los ecosistemas, etc.

Ello justifica que mientras que una parte de los biogeógrafos se interesa por las comunidades presentes en el territorio en la actualidad (incluso en los entornos más artificializados, tales como los cultivos, jardines o ciudades), la preocupación de otros es conocer cuál es la vegetación "potencial" de una región, o la evolución que ésta habría experimentado o podría experimentar en caso de desaparecer la presión humana.

En todo caso, no es posible ignorar que en la actualidad, y salvo raras excepciones situadas en áreas de montaña, bosques boreales o tropicales, desiertos, zonas circumpolares o fondos marinos particularmente inaccesibles, los paisajes biogeográficos resultan siempre de una dialéctica entre la naturaleza y la sociedad.

En los casos más extremos, la acción humana ha acabado generando auténticos ecosistemas artificiales que se salen del campo de acción de la Biogeografía tradicional pero que interesan cada vez más a la comunidad científica y a los responsables de la ordenación del territorio ya que constituyen el entorno cotidiano o laboral de la mayor parte de la población. Por otra parte, es en medio de estos entornos artificiales o altamente transformados donde se encuentran, frecuentemente formando pequeñas islas, los "retazos de naturaleza" que se hace imperativo conservar por ser los últimos refugios de un buen número de especies o, simplemente, por el valor identitario, patrimonial o científico que se les otorga en la actualidad.



En la actualidad la vegetación de la mayor parte de nuestras regiones es el resultado de un prolongado periodo de interacciones entre el medio natural y el humano lo que justifica la diferenciación que suele hacerse entre la vegetación potencial (la que habría en el caso de que el ser humano no hubiera alterado el medio, y la real.

Fuente: elaboración propia para Instituto Geográfico Nacional: España a través de los mapas (<http://www.ign.es/espmap/>).

El contenido de la Biogeografía

Uno de los cometidos de la Geografía, y dentro de ella de la Biogeografía, es la descripción e interpretación de los paisajes actuales. Para ello es preciso

- establecer la correlación existente entre los diversos organismos o comunidades vivientes y los demás elementos del medio (es decir, su entorno).

El entorno varía de unos lugares a otros a medida que lo hacen el clima, el relieve, el suelo u otros factores y ello implica que los seres vivos tengan que recurrir a diferentes estrategias o mecanismos de adaptación. La parte de la Biogeografía que se dedica al estudio de las relaciones entre los seres vivos y el medio es común con la Ecología (o forma parte de ella).

El conocimiento de las áreas de distribución de las especies resulta del máximo interés ya que nos proporciona información sobre el conjunto de las condiciones ambientales que son capaces de soportar. Al resultar de una combinación de factores pueden considerarse como indicadores de condiciones ambientales homogéneas y pueden incluso servir como unidades de descripción: el área del olivo (*Olea europaea*) coincide exactamente con la de las regiones de clima mediterráneo *sensu stricto* (incluso cuando el olivo se ha exportado a otras regiones del mundo).



Las áreas de distribución de algunas especies dependen del conjunto de condiciones ambientales a las que están expuestas y pueden utilizarse para delimitar unidades ambientales homogéneas. El área de distribución del olivo (*Olea europaea*), por ejemplo, coincide exactamente con la ecorregión mediterránea.

Fuente: elaboración propia.

- Describir los agrupamientos de organismos en su composición, fisonomía y extensión.

El análisis de las relaciones que las plantas, consideradas aisladamente, mantienen con el medio suele resultar insatisfactorio ya que todos los organismos forman parte de comunidades complejas y esas relaciones con el medio se establecen a nivel del agrupamiento. Las posibilidades de un individuo aislado son diferentes de las de ese mismo individuo integrado dentro de una determinada comunidad.

El estudio de los agrupamientos de especies puede adoptar distintos planteamientos. Así, cuando se describe la fisonomía de una comunidad, hablamos de “formaciones” vegetales mientras que el estudio de la composición del grupo permite hablar de “asociaciones”.

La FORMACION VEGETAL es un agrupamiento que se caracteriza por su fisonomía. Al diferenciar formaciones vegetales lo que se hace es separar entre los distintos tipos de cubiertas vegetales: bosque, landa, matorral... términos que evocan ambientes distintos sin hacer necesariamente alusión a las especies que las componen (aunque se puede hablar de "árboles, arbustos, hierbas...", de su ritmo estacional, de los porcentajes de cubrición o de cualquier característica propia de cada formación).

El estudio de las formaciones y de sus relaciones con el medio puede plantear problemas de gran interés y complejidad (igual que ocurría con el estudio de las áreas de especies).

Las formaciones son agrupamientos fisonómicos que interesan mucho al geógrafo por constituir unidades homogéneas que, agregadas, definen el paisaje y determinan las actividades humanas (a la vez que las reflejan). Son fáciles de visualizar y de cartografiar ya que presentan límites netos. Por otra parte, las formaciones evolucionan rápidamente modificando sus límites o transformándose en su totalidad (por ejemplo cuando una plantación sustituye a un bosque o cuando determinadas actividades destruyen la cubierta vegetal).



Las formaciones representan “tipos” de cubiertas vegetales, como son la de los humedales, la sabana o el bosque que se observan en el primer plano, centro y fondo de la imagen respectivamente. Fáciles de identificar a primera vista, determinan los rasgos del paisaje y su estudio tiene un gran interés geográfico.

Foto: delta del Okavango en Botswana.

La ASOCIACION VEGETAL se define a partir de la composición florística del conjunto mucho más que por su fisonomía. Así, por ejemplo, en un bosque de hayas (en un “hayedo”) los árboles dominantes pertenecen a esta especie pero junto a ella se encuentran otras muchas conviviendo unas junto a otras y relacionándose en mayor o menor medida entre sí. Este conjunto de especies que acompañan al haya forman su “cortejo florístico” (que difiere entre unos bosques y otros o en el interior de un único bosque dependiendo de factores como la exposición, el tipo de suelo o la madurez de la formación). El cortejo florístico define la asociación presente en cada lugar.

La identificación, descripción y comparación de las asociaciones vegetales es el objeto de estudio de la Fitosociología, disciplina cultivada principalmente desde el campo de la Biología.

Trabajar con formaciones o con asociaciones plantea diferencias tanto metodológicas como de escala:

Mientras que una formación puede ocupar una superficie muy amplia y resulta identificable a primera vista, la descripción de una asociación exige un análisis completo de la vegetación y suele abordarse a partir de muestreos realizados en superficies reducidas (entre algunos m² y algunos cientos de m²).

No obstante, pese a todo lo anterior, ambos conceptos se complementan y en la práctica resultan relativamente indisolubles por lo que para hacer Biogeografía tenemos que ser capaces de identificar al menos los constituyentes esenciales de cualquier agrupación (especies arbóreas, arbustivas y herbáceas particularmente representativas).

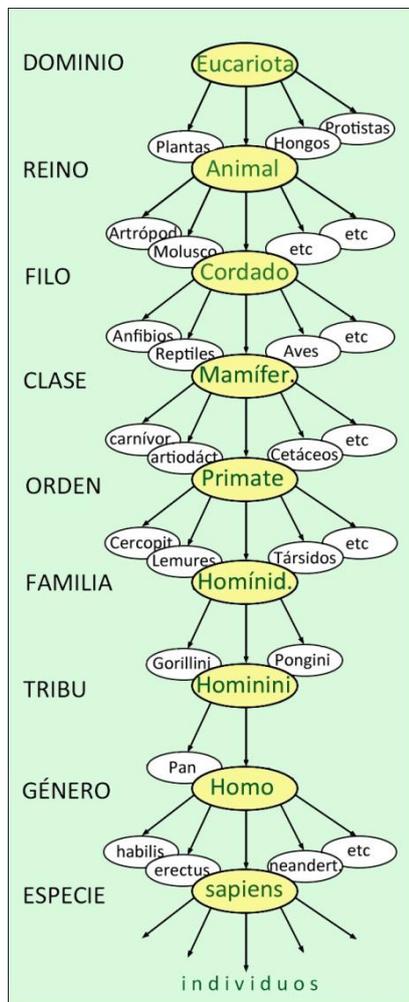
1.1.2 La clasificación de los seres vivos y su nombre científico

El biogeógrafo se interesa por la distribución geográfica y por la forma de relacionarse los distintos seres vivos. Para ello es necesario que éstos dispongan de un nombre y estén perfectamente diferenciados, clasificados y agrupados por categorías.

La TAXONOMIA (del griego $\tau\alpha\chi\iota\varsigma$, taxis, "ordenamiento", y $\nu\omicron\mu\omicron\varsigma$, nomos, "norma") es la ciencia (o la parte de la ciencia) que se ocupa de hacer el inventario, descripción inicial y clasificación de los seres vivos (o de cualquier otra cosa).

El objetivo de la taxonomía es proporcionar una clasificación que agrupe a todos los organismos conocidos en un sistema jerarquizado de categorías, desde las más generales ("reino animal") hasta las más concretas (perro de "raza caniche"). Todas estas categorías, que deben ser coherentes y resultar útiles a los investigadores, reciben el nombre de "taxones" (o "táxones").

La jerarquía de unidades taxonómicas que se ha utilizado normalmente a lo largo del último par de siglos incluye varias categorías principales entre las que pueden intercalarse otras "secundarias" que van precedidas por prefijos como "sub", "infra" o "super" ("subespecie", "superclase"...).



Categorías taxonómicas a las que pertenece la especie humana.

NOTA: para facilitar su comprensión los nombres de los taxones aparecen en español.

Fuente: elaboración propia

No obstante, muchas de estas unidades taxonómicas se han ido creando a partir de la simple observación de diferencias morfológicas entre grupos de organismos ya descritos y comportan mucha arbitrariedad por lo que no siempre resultan aplicables ni

“encajan” con las nuevas propuestas de filiaciones que, basadas en la genética, se están proponiendo en los últimos años.

La taxonomía, así como su nomenclatura asociada, deben atenerse a una serie de normas. Por ejemplo,

- Los taxones se designan mediante nombres latinos o latinizados (aunque los términos tengan su origen en otro idioma).
- Las unidades elementales (individuos) deben reunirse por afinidades en un cierto número de conjuntos que, a su vez, se agrupan en conjuntos de orden superior y así sucesivamente hasta abarcar todos los seres vivos.
- Ningún individuo o grupo puede aparecer más de una vez en el sistema taxonómico (un animal puede ser gato o perro pero no los dos al mismo tiempo).

Sin embargo, las nomenclaturas botánica, zoológica y bacteriológica son independientes y cada una se rige por su propio código lo que permite que un mismo nombre pueda ser utilizado para una planta, un animal o una bacteria.

Todos los seres vivos pertenecen a una u otra categoría taxonómica y tienen (o deberían tener) una única designación científica con la que son conocidos en todo el mundo con independencia del idioma de cada región.

La utilización de los nombres científicos no es posible en el lenguaje coloquial pero resulta imprescindible en el científico para evitar confusiones: la palabra “roble” designa varias especies distintas de árboles que, sin salir del territorio español y dependiendo de los casos y de las regiones, pueden ser también conocidos como ametzta, cagiga, carballo, haritz, marojo, melojo, pèñol, reboll, rebollo, roure, tozo, etc. Sin embargo, la expresión “*Quercus robur*” despeja cualquier duda sobre la especie concreta de la que se está hablando y puede ser entendida sin dificultad por personas que hablen cualquier otro idioma diferente al nuestro.

De acuerdo con la nomenclatura binominal que propuso Linneo en el siglo XVIII (y que se ha mantenido hasta hoy) cada especie animal o vegetal se designa mediante un binomio que comporta dos palabras latinas

- la primera designa el género (y, por tanto, es compartida por todas las especies del mismo género)
- la segunda diferencia a la especie y suele ser un adjetivo que evoca alguna de sus características o propiedades distintivas.

Así, es frecuente que el nombre de la especie se refiera

- al color (*albus*: blanco; *viridis*: verde; *luteus*: amarillo, etc.),
- al origen (*africanus*; *canariensis*; *cantabricus*; *alpinus*; *ibericus*, etc.),
- al hábitat (*arenarius*; *campestris*; *domesticus*; *fluviatilis*, etc.),
- a su carácter o aspecto (*gigantea*, *ferocissimus*; *horridus*; *spinosus*, etc)

No obstante, también ocurre que los descubridores de una especie decidan su nombre atendiendo a cualquier otro criterio y lo utilicen para homenajear a una persona, recordar una circunstancia determinada, gastar una broma o hacer un chiste (sin contar los que alimentan su propia vanidad bautizando a todas las especies con su propio apellido). Así, “*Leonardo davinci*” es el nombre de una polilla, mientras que otra especie del mismo grupo recibió el nombre de “*La cerveza*” y “*Abra cadabra*” es una almeja.

En la nomenclatura binomial, el primer término (el que designa al género) se escribe siempre con la primera letra en mayúscula mientras que el segundo (el adjetivo

específico) va en minúscula. Ambas palabras se escriben obligatoriamente en cursiva. Por fin, en algunos casos puede ser conveniente que, al menos la primera vez que se cita, el nombre científico de una especie vaya seguido del apellido de la persona que la definió (la "autoridad") y del año en que se hizo. Así, la forma correcta de designar al ratón doméstico es "*Mus musculus* Linnaeus, 1758".

Por debajo del nivel de la especie existen algunas categorías más (subespecie, variedad, raza...) aunque su utilización es menos frecuente. En estos casos se utiliza una nomenclatura trinomial añadiéndose un tercer término a los dos que servían para designar la especie.

Por ejemplo, el perro y el lobo pertenecen a una misma especie (*Canis lupus*). Sin embargo, la práctica, se comportan como animales distintos y plantean problemas totalmente diferentes por lo que necesitamos separarlos. Para ello es preciso "bajar" hasta el nivel de la subespecie donde el perro queda diferenciado como *Canis lupus familiaris*.

En las categorías superiores a la de la especie los nombres constan de una sola palabra y se escriben siempre con la primera letra en mayúsculas (aunque sin utilizar la cursiva en los niveles superiores al género).

El nivel taxonómico más importante en Biogeografía es el de la especie, concepto muy extendido y aparentemente fácil de entender que se ha integrado en el lenguaje coloquial y que resulta por ello difícil de revisar pese a que plantea bastantes problemas a la luz de los conocimientos actuales.

Tradicionalmente se ha considerado que una especie está constituida por un conjunto de individuos con suficiente afinidad como para poder reproducirse generando una descendencia viable. Tal definición sigue siendo útil para los animales ya que en su caso los intercambios interespecíficos son muy raros pero en las plantas la hibridación entre individuos de especies próximas es muy frecuente y la diferenciación, que a veces resulta difícil, hace necesario incorporar otros criterios. Por fin, en el caso de los demás grupos biológicos, sobre todo en el caso de los microorganismos, el concepto requiere un replanteamiento.

De un modo u otro, frente al sistema tradicional basado en la existencia de categorías bien diferenciadas tiende a imponerse la idea de que la vida forma un continuo con límites muy difusos y en el que los distintos grupos de seres se diferencian por su mayor o menor distancia genética. Así, sabemos que la reproducción puede tener éxito cuanto mayor sea la afinidad genética pero el límite de la viabilidad reproductiva no está siempre claro. De este modo, la hibridación es posible entre especies próximas (por ejemplo entre el león y el tigre, *Panthera leo* y *P. tigris* respect. o entre la yegua y el burro, *Equus ferus* y *E. africanus* respect.) aunque la descendencia suele ser estéril.

El genoma muestra diferencias del orden de un 1‰ dentro de la especie humana y del 10‰ entre ella y el chimpancé) ¿A partir de qué diferencia se puede considerar que estamos ante dos grupos de seres distintos? O ¿a partir de qué distancia nos interesa establecer nuestra base de trabajo?

El número de especies conocidas en la actualidad se sitúa entre 1,5 y 2 millones:

Animales: 1.300.000 (de los cuales 1.000.000 son insectos)
Plantas: 300.000
Hongos: 100.000
Protistas (unicelulares con núcleo diferenciado): 55.000
Bacterias: 10.000
Arqueas: 300

Sin embargo, estas cifras son puramente orientativas, cada año se describen unas 10.000 de especies nuevas y se estima que podría haber entre 5 y 50 millones. En realidad, se puede considerar que la fauna superior es bien conocida y que los árboles lo son medianamente pero estamos muy lejos de poder hacer ni una simple estimación del número de las especies inferiores (desde los insectos a los microorganismos).

Los individuos de una misma especie se agrupan formando poblaciones, concepto imprescindible para la gestión de la fauna flora y de gran importancia en Biogeografía. La población también plantea algunos problemas conceptuales aunque suele definirse como tal al conjunto de individuos de una misma especie que ocupa una región geográfica definida y con capacidad de interactuar entre sí.

El tamaño de las poblaciones es muy variado y puede ir desde un individuo hasta muchos millones. Por otra parte, las poblaciones pueden mantenerse desde algunas semanas hasta miles de años y poseer niveles muy distintos de diversidad genética.

1.1.3 La distribución de los seres vivos

La distribución de los seres vivos a través de la biosfera no es uniforme ni en el tiempo ni en el espacio y cada especie, género, familia, orden... (cada taxón) ocupa de modo espontáneo una superficie determinada, continua o discontinua que constituye su territorio, su "área de distribución".

Las áreas de distribución no son casuales y evolucionan a lo largo del tiempo a medida que lo hacen los distintos factores del medio (relieve, suelo, clima, relaciones interespecíficas, presencia humana...) o en función de la propia evolución biológica de las especies. Su estudio, del máximo interés, se inscribe en el marco de la "corología".

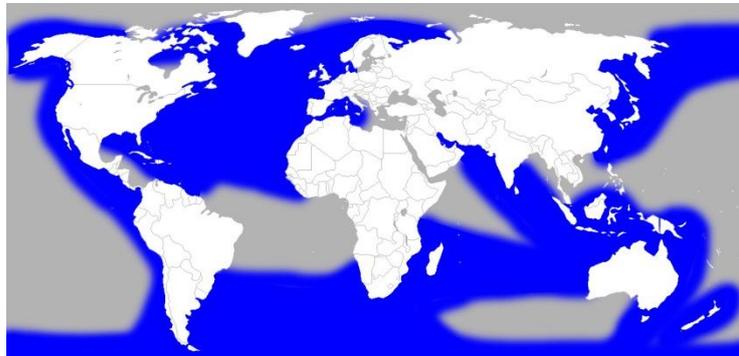
Cada taxón tiene su área de distribución particular. Dado que esta viene determinada por sus características propias, capacidad de adaptación y difusión, historia evolutiva y relación con los taxones vecinos, no hay en la práctica dos que resulten exactamente iguales. Por eso, y de cara a su descripción, es frecuente recurrir a algunas categorías generales (aunque no todas las especies "encajan" dentro de ellas obligándonos a imaginar otras denominaciones).

Entre los tipos de áreas más habituales merecen citarse las siguientes:

a. Áreas Cosmopolitas

Llamamos cosmopolitas a los taxones que ocupan los hábitats que les son favorables en todos (o en la mayoría) de los continentes y océanos del mundo.

El fenómeno es muy raro al nivel de la especie aunque más habitual en nivel taxonómicos superiores como el género, la familia o el orden (de hecho, en sentido estricto, no existen especies absolutamente cosmopolitas con la excepción actual del ser humano por lo que la consideración de cosmopolita se extiende a aquellas que aparecen muy extendidas por varios continentes u océanos).



Área de distribución de la orca (*Orcinus orca*), ejemplo de taxón cosmopolita.

Fuente: reelaboración a partir de una imagen de dominio público disponible en http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Cetacea_range_map_Orca.PNG.

De las 160.000 especies de plantas superiores conocidas sólo 25 colonizan más de la mitad de la superficie terrestre.

El cosmopolitismo aparece sobre todo en taxones acuáticos o litorales que se benefician de un medio muy homogéneo (lenteja de agua, por ejemplo).

Por otra parte, existe un **cosmopolitismo cultural** que incluye a todos los organismos que han sido dispersadas artificialmente por el su valor como plantas ornamentales o animales de compañía (perro, gato, numerosas plantas de jardinería...), por su interés agrario (ganado, plantas cultivadas...) o que han acompañado espontáneamente a los grupos humanos por beneficiarse de su actividad (gorrión, rata, piojo, ortiga, diversas "malas hierbas", etc).

b. Areas Zonales (o Circunterrestres)

Son las de aquellos taxones que se extienden formando un anillo alrededor del planeta coincidiendo con una franja climática precisa. Pueden ser



Área de distribución del género *Betula* (abedules), ejemplo de taxón circumboreal.

Fuente: elaboración propia.

- circumboreales, cuando coinciden con las latitudes altas del hemisferio Norte como en el caso de las betuláceas
- circuntempladas, como en el caso del avellano o de las quercíneas,
- circuntropicales, como las palmáceas...



Área de distribución de las palmáceas (palmeras), ejemplo de taxón circuntropical.

Fuente: elaboración propia.

c. Áreas regionales

De superficie más reducida que las anteriores, son las de aquellos taxones que ocupan una región determinada del mundo (normalmente entre algunas decenas de miles y algunos millones de km²). En virtud de ello, se dice que una especie puede tener una distribución “mediterránea”, “europea”, “andina”, “patagónica”, etc.



Área de distribución del alcornoque (*Quercus suber*), árbol de distribución regional mediterráneo-occidental.

Fuente: elaboración propia.

Estas áreas pueden ser continuas o discontinuas (“disyuntas”), rasgo que nos

proporciona información de interés sobre la historia o dinamismo del taxón de que se trate.

Las áreas **continuas** son las de aquellos taxones cuyas poblaciones se encuentran lo suficientemente próximas unas de otras como para que los individuos de unas y otras puedan interactuar entre sí. Son las más habituales en las especies de origen reciente o en expansión y, en principio, deberían ser las más “normales”.

Las áreas **disyuntas** o discontinuas son las que aparecen fragmentadas en varias partes (al menos, puesto que la cuestión de los límites podría resultar problemática, tan separadas como para impedir el contacto entre las distintas poblaciones).

La existencia de áreas disyuntas no siempre es fácil de explicar. Normalmente se debe al fraccionamiento del área inicial o la migración de grupos de individuos.

La distribución de una nueva especie es continua (aparece en un punto y se extiende a partir de él pero “sin perder territorio” tras de sí). Sin embargo, a medida que pasa el tiempo, diversas circunstancias naturales o de origen humano pueden conducir a su fragmentación. Una vez que el área se ha dividido, las poblaciones de cada zona continúan evolucionando independientemente y pueden terminar originando especies nuevas (proceso de especiación “alopátrica”).

Un ejemplo espectacular es el de la distribución de los géneros vicariantes *Fagus* y *Nothofagus* que aparecen en la Costa Atlántica de EE.UU., Europa, Japón, Chile y Australia.



Distribución de las magnolias, ejemplo de área disyunta.

Fuente: elaboración propia.

d. Áreas endémicas y residuales

Son las de aquellos taxones que aparecen estrictamente localizados en un territorio reducido no encontrándose de forma natural en ninguna otra parte del mundo. No obstante, en la práctica, la expresión se aplica a taxones que ocupan superficies muy diversas, desde un simple emplazamiento hasta un país.

El concepto de endemismo se utiliza muchas veces de forma incorrecta; aunque no hay unos límites admitidos de forma general, al hacer referencia a una especie endémica no se debería pasar de la escala de un macizo, región o archipiélago, mientras que cuando se habla de géneros o de familias, categorías mucho más amplias, se puede llegar al continente (como cuando se dice que las cactáceas son endémicas del continente americano).

La presencia de endemismos es uno de los indicadores que se utilizan para valorar la calidad ambiental de una región y, frecuentemente, justifican la adopción de medidas de protección.

Los endemismos pueden deberse a dos tipos de causas:

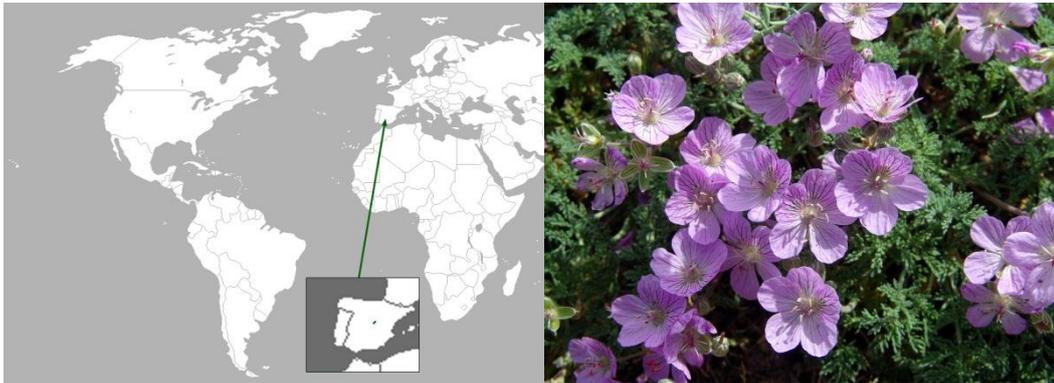
+ Procesos de especiación (aparición de nuevas especies): el aislamiento de una población a partir de un momento dado permite su posterior evolución *in situ* y da

lugar a una progresiva divergencia genética y morfológica respecto al tipo inicial hasta generar una nueva especie (que, inevitablemente, tendrá al principio un área muy reducida). En tal caso se habla a veces de “neoendemismos”.

Por supuesto la diferenciación aumenta más cuanto mayor es el tiempo de incomunicación entre las poblaciones. Cuando el fenómeno es reciente (postglaciar, por ejemplo) no permite llegar más que al nivel de la subespecie o de la raza (oso pardo "cantábrico") mientras que cuando es antiguo las diferencias aumentan y alcanzan el nivel de la especie (*Fagus sylvatica*- *Fagus orientalis*), del género (*Fagus*- *Nothofagus*) o mayores.

Algunos endemismos pueden relacionarse con procesos muy rápidos de especiación: *Erica andevalensis*, por ejemplo, no crece más que sobre las escombreras, extremadamente ácidas, de las antiguas minas de Riotinto y podría no tener más que algunos miles de años de edad aunque el hecho es bastante excepcional.

+ Pero una especie también puede convertirse en endémica de un lugar aislado tras haber perdido la mayor parte de su territorio anterior. Es el caso de muchas de las que se encuentran al borde de la extinción, que sólo sobreviven acantonadas en algunos últimos refugios. Estas especies reciben a veces el calificativo de “paleoendémicas” y sus territorios son “residuales”.



Distribución de *Erodium paularense*, geranio endémico del Sistema Central español del que sólo se conocen dos poblaciones localizadas.

Fuente y foto: elaboración propia.

Los endemismos son muy importantes en las islas y en los macizos montañosos (que también se comportan como islas biogeográficas): en Canarias existen 520 especies vasculares endémicas (el 28% del total) y en islas más incomunicadas (Galápagos, Pascua, Nueva Zelanda) el porcentaje de endemismos puede llegar a superar el 80%. Como la mayoría de las poblaciones de las islas se encuentran confinadas en ellas, la diferenciación es inevitable y cuanto más antigua es una isla (o isla ecológica), mayor es su tasa de endemismos.

Lo mismo ocurre en ciertos ecosistemas, como los de las cuevas, cuyos habitantes permanecen forzosamente aislados durante periodos larguísimos y la especiación es casi inevitable: los parientes más próximos de *Cantabroniscus primitivus*, un pequeño insecto cavernícola de la montaña cantábrica se encuentran en México lo que obliga a buscar antepasados comunes anteriores a la separación de los continentes europeo y americano.

1.1.4 La regionalización biogeográfica de la Tierra

Es evidente que existen grandes diferencias en los caracteres y tipos de organismos presentes en unas y otras zonas de la tierra lo que ha llevado a establecer una regionalización basada en criterios biogeográficos (principalmente fitogeográficos).

El análisis comparativo de las áreas de distribución de diversos taxones permite determinar “corotipos” generales (regiones compartidas por un conjunto de taxones que presentan áreas similares de distribución).

Por ejemplo, alrededor de la cuenca mediterránea existe un buen número de especies características que otorgan una personalidad propia a la región y que no se encuentran en otros lugares ya que requieren condiciones ambientales que sólo existen en ella. Eso permite hablar de un “corotipo mediterráneo”.

La identificación de corotipos requiere comparar y clasificar en grupos un gran número de taxones haciendo posible el establecimiento de una regionalización con varios niveles jerárquicos. En virtud de ello, y de lo más general a lo más local, se habla sucesivamente de “reinos” (o “Imperios”), “regiones”, “provincias”, “sectores”, “distritos” y “teselas”.



Los seis reinos florísticos terrestres.

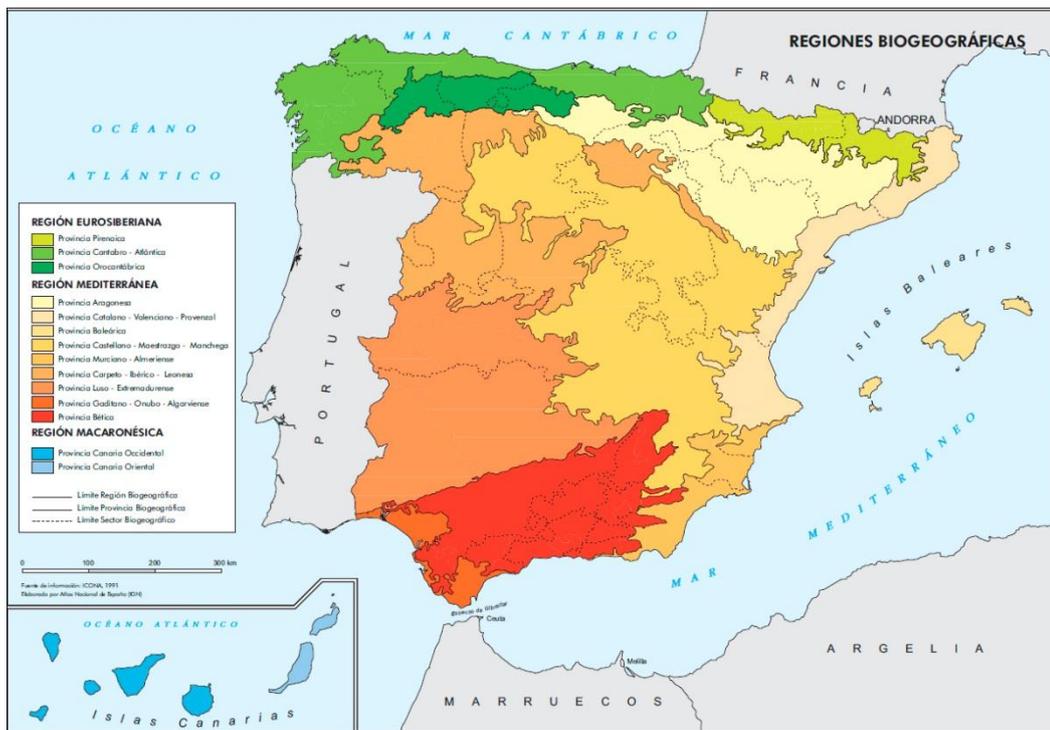
Fuente: elaboración propia.

- El Reino es una superficie muy amplia, de extensión continental, que presenta una historia geológica y evolutiva propia.
- La Región se extiende por varios millones de km² (menos en el caso de regiones insulares). Presenta una vegetación con rasgos propios y géneros o familias exclusivos.
- Las Provincias suelen abarcar entre algunas decenas y algunos cientos de miles de km² y corresponderse con las áreas ocupadas por los distintos climas regionales. Poseen numerosos endemismos propios al nivel de la especie.
- Los Sectores y Distritos se establecen a partir de criterios fitosociológicos (existencia de comunidades, series de vegetación o asociaciones propias) aunque su delimitación es más problemática ya que se trata de unidades de reducida superficie y los efectos de la presencia humana adquieren un significado muy importante.
- La Tesela, por fin, es la categoría de menor rango y se corresponde con una unidad de vegetación (“una mancha” en el mapa, como puede ser un bosque). Poco representativa para el trabajo biogeográfico habitual, adquiere relevancia en el campo de la ordenación del territorio al constituir un área uniforme (léase, una unidad de actuación).

Este sistema de regionalización fue propuesta hace más de un siglo por Diels y Drude aunque, salvando algunos detalles, sigue siendo perfectamente válido. Los tres niveles superiores han dado lugar a denominaciones que están consagradas y son de uso habitual mientras que los inferiores, más complicados de establecer, son objeto de frecuentes revisiones dependiendo de los criterios, taxones o asociaciones que se utilicen para su definición (sin contar con que, a veces, adolecen de las consecuencias de un insuficiente conocimiento de amplias áreas de la Tierra). Ello no ha impedido la proliferación reciente de propuestas distintas basadas en conceptos como los grandes biomas, los hábitats, las “georegiones” u otras que, probablemente, se irán imponiendo durante los próximos años.

De acuerdo con el esquema clásico, la superficie terrestre está dividida en seis grandes Reinos:

1. Holártico (Eurasia, África al Norte del Sáhara y Norteamérica)
2. Paleotropical (la mayor parte de África, península arábiga, India, Sudeste Asiático e Insulindia)
3. Neotropical (la mayor parte de América Central y del Sur)
4. Australiano (Australia y Tasmania)
5. Capense (parte de África del Sur)
6. Antártico (continente antártico y Patagonia)



Las regiones biogeográficas españolas.

Fuente: Atlas Nacional de España © INSTITUTO GEOGRÁFICO NACIONAL DE ESPAÑA

1.2 LA VIDA

1.2.1 ¿Qué es la vida?

El objetivo de la Biogeografía es el estudio de la distribución de los seres vivos. Ello hace necesario abordar, al menos de forma superficial, el concepto de “vida”.

Sin embargo, aunque pueda parecer sorprendente, la definición de vida (o “de lo vivo”) es muy compleja y aparece rodeada de controversias que no han hecho más que complicarse con el paso del tiempo.

Tradicionalmente, y fuera del terreno religioso, “la vida” ha resultado muy difícil de explicar y delimitar por lo que las definiciones que se han ido manejando hasta época reciente han sido siempre muy abstractas o redundantes (por ejemplo, era frecuente definir la “vida” en contraposición a la “no vida”, a la “muerte” o a lo “inerte” dando por supuesto que “todo el mundo sabe” lo que es un ser vivo o lo que es la muerte).

“Vida: (...) el espacio o tiempo que se vive desde el nacimiento hasta la muerte” (Real academia Española, 1791, Diccionario de la Lengua Castellana.

En la actualidad existe un consenso entre la mayor parte de la comunidad científica según el cual se puede afirmar que un ser vivo (u “organismo”) está formado por un conjunto de moléculas que constituyen una estructura compleja y organizada, que se relaciona con su entorno mediante diversos intercambios de materia y energía y que desempeña una serie de funciones características como son la nutrición, la relación y la reproducción.

La materia que compone los seres vivos conocidos hasta el momento (puesto que cada vez parece más verosímil la existencia de formas de vida distintas dentro o fuera de nuestro planeta) está formada en un 95% por tan solo cuatro elementos: carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno. A partir de sus diversas combinaciones se forman las moléculas constituyentes de la vida, tanto las orgánicas (ácidos nucleicos, proteínas, glúcidos y lípidos) como las inorgánicas (agua, sales minerales y gases).

Por otra parte, todos los seres vivos comparten una serie de características que les hacen ser diferentes del resto de la materia inorgánica:

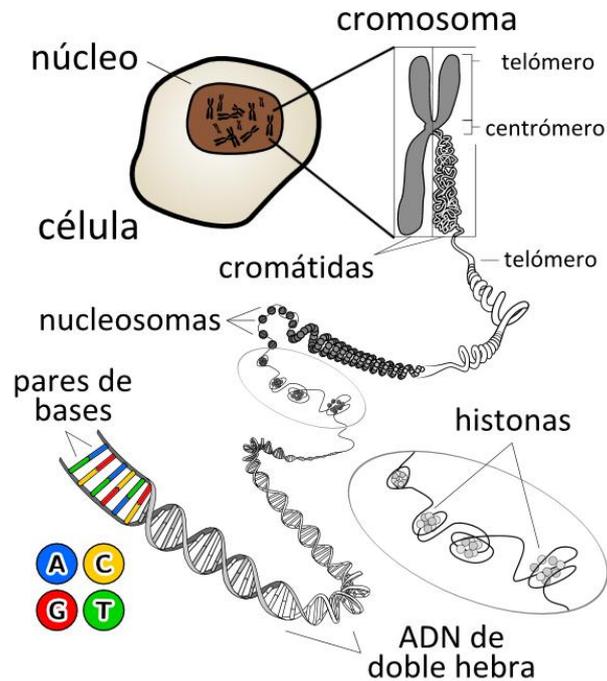
- Aparecen en forma de individuos o células, claramente diferenciados y limitados por una membrana que les permite distinguirse de su entorno así como filtrar las sustancias que les interesa incorporar de aquellas otras que conviene mantener fuera o expulsar.
- Tienen un metabolismo, es decir, un conjunto de reacciones químicas que les permite sintetizar sus propios componentes a partir de los materiales obtenidos en el entorno utilizando para ello fuentes de energía externas.

Los seres vivos regulan sus procesos metabólicos mediante un aporte de energía y materia (se alimentan para no morir) y ello les permite mantener un equilibrio interno (“homeostasis” o capacidad de autorregulación). En los organismos más complejos, este metabolismo permite el crecimiento y desarrollo de los individuos.

- Disponen de un sistema que les permite replicarse perpetuando su estructura molecular. Ello hace posible que unos individuos vayan sustituyendo a otros de manera ininterrumpida manteniendo la vida sobre la tierra.

El proceso de replicación (o “reproducción”) de los seres vivos es posible gracias al ADN, una macromolécula que forma parte de todas las células. Capaz de duplicarse, el ADN contiene la totalidad de la información necesaria para generar el resto de los componentes de un organismo (el “genoma”) y es el vehículo que hace posible la transmisión hereditaria de los caracteres de cada “tipo” de ser vivo.

Normalmente el ADN se auto replica generando una copia perfectamente idéntica al original. Sin embargo, al tratarse de una molécula extremadamente compleja, el proceso entraña la posibilidad de que se produzcan “errores”.



Situación del ADN en el interior de una célula.

Fuente: imagen de dominio público disponible en <http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Chromosome-es.svg>.

En general, estos “errores” suelen ser inocuos y pasan desapercibidos. No obstante, en algunos casos pueden resultar negativos, impidiendo la vida o perjudicando a los individuos que los registren, o, por el contrario, favorables, proporcionándoles entonces alguna “ventaja” que les permitirá imponerse sobre el resto del grupo. La transmisión a la descendencia de estos nuevos caracteres favorables es lo que permite la existencia de la evolución.

El volumen de información contenido en el ADN de los distintos tipos de organismos es muy diverso y depende de su historia evolutiva. Por eso, es reducido en los más primitivos (que son también los más simples) pero resulta enorme en los más “modernos” y complejos.

- Los virus se encuentran entre las entidades biológicas más simples que existen aunque normalmente no se consideran como auténticos seres vivos. Algunos de ellos tienen un código genético de unos 3×10^3 pares de bases o “letras” (lo que, si se utiliza el símil de la escritura humana, cabría en una página de un libro).
- La información genética de una bacteria puede situarse en torno a 3×10^6 “letras” (lo que equivale a las de un libro de 1000 páginas).
- El genoma humano supera los 3×10^9 letras (tantas como las que hay en una biblioteca de 5000 volúmenes)... y se sabe que los de algunos peces y plantas pueden ser hasta 30 ó 40 veces mayores.

Esta idea es esencial a la hora de entender la historia de las especies ya que, cuanto más evolucionado es un organismo, más complejo es su genoma, más fácil es que se produzcan “errores” en la transmisión de los distintos caracteres y, en consecuencia, más

rápida su evolución.

El reciente desciframiento del genoma humano parece demostrar que la mayoría de esas letras no tiene una utilidad aparente y no son más que “restos” de anteriores etapas evolutivas sin funcionalidad actual. Sin embargo, ello no altera la norma general y explica que los organismos más primitivos aparecidos sobre la tierra, que son también los más simples, sigan existiendo en la actualidad (aunque una parte evolucionó para generar otras especies, otra permaneció manteniendo sus caracteres originales) mientras que las especies más complejas sufren una evolución muy rápida y, como tales especies, tienen una vida muy corta.

Los organismos vivientes se agrupan (o pueden hacerlo) en estructuras complejas correspondientes a sucesivos niveles de organización:

- El más básico es el de la célula y gran parte de la biosfera está compuesta por organismos unicelulares totalmente independientes unos de otros.
- Sin embargo, determinados tipos de células pueden unirse generando tejidos que, junto a otros tejidos, dan lugar a un órgano capaz de cumplir una función particular (por ejemplo, corazón, estómago...). De esta forma los diversos niveles de jerarquización de la vida se agrupan hasta formar un organismo o ser vivo complejo, “pluricelular”.
- A un nivel superior, los distintos individuos de una misma especie tienden a interactuar y a agruparse dando lugar a una “población” que, junto a las poblaciones de otras especies, forma una comunidad. Las comunidades definen los ecosistemas y, en el nivel más alto, el conjunto de éstos constituye la biosfera.

No obstante, tal como se ha dicho más arriba, subsisten muchas dudas en torno a la definición de la vida mientras que los límites de “lo viviente” nos parecen cada vez más difusos a medida que aumentan los conocimientos y se van describiendo o incluso creando en laboratorio más “formas intermedias” o “próximas a la vida”. En particular, es frecuente considerar a los virus y los priones como organismos “casi vivos” o “en el límite de la vida” ya que tienen capacidad para replicarse aunque carecen de metabolismo.

NIVELES ESTRUCTURALES DE LA VIDA		DISCIPLINA QUE LOS ESTUDIA
Molécula orgánica		Química, Física, Bioquímica, Biología Molecular
Orgánulo		Biología molecular y celular
Célula/ organismo unicelular	SERES VIVOS	Biología celular, Citología
Tejido		Histología
Órgano		Fisiología
Sistema		Fisiología, Anatomía
Organismo pluricelular	SERES VIVOS	Biología (Zoología, Botánica...), Etología, Anatomía
Población		Biología (Zoología, Botánica...), Etología, Sociología
Comunidad		Biogeografía, Ecología
Ecosistema		
Biosfera		

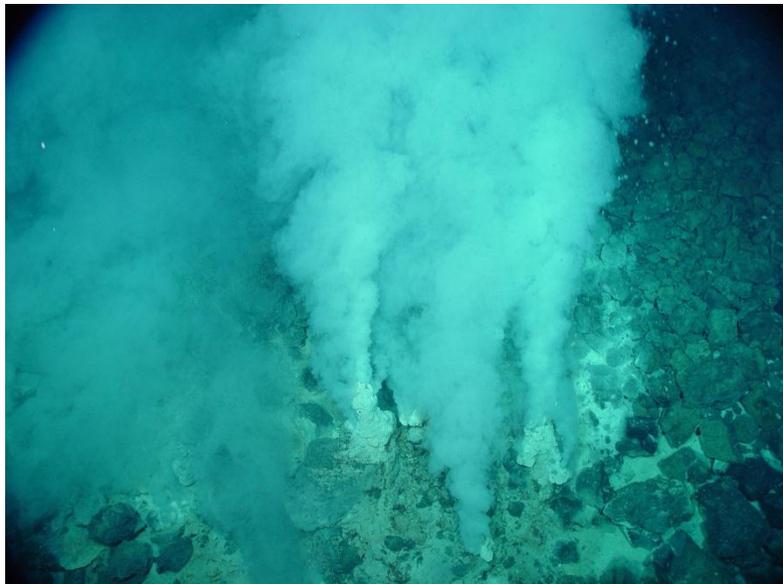
1.2.2 El origen de la vida

Las primeras evidencias de actividad biológica sobre la tierra datan de hace unos 3800 millones de años. Hasta ese momento (nuestro planeta tiene una edad próxima a los 4500 millones) el conjunto de su superficie puede considerarse como abiótico.

Evidentemente se sabe muy poco de las circunstancias que acompañaron al origen de la vida ya que las rocas que nos han llegado de aquella época son escasas y proporcionan muy poca información. De ahí que, a falta de otro tipo de evidencias, lo único que se puede proponer son teorías basadas en leyes físicas y en deducciones lógicas, a veces difícilmente asequibles a los no especialistas, que no siempre logran imponerse frente a otro tipo de hipótesis, más o menos fantasiosas pero con más “gancho”, o que se ven obstaculizadas por polémicas que, ignorando la racionalidad científica, se alimentan de la ciencia ficción, de las creencias o, incluso, de determinados intereses económicos.

Existen varias teorías sobre el modo en que apareció la vida terrestre aunque todas ellas coinciden al otorgar un enorme protagonismo a los océanos admitiéndose de forma casi unánime que la vida surgió, y permaneció durante el 90% de su historia, en el agua. En cuanto a los tipos de entorno y circunstancias que lo hicieron posible, se han barajado numerosas propuestas siendo las más admitidas hoy las que defienden que la vida debió aparecer

- sobre la superficie tibia de los océanos a partir de las sustancias disueltas en el agua o proporcionadas por erupciones volcánicas
- en las aguas superficiales de los océanos gracias a las sustancias (o, incluso, organismos o propágulos) presentes en algunos de los numerosos meteoritos que cayeron sobre la Tierra durante sus primeros 1000×10^6 años de existencia
- en torno a las fuentes hidrotermales de las fosas oceánicas



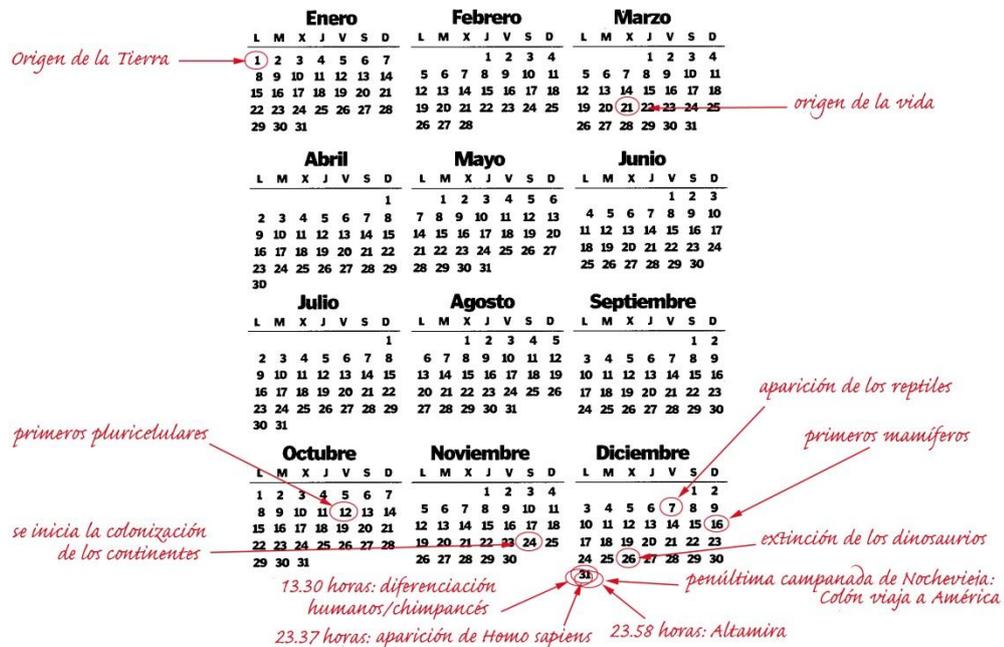
Las fuentes hidrotermales situadas en las fosas marinas permiten la existencia de ecosistemas muy originales y podrían haber sido el lugar de aparición de las primeras formas de vida.

Foto: imagen de dominio público disponible en http://en.wikipedia.org/wiki/File:Champagne_vent_white_smokers.jpg.

De las tres, la primera es la que propone la secuencia más comúnmente admitida en la actualidad. Según ella, el origen de la vida tuvo lugar cerca de la superficie del mar, muy cálida aún y expuesta a las radiaciones solares, rayos cósmicos y, probablemente,

descargas eléctricas procedentes de la atmósfera, y que se comportó por ello como un auténtico laboratorio químico.

En estas condiciones, y bajo una atmósfera prácticamente carente de oxígeno, tuvieron lugar un sinnúmero de reacciones químicas que permitieron la progresiva aparición de una gran variedad de compuestos incluyendo, entre otros, azúcares, ácidos grasos, glicerina, aminoácidos, etc. La aparición de estas y otras moléculas orgánicas debió constituir la primera fase de la evolución prebiótica de la tierra.



Las primeras etapas de la evolución (tanto biológica como prebiótica) dependieron de procesos y reacciones que llaman la atención por su carácter extremadamente improbable. Sin embargo, la bajísima probabilidad de ocurrencia de tales eventos se vio compensada por la tremendamente larga duración de dichas etapas. Sin embargo, cada avance evolutivo contribuyó a acelerar el proceso que, en términos relativos, acabó siendo muy rápido.

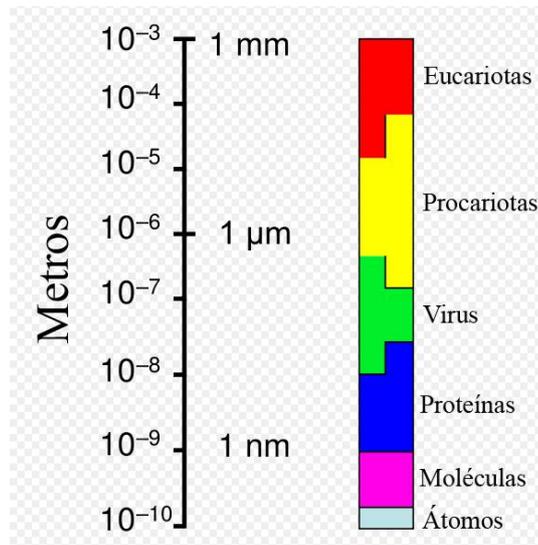
Localización en el calendario de los principales momentos de la evolución de la vida en el supuesto de que el conjunto de la historia de la Tierra pudiera comprimirse en un año.

Fuente: elaboración propia.

Todos estos compuestos, cada vez más abundantes, se fueron recombinando posteriormente al azar, reaccionando entre sí o destruyéndose, según los ambientes. La inmensa mayoría de las reacciones no generaba ningún producto "útil" (la probabilidad de que ello ocurra es ínfima) pero la etapa duró cientos de millones de años lo que permitió que, tras sucesivas "casualidades", se fueran dando los pasos siguientes en dirección hacia la vida. Ello ocurrió a medida que se fueron formando macromoléculas orgánicas de mayor complejidad, como los ácidos nucleicos o los polipéptidos, que, tras agregarse en unidades cada vez más complejas, generaron edificios relativamente estables con capacidad para autoorganizar sus constituyentes: los coacervados o microesferas.

Estos coacervados se fueron agrupando en agregados cada vez mayores y más complejos en los que cada compuesto ocupaba una posición bien definida. Ello permitió, entre otras cosas, que una serie de sustancias se situaran siempre en su interior mientras que otras lo hicieran siempre hacia el exterior lo que dio lugar a la diferenciación de algo parecido a una membrana rudimentaria. Estas membranas permitieron intercambios selectivos con el medio y los coacervados empezaron a adquirir comportamientos cada

vez más parecidos a los de los primeros organismos: tenían capacidad de crecer, dividirse y de ese modo duplicarse.



La existencia de la vida está asociada a la aparición de estructuras químicas y orgánicas de un tamaño cada vez mayor. Los seres vivos más primitivos son muy simples y pequeños pero la evolución ha ido generando organismos cada vez más complejos y de mayores dimensiones.

Fuente: imagen de dominio público disponible en http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Tama%C3%B1os_relativos.jpg.

Los coacervados son estructuras químicas muy complejas pero no están vivos. Sin embargo, para muchos científicos, cada vez parece más claro que esos “organoides” debieron ser los precedentes de las verdaderas células vivas.

No existiendo aún oxígeno en la atmósfera, ésta no era oxidante y no tuvo el carácter destructivo que hoy presentaría para esos “organoides”. Por eso, dispusieron de tiempo suficiente para seguir evolucionando, adquirir la capacidad para regular su información genética y terminar dando paso a los verdaderos seres vivos.

Frente a este modelo explicativo, que se ha ido afianzando desde las décadas centrales del siglo XX, está ganando fuerza la hipótesis de un origen extraterrestre de la vida. Aunque esta antigua idea (teoría de la “panspermia”) había sido prácticamente desechada, la comprobación de que los meteoritos pueden contener hielo y abundantes moléculas orgánicas (entre los que se incluyen elementos constituyentes del ADN terrestre como purinas o pirimidinas...) ha vuelto a ponerla de actualidad en la última década.

A partir del contenido observado en los meteoritos actuales, se estima que la intensa y prolongadísima lluvia meteorítica que sufrió la tierra entre 4000 y 3800 x 10^6 años BP pudo suponer un aporte de moléculas orgánicas equivalente a una “marea negra” de 40 metros de espesor que recubriera la totalidad de la tierra. A la vista de ello, numerosos científicos consideran que las moléculas constituyentes de la vida tienen muchas más probabilidades de proceder de esta ingente acumulación de origen extraterrestre que de haberse formado en el océano primordial.

Hay quien va más lejos y piensa que los meteoritos pudieron traer incluso bacterias vivas procedentes de otras regiones del Sistema Solar. Esta última hipótesis es indemostrable y no explica el origen mismo de la vida –con independencia de su origen terrestre u extraterrestre- aunque un experimento concluido en 2010 ha permitido comprobar que una población de cianobacterias enviadas al espacio fue

capaz de superar una estancia de más de veinte meses expuesta a la radiación solar, vacío y temperaturas próximas al cero absoluto y que, por tanto, existe la posibilidad teórica de que ciertos microorganismos realicen largos viajes por el espacio para ¿por qué no? terminar cayendo en otro planeta.

A medida que se fueron extendiendo y diversificando, los seres vivos también fueron aumentando su eficacia para usar la energía, primero por fermentación o, tal vez, quimiosíntesis, luego por fotosíntesis y por fin, mucho más tarde, a través de la respiración. Sólo tras la adquisición de esa última capacidad la vida podría salir del agua, el ambiente que había sido su origen y cuna.

A partir de ese momento la fotosíntesis y respiración de los seres vivos transformaría totalmente la composición de la atmósfera y la mantendría estable en sus caracteres actuales. Esa interacción ininterrumpida atmósfera-biosfera sería determinante para toda la evolución posterior de la vida y es uno de los rasgos más originales de nuestro planeta frente a los demás hasta ahora conocidos. La fotosíntesis, que libera oxígeno, es una de las reacciones bioquímicas más importantes que existen en la tierra.

Los primeros organismos con capacidad fotosintética debieron ser cianobacterias (o “algas azules”) que han dejado vestigios, los estromatolitos, en rocas de más de 3500×10^6 años. Además, existen evidencias indirectas de vida aún más antiguas, una especie de “quimiofósiles” identificados en rocas de Groenlandia, que, de nuevo, prueban la existencia de fotosíntesis, y por tanto de clorofila, hace, tal vez, 3.850×10^6 años.

Evidentemente, en este punto vuelven a presentarse problemas en relación con la definición misma de la vida ¿A partir de qué momento, tras esa larga evolución prebiológica, podemos considerar que nos encontramos antes auténticos seres vivos?

En todo caso, queda mucha distancia por recorrer hasta terminar de explicar la aparición de la vida sobre nuestro planeta (lo que justifica el gran desarrollo reciente de los estudios dedicados a la evolución prebiológica de la tierra) desde la bioquímica, la geoquímica o incluso desde ciertas ramas de la física.

Condiciones necesarias para la existencia de vida

Tal como la concebimos hasta este momento, la vida no es posible sin agua en estado líquido lo que implica que tanto las temperaturas como la presión se mantengan de forma constante dentro de unos márgenes muy precisos (entre algunos grados por debajo de 0°C y algunos por encima de 100°C en función de la presión y salinidad del agua).

Además, la vida terrestre se basa en la química del carbono y la mayor parte de los compuestos orgánicos (hidratos de carbono, ácidos nucleicos, proteínas, lípidos...) dependen de él y de un número muy limitado de otros elementos. A priori, ello debería excluir la presencia de vida en aquellos lugares donde no existan tales sustancias.

Las condiciones anteriores restringen mucho las “regiones” del universo aptas para albergar vida (la “zona de habitabilidad”) y constituyen por eso los primeros criterios que utilizan los astrobiólogos en su búsqueda de vida extraterrestre. Sin embargo, en la superficie terrestre, de acuerdo con esos mismos criterios, la vida es posible prácticamente en cualquier lugar:

La vida es capaz de aparecer y perpetuarse en condiciones extremadamente hostiles (véase el apartado dedicado a los ambientes extremos) y posee una sorprendente capacidad de adaptación. Bacterias, esporas u otras formas de vida latente han sido identificadas en los últimos años dispersas prácticamente por todas partes (desde los hielos polares hasta el límite superior de la estratosfera o en el interior de las rocas de la litosfera a 3 km de profundidad). A la vista de ello, los límites que se han asignado

tradicionalmente a la Biosfera han perdido vigencia y ningún científico se expone hoy a defender la existencia de fronteras para la vida sobre nuestro planeta.

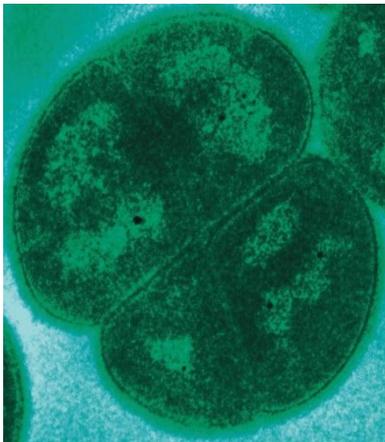
La biosfera puede, por tanto, considerarse como una envoltura estrecha e irregular que rodea toda la superficie terrestre.

Por supuesto, la biosfera no es homogénea. De entrada, como casi todos los seres vivos dependemos directa o indirectamente del sol, las regiones expuestas a la radiación solar concentran la inmensa mayoría de las formas de vida mientras que, a la inversa, la mayor parte del volumen de los océanos y del mundo subterráneo permanecen semivacíos y no albergan más que una proporción muy reducida de la materia viviente.

Por otra parte, la gran mayoría de los seres vivos (y la práctica totalidad de los organismos superiores, objeto de estudio preferente de la Biogeografía) requerimos permanentemente agua, diversas sustancias nutrientes y temperaturas dentro de unos márgenes bastante estrictos. Los límites de tolerancia a la aridez, temperaturas extremas o escasez de recursos son diferentes para cada especie (y, dentro de ella, varían de un individuo a otro) pero en la mayoría de los casos son relativamente parecidos lo que hace que ciertas regiones de la tierra resulten favorables a la vida y alberguen una gran riqueza biológica mientras que otras, desfavorables, permanezcan prácticamente vacías (tal como ocurre en los desiertos, regiones polares o alta montaña).

Los límites de la vida y los organismos extremófilos

Durante los últimos años los límites asignados a la Biosfera se han ido ampliando a medida que iban descubriéndose “nuevas” formas de vida. En algunos casos se trata de poblaciones localizados en ambientes insuficientemente conocidos o considerados hasta ese momento como inhabitables pero, en otros, lo que se han descrito son auténticos ecosistemas posibles gracias a las presencias de “otras formas de vida” totalmente diferentes a las habituales, basadas en la química del carbono y en la energía solar.



El descubrimiento de numerosas especies de microorganismos capaces de desenvolverse en ambientes que se consideraban incompatibles con la vida ha obligado a replantear los límites de la Biosfera.

Foto: *Deinococcus radiodurans* es capaz de resistir tasas de radioactividad que suponen la muerte inmediata de cualquier otro ser vivo. Imagen de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/73/Deinococcus_radiodurans.jpg.

Los descubrimientos mencionados son muy diversos e incluyen

* ...ecosistemas en el fondo de las fosas marinas, en lugares sin oxígeno libre, que al no recibir nunca luz no se basan en la fotosíntesis sino en una quimiosíntesis y expuestos a condiciones de presión, temperatura y toxicidad extremos,

* ...fauna en cuevas como la de Movile en Rumanía que contiene un ecosistema autosuficiente en el uso de la energía de la oxidación del sulfuro de hidrógeno. Se encuentran en ella 48 especies de invertebrados terrestres y acuáticos de los cuales 32 son únicos en el mundo,

* ...organismos, normalmente bacterias o archaeas, capaces de desenvolverse en ambientes extremos que resultarían letales para cualquier otra forma de vida a causa

- de la temperatura (como *Strain 121*, una archaea que vive a 121°C de temperatura en las fuentes hidrotermales de las fosas marinas o varias especies psicrófilas que se desenvuelven a -15°C bajo los hielos antárticos),

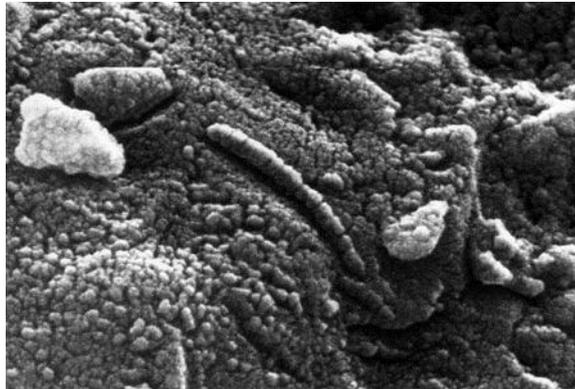
- presión (como *Halomonas salaria*, una *proteobacteria* que requiere presiones próximas a 1000 atmósferas u organismos que viven en el interior de la corteza terrestre, 1600 metros por debajo del fondo oceánico),

- acidez (las archaeas *Thermoplasma acidophilum* son capaces de soportar pH≈2)

- toxicidad (bacterias identificadas en el lago Mono, en California, en un ambiente con un elevado contenido en arsénico)

- radiactividad (como el *Deinococcus radiodurans*, capaz de resistir dosis instantáneas de 15.000 Gy de radiación (10 Gy matan a una persona y 60 a la mayoría de las bacterias) y de recomponer su genoma tras su exposición a niveles extremos de radiación)...

* ...incluso, existen algunos posibles (y muy polémicos) fósiles bacterianos entre los restos de cometas caídos sobre la tierra (entre los que hay que destacar el meteorito Orgueil que dio pie a un importante fraude científico pero que contiene un significativo cóctel de sustancias orgánicas y, tal vez, de restos de microorganismos extraterrestres).



Algunos meteoritos contienen estructuras microscópicas que podrían ser restos de microorganismos o huellas de su actividad.

Foto: estructuras microscópicas del meteorito ALH84001. Imagen de dominio público disponible en http://en.wikipedia.org/wiki/File:ALH84001_structures.jpg.

Sin necesidad de invocar hipótesis extraterrestres, estas nuevas especies y ecosistemas aportan una valiosísima información de cara a la comprensión del origen de la vida sobre la tierra y es preciso destacar que algunos de los organismos que se han descrito en tales lugares son muy próximos a las arqueobacterias (las primeras que conserva el registro fósil).

De ahí algunas tesis recientes según las cuales la vida podría haber aparecido en los fondos oceánicos alrededor de los cristales de pirita que precipitan en las fuentes hidrotermales. Su superficie, cargada positivamente, atraería diversas sustancias

orgánicas que generarían una especie de membrana alrededor del cristal antes de desprenderse para permitir la repetición del fenómeno... Equidistante del mundo mineral y del orgánico, este escenario, que permite eliminar algunas de las más importantes contradicciones de las interpretaciones anteriores, está ganando adeptos de año en año y promete proporcionar valiosas informaciones no sólo sobre el posible origen de la vida sino sobre la vida misma.

AMBIENTES EXTREMOS: RIO TINTO (HUELVA-ESPAÑA)

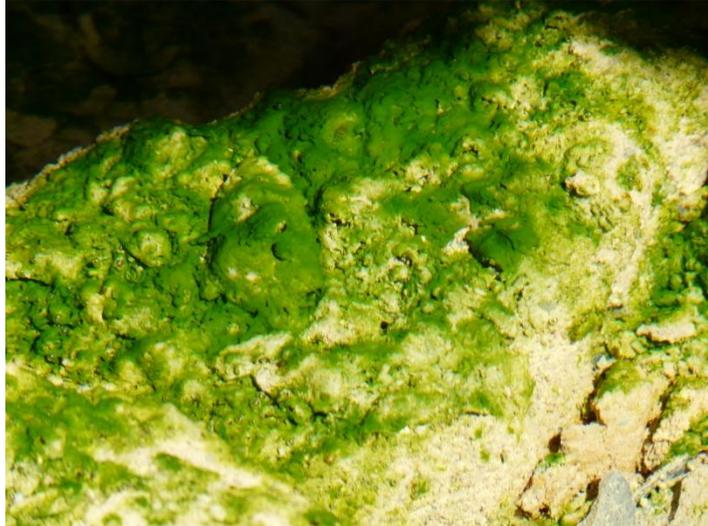
El Río Tinto nace cerca de Nerva, en Huelva (España) en una de las zonas más ricas de Europa en minerales metálicos (principalmente sulfuros de cobre). Sus aguas presentan contenidos muy altos en metales pesados tales como el zinc (30 mg/l), cobre (5 mg/l), cadmio, manganeso u otros, una acidez extrema ($\text{pH} \approx 2,2$) y una escasa concentración de oxígeno. Son transparentes junto a la fuente pero a medida que el hierro se va oxidando adquieren rápidamente un color rojo intenso que contrasta llamativamente con los suelos y la vegetación del entorno “normal” circundante.



La extrema acidez de las aguas del Rio Tinto y su contenido en metales pesados generan un ambiente tóxico y muy reactivo incompatible con las formas de vida “normales”.

Foto: agua del Río Tinto cerca de su nacimiento.

Estas condiciones de acidez, toxicidad y falta de oxígeno dan lugar a un ambiente absolutamente contrario a cualquier forma de vida lo que se refleja en unas riberas desprovistas de vegetación. Sin embargo, en sus aguas viven varios microorganismos extremófilos tanto procariotas (sin núcleo celular) como eucariotas (con núcleo: bacterias, hongos, algas) cuyo metabolismo depende, precisamente, de esas condiciones peculiares que resultan tan adversas a todos los demás seres. *Acidithiobacillus ferrooxidans*, por ejemplo, utiliza el hierro para obtener energía en ausencia de oxígeno, mientras que *Euglena mutabilis* se asocia a un hongo acidófilo y forma un biofilm verde que tapiza parte del lecho en las nacientes. También se encuentran amebas y flagelados de los géneros *Vahlkampfia* y *Bodo* respectivamente.



En simbiosis con un hongo, *Euglena mutabilis* es capaz de vivir en el agua hiperácida de las surgencias que dan lugar al Río Tinto donde forma una película verde que recubre el lecho (foto).

Las condiciones que se registran en este entorno, únicas en el mundo, han justificado la realización de diversos estudios y experimentos por parte de la NASA, en colaboración con el CSIC español, por su supuesta similitud con los ambientes marcianos. A través de ellos se ha confirmado que ciertos tipos de microorganismos podrían ser capaces de sobrevivir en dicho planeta.

1.2.3 Evolución y diversificación de las formas de vida

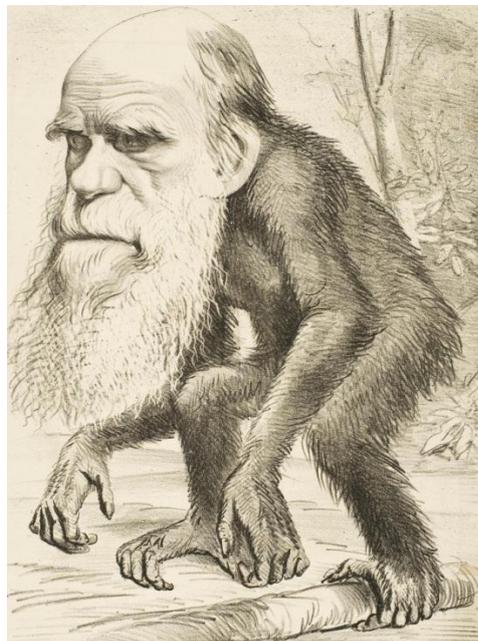
Las primeras etapas: los organismos unicelulares

Desde el momento de la aparición del primer organismo hasta la actualidad los seres vivos han ido evolucionando, haciéndose más complejos y, sobre todo, diversificándose en un proceso imparable bien conocido en sus líneas generales y que hoy no admite discusión (aunque cierto número de mecanismos de esta evolución todavía plantean interrogantes a la ciencia).

La Evolución, como proceso biológico, fue descrita por Charles Darwin en 1859 en "*El origen de las especies*", obra que sistematizaba y completaba ideas propuestas con anterioridad por un buen número de precursores como Lamarck, Wallace o su propio abuelo Erasmo Darwin. La obra logró un éxito popular inmediato (su primera edición se vendió en un sólo día) y fue acogida de forma entusiasta en amplios círculos científicos y filosóficos de todo el mundo. Sin embargo sus tesis, a veces distorsionadas por sus defensores y exegetas, tuvieron que enfrentarse a un buen número de detractores y dieron lugar a una enconada y muy larga polémica entre los "darwinistas" y los paladines de los paradigmas científicos imperantes hasta entonces o de algunas posturas religiosas particularmente intransigentes.

Con posterioridad el "darwinismo", que ejerció una gran influencia en distintos campos del saber (biología, geología, arqueología, psicología, etc) se ha ido enriqueciendo con aportes de otras ciencias, en particular de la genética, y ha dado paso en la actualidad a todo un cuerpo de teorías evolutivas de síntesis.

Ello no significa que las controversias en torno al evolucionismo hayan desaparecido manteniéndose una fuerte oposición al mismo basada en argumentos de carácter estrictamente religioso por parte de sectores conservadores de todo el mundo (en particular de EEUU).



Las teorías darwinistas, que alcanzaron una inmediata notoriedad y fueron muy bien acogidas por gran parte de la comunidad científica, dieron pie a una larga controversia en la que tanto Darwin como sus seguidores sufrieron todo tipo de descalificaciones y burlas.

Fuente: Imagen de dominio público disponible en [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Editorial_cartoon_depicting_Charles_Darwin_as_an_ape_\(1871\).jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Editorial_cartoon_depicting_Charles_Darwin_as_an_ape_(1871).jpg).

Como ya se ha indicado, las primeras pruebas indiscutibles que nos han llegado de la existencia de vida son los ESTROMATOLITOS, concreciones calcáreas resultado de la actividad biológica de las algas azules. Aunque el cuerpo de las algas no se ha conservado a causa de su débil consistencia, los estromatolitos demuestran la existencia de la función clorofílica y, con ella, de la liberación de oxígeno libre a la atmósfera (lo que, con el tiempo, la hará respirable, e irá creando la capa de ozono necesaria a la vida exterior. Durante todo el Precámbrico y hasta que estos dos hechos se sucedan, la vida fuera del océano es imposible).



Las primeras formas de vida eran muy frágiles y carecían de partes duras por lo que no han dejado fósiles. Sin embargo, su actividad biológica dio lugar a estromatolitos, concreciones calcáreas de origen inequívocamente biológico que se han encontrado en varios lugares y que constituyen la prueba más antigua que existe de la existencia de vida en la Tierra.

Foto: Estromatolitos actuales en la Laguna Amarga del Parque Nacional de las Torres del Paine (Chile)

Hace 1700×10^6 años (tal vez más, a juzgar por indicios descritos recientemente) aparecieron las primeras células nucleadas con lo que los tres dominios en los que se dividen los seres vivos quedaron definitivamente diferenciados:

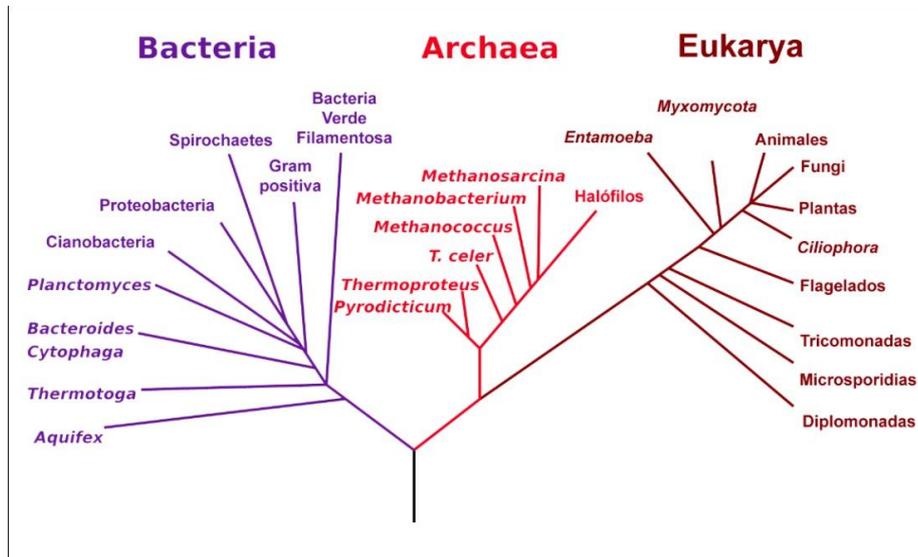
- archaeas y bacterias (ambas, procariotas, es decir, organismos compuestos por una única célula carente de núcleo)
- eucariotas (organismos compuestos por una o por numerosas células siempre dotadas de núcleo).

Las células eucariotas son mayores y presentan una mayor organización que las procariotas disponiendo de una gran cantidad de orgánulos que desempeñan funciones concretas. Su ADN está contenido en el núcleo protegido por una membrana permeable y el material genético se organiza formando bloques (los "cromosomas"). Por fin, y gracias a todo lo anterior, entre ellas se generalizó rápidamente la reproducción sexual que permite el intercambio de información genética entre los distintos individuos y, por tanto, otorga una mayor plasticidad adaptativa a las especies y favorece la evolución.

La aparición de los eucariotas ha sido una de las etapas más importantes de la evolución. De no haberse producido, no habría sido posible la existencia de los pluricelulares y la vida, probablemente, no habría superado la complejidad de las bacterias.

Durante todo este tiempo la biosfera se limitaba al medio marino: biológicamente los organismos dependían del agua y la atmósfera, que carecía de oxígeno (y, por tanto,

de ozono), no ofrecía la necesaria protección frente a la radiación UV. Sin embargo la mayoría de los seres existentes en aquel periodo desarrollaban la fotosíntesis y liberaban oxígeno. Gracias a ello, la composición de la atmósfera fue cambiando poco a poco hasta adquirir unas características similares a las actuales hace aproximadamente 1600×10^6 años. La estabilización de una atmósfera rica en oxígeno permitió la diversificación de la vida aerobia y la colonización del medio terrestre por algunos microorganismos (principalmente cianobacterias) hace unos 1400×10^6 años marcando otro de los grandes hitos de la evolución.



La diferenciación entre archaeas, bacterias y eucariotas se produjo hace unos 1700×10^6 años y dio origen a las tres grandes “ramas” del árbol filogenético.

Fuente: documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/55/Phylogenetic_tree-es.png.

Más o menos al mismo tiempo se produjo otro episodio de la máxima importancia: la aparición de seres pluricelulares.

La aparición de los organismos pluricelulares

En un organismo pluricelular células de una misma especie se asocian y especializan progresivamente para “construir” seres vivos cada vez más complejos y más independientes de su entorno y que, además, cuentan con la ventaja de su mayor tamaño.



Los primeros pluricelulares debieron ser poco más que meros agrupamientos de células

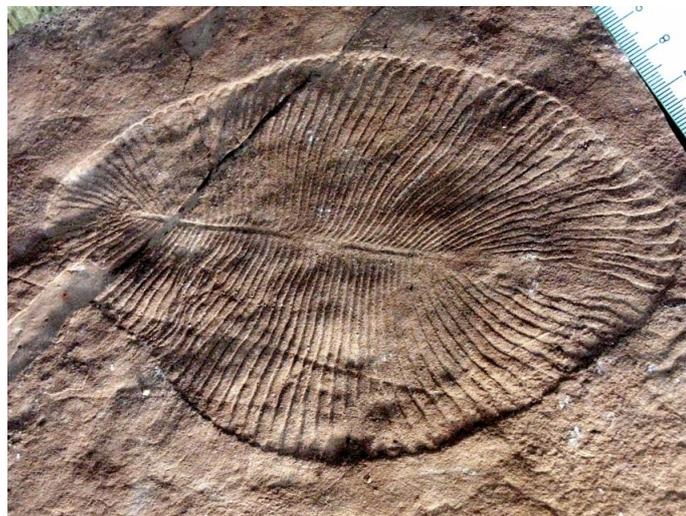
pero su aparición fue uno de los pasos más importantes de la evolución y rápidamente permitió la aparición de organismos complejos de mayores dimensiones.

Foto: *Anabaena* sp, cianobacteria filamentosa que forma parte del plancton de agua dulce. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e6/Anabaena_sp.jpeg

Los primeros pluricelulares fueron algas y están datados en 1300×10^6 años. Todavía pertenecen al reino de los protocistas, junto al resto de los eucariotas unicelulares, ya que constituyen organismos muy simples en los que las células presentan un escaso grado de especialización. Sin embargo, esta capacidad de las células para especializarse generando órganos diferenciados en el seno de un organismo único se manifestaría muy pronto permitiendo la aparición primero de los animales y de los hongos y, por fin, de las plantas.

De acuerdo con la información que nos proporciona la genética los animales debieron aparecer en torno a 1200×10^6 años BP aunque la antigüedad de los primeros fósiles encontrados hasta ahora no supera los 600×10^6 años. Fueron gusanos, que nos han dejado galerías de 10- 20 cm de profundidad en los sedimentos de aquella época, pólipos, esponjas y medusas a los que seguirían unos primeros moluscos.

A esta época pertenecen los fósiles de Ediacara, un yacimiento australiano en el que han aparecido abundantes restos de organismos que no guardan relación con ningún animal conocido y en los que llama la atención su aspecto “experimental” y sus morfologías originales e inexplicables. Estos restos plantean interrogantes que permanecen sin respuesta y a veces se interpretan como un “ensayo fallido” de formas pluricelulares de vida. Cabe incluso la posibilidad, defendida por algunos biólogos, de que no se trate de animales sino de seres procariotas o bacterianos que lograron originar formas pluricelulares (y que posteriormente desaparecerían).



Dickinsonia costata es un fósil característico de la fauna de Ediacara que presenta una peculiar apariencia “en manta” .

Fuente: documento de dominio público disponible en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fb/DickinsoniaCostata.jpg> .

LA VIDA DURANTE EL PALEOZOICO

La revolución cámbrica

El Cámbrico, primero de los periodos del Paleozoico, se inicia hace unos 540×10^6 años coincidiendo con una auténtica explosión de los organismos pluricelulares: la llamada “Revolución Cámbrica”. De forma casi simultánea aparecieron en las aguas oceánicas los antepasados de la mayoría de los grupos de fauna actuales: gusanos, celentéreos,

esponjas, equinodermos, moluscos, artrópodos y cordados que, en bastantes casos, empiezan a protegerse con caparazones o partes duras.

Entre los fósiles más característicos del Paleozoico se encuentran los *trilobites* y los *graptolites*, de gran interés por representar el “punto de partida” de dos de los principales grupos actuales de fauna y, a través de ellos, dos estrategias morfológicas opuestas: el exoesqueleto y el endoesqueleto.



Dalmanites limulurus, trilobites silúrico que permite observar los rasgos característicos de este grupo de animales articulados y protegidos por un exoesqueleto.

Fuente: documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/47/Dalmanites_limulurus_trilobite_silurian.jpg.

Los trilobites son artrópodos o animales "articulados" (como los futuros insectos, miriápodos o arácnidos) cuyo cuerpo estaba dividido en varios segmentos y protegido por un caparazón rígido. Eficaces depredadores, deambulaban por los fondos marinos aunque también eran capaces de nadar. Se extinguieron en el Pérmico por lo que son buenos fósiles guía del Paleozoico).

Los *graptolites* en cambio son próximos a los protocordados (antepasados de los vertebrados) ya que en el interior de sus cuerpos disponían de elementos rígidos que cumplían el cometido de un esqueleto. Vivían en colonias complejas que flotaban en el mar como hoy lo hacen las medusas y se extinguieron en el Carbonífero.



Los graptolites tenían elementos rígidos en el interior de sus organismos que anticipan los futuros endoesqueletos. Estos elementos rígidos han dejado fósiles en forma de pequeñas espinas denticuladas.

Fuente: documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/25/Didymograptus_murchisoni_small.jpg.

A partir del Silúrico hacen su aparición los agnátidos que disponen de un rudimentario esqueleto cartilaginoso y pueden considerarse como los primeros vertebrados. Son cilíndricos y recuerdan a los futuros peces aunque carecen de mandíbula y de escamas y su cuerpo, blando y vulnerable, se protege parcialmente con una coraza frontal (este grupo está representado en la actualidad por las lampreas).



Los agnátidos fueron los primeros vertebrados, aunque su esqueleto era cartilaginoso y muy elemental. A este grupo pertenece la lamprea, animal gravemente amenazado de extinción que conserva los rasgos esenciales del taxon: cuerpo cilíndrico y viscoso, sin mandíbulas ni escamas, etc.

Foto: lamprea fluvial (*Lampetra fluviatilis*). Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3f/Lampetra_fluviatilis.jpg .

La colonización del medio terrestre

Pero el acontecimiento más importante de esta etapa es, sin duda, la colonización del medio terrestre, que hasta entonces solo albergaba microorganismos y permanecía prácticamente vacío, por los organismos pluricelulares: plantas, hongos, artrópodos y, por fin, vertebrados.

Las primeras plantas que colonizaron tierra firme lo hicieron hace 440×10^6 años, diferenciándose probablemente mediante la evolución de algas verdes capaces de sobrevivir al aire libre. Los fósiles de estas plantas prueban que sus raíces contenían numerosos hongos lo que demuestra la existencia temprana de este grupo biológico (de cuyo origen, por otra parte, se sabe muy poco) así como la gran antigüedad que tienen las relaciones simbióticas planta-hongo.

Las plantas, de origen acuático, necesitaron adaptarse a la vida exterior antes de poderse extender sobre la superficie terrestre lo que les obligó a superar importantes dificultades como

- + las pérdidas excesivas de agua (el agua constituye un porcentaje muy importante del contenido de sus células. Mientras la vida fue acuática, no había problemas de deshidratación ya que tomaban el líquido directamente de su exterior pero, al aire libre, fue necesario desarrollar nuevos sistemas de absorción –las raíces...- e impermeabilizar los tejidos en contacto con el aire para limitar las pérdidas)
- + la respiración a partir del oxígeno atmosférico
- + el desarrollo de sistemas reproductores adaptados al nuevo medio (ya no se puede contar con el agua circundante como medio en el que se produce la fecundación o para diseminar las esporas o células reproductoras).

Las briofitas (musgos, hepáticas y antóceras) fueron las primeras plantas en aparecer y su adaptación al medio terrestre es bastante incompleta: aún no disponen de un verdadero sistema vascular, no han sido capaces de alejarse del suelo y su reproducción sólo es posible en un medio acuoso (algo que todavía observamos hoy en esas plantas, que solo prosperan en los enclaves particularmente húmedos).



Las primeras plantas que se instalaron sobre el medio terrestre evolucionaron a partir de las algas. Carecían de órganos diferenciados y de un sistema vascular por lo que eran de pequeñas dimensiones y no eran capaces de alejarse del agua.

Foto: Las hepáticas, como *Calypogeia azurea*, son plantas muy primitivas que evocan la aparición de los vegetales terrestres. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/74/Calypogeia_azurea_%28Bartkelch-Lebermoos%29_IMG_4158.JPG.

Todas esas plantas primitivas eran pequeñas, muy simples (como lo son las algas) e incapaces de alejarse de las orillas y lugares encharcados. Sin embargo, estas limitaciones no les impidieron expandirse y diversificarse muy deprisa ya que se encontraron con un medio vacío en el que no tenían competencia. De ahí que, una vez superados estos primeros obstáculos, las plantas se extendieran rápidamente originando nuevos problemas asociados, esta vez, a la propia competencia que surgió entre ellas.

Dado que las plantas crecen ancladas al sustrato y necesitan la luz solar para su fotosíntesis, la aptitud para crecer en vertical se convirtió inmediatamente en una ventaja: las plantas más altas aprovechan mejor el sol a la vez que, haciendo sombra, dificultan el desarrollo de las competidoras. Sin embargo, este crecimiento en vertical requiere la capacidad de mantenerse erguidas (mediante tejidos y membranas celulares de mayor rigidez que los de las algas) y el desarrollo de órganos que permitan el transporte de los nutrientes y agua obtenidos por las raíces hacia las partes más altas de la planta a la vez que de las sustancias orgánicas sintetizadas en las hojas hacia el resto de sus órganos, es decir, requiere la existencia de un sistema vascular (algo que tampoco existe en las algas puesto que en ellas cada célula obtiene directamente las sustancias necesarias del agua que le rodea).

Aparición de las plantas vasculares y de la fauna terrestre

El siguiente paso evolutivo consistió en la adquisición de tales recursos dando lugar al grupo de las plantas vasculares (o cormófitas) en el que los distintos grupos de células se especializan y la raíz, tallo y hojas están bien diferenciados. Las primeras en aparecer fueron las pteridofitas (helechos y plantas afines) que carecen de semillas y flores y disponen de un sistema doble de reproducción que aún recuerda la reciente dependencia del agua pero que, muy superiores a todas las plantas preexistentes, adquirieron un porte

arbóreo a partir del Devónico originando los primeros bosques que han existido sobre la tierra.

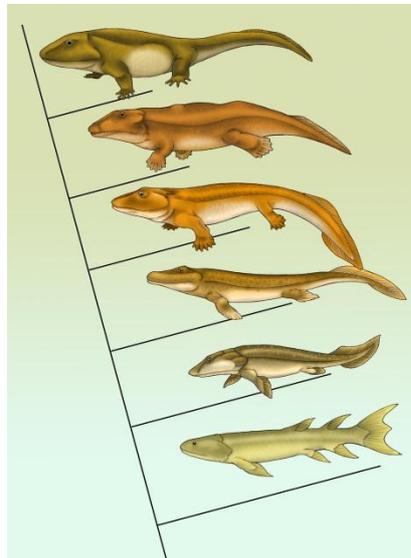
La colonización vegetal de los medios terrestres creó las condiciones adecuadas para la llegada de la fauna y ésta no se hizo esperar.

Los primeros animales terrestres fueron artrópodos, adaptados para desplazarse caminando y bien protegidos de la radiación solar gracias a su exoesqueleto. Entre los más antiguos que se han identificado se encuentran algunos que podemos relacionar con los futuros ciempiés, milpiés, arácnidos y escorpiones. Limitados a los medios costeros o ribereños en un primer momento, estos animales se extendieron rápidamente a la par que lo hacía la vegetación coevolucionando con ella. Así, cuando surgieron los árboles, algunos de ellos desarrollaron alas y adquirieron la capacidad de volar dando origen a la estirpe de los insectos.

Al no encontrar competencia y disponer de abundantes recursos, el tamaño, igual que había ocurrido con las plantas, se convirtió en una ventaja (en particular para los depredadores). De este modo, numerosos artrópodos e insectos adquirieron dimensiones gigantescas durante el Devónico y, sobre todo, durante el Carbonífero. Hubo entonces libélulas de 75 cm de envergadura, efímeras de 45 y un gran número de cucarachas, chinches, grillos, moscas y otros insectos junto a diversos arácnidos (ácaros y escorpiones...) y miriápodos (ciempiés...)

También los vertebrados experimentaron una notable evolución y terminaron “saltando” a tierra durante este periodo aunque lo hicieron después de las plantas y los artrópodos.

Hacia el Devónico aparecieron los peces verdaderos, antepasados de nuestros tiburones y rayas. Estaban dotados de un esqueleto cartilaginoso, aunque bien desarrollado, y dimensiones apreciables (hasta 1.5 metros). Eran buenos nadadores y temibles depredadores y, aunque en un principio no eran muy variados, se fueron diversificando y especializándose ocupando tanto las aguas oceánicas como las dulces.



En el Devónico, y coincidiendo con la explosión de la vida terrestre, algunos peces adquirieron la capacidad para respirar fuera del agua y transformaron sus aletas en patas, dando lugar a los anfibios.

Imagen: evolución conducente a la aparición de los anfibios. De abajo hacia arriba, *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Tiktaalik*, *Acanthostega*, *Ichthyostega* y *Pederpes*. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/93/Fishapod_evolution.jpg.

Entre estos últimos hubo un grupo, especializado en aguas continentales poco profundas (y frecuentemente insuficientes para nadar), que sustituyó sus aletas inferiores por unas

primitivas patas de ocho dedos. Gracias a ello, estos peces, cuyo principal representante conocido es el *Acanthostega*, eran capaces de desplazarse arrastrándose por el fondo de charcas y ríos impulsados por sus aletas-patas. Además, estos peces andadores se fueron dotando de pulmones junto a sus branquias lo que les permitía respirar al aire libre.

Es casi seguro que tal grupo de peces (de los que un auténtico fósil viviente, el celacanto, ha llegado a nuestros días) hayan sido capaces de soportar la desecación esporádica de las charcas o ríos que constituían su hábitat normal convirtiéndose así en los primeros animales superiores que tras una breve evolución acabaron colonizando tierra firme originando el grupo de los anfibios. Su aspecto recuerda al de los actuales tritones aunque su cabeza es aún de pez, disponen de aletas o pies palmeados y sus dimensiones alcanzaban 1 a 1,5 metros.

Todos estos hechos coincidieron con la proliferación de las plantas criptógamas (helechos, líquenes...), la aparición de los primeros bosques y la multiplicación en ellos de artrópodos e insectos. La abundancia de posibles presas en las orillas probablemente atrajo hacia el exterior a unos grandes cazadores que no siempre debieron disponer de alimento suficiente en sus charcas.

Los primeros bosques



Durante el Carbonífero aparecieron los primeros bosques que estaban compuestos principalmente por helechos arborescentes.

Imagen: *Pecopteris arborescens*, helecho del Carbonífero superior. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6b/Pecopteris_arborescens.jpg.

La época de mayor riqueza biológica fue el Carbonífero, periodo durante el que la superficie de los continentes estaba recubierta por grandes bosques de helechos, mucho más grandes y variados que en la actualidad (*Sigilarias*, que medían varias decenas de metros de altura, *Lepidodendron*, *Selaginela*, *equisetos*, etc.). Estos bosques alternaban con amplias zonas de marismas que creaban un ambiente cálido y húmedo y una atmósfera muy cargada en CO₂ y en metano procedente de la descomposición de la materia orgánica (todo lo cual reforzaba el "efecto invernadero" y aceleró el ritmo de sedimentación de carbonatos en los océanos).

Durante el carbonífero los vertebrados se diversificaron e irradiaron muy deprisa. Los primeros en aparecer, los anfibios, fueron adaptándose a una vida cada vez menos dependiente del agua a la vez que tendieron a alcanzar grandes dimensiones: algunos como *Eogyrinus* midieron hasta 4-5 metros.

La tendencia al gigantismo es una constante evolutiva de todos los grupos “de éxito”. En distintos momentos de la historia geológica ha afectado a los insectos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos pero también a las algas, helechos, coníferas... Generalmente esa tendencia se produce en periodos en los que los grupos afectados son manifiestamente superiores a los demás pero suele durar poco y la mayoría de las especies “gigantes” acaban desapareciendo frente a la mayor plasticidad de las de dimensiones “normales”.



La abundancia de recursos alimentarios y la falta de predadores permitieron a ciertos grupos evolucionar hacia formas gigantes. Aunque la mayoría eran parecidos a los actuales, algunos insectos alcanzaron longitudes o envergaduras próximas a 1 metro.

Imagen: *Meganeura* sp, libélula gigante carbonífera. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0d/Meganeura_fossil.JPG

Sin embargo, la adaptación de los anfibios a los medios terrestres es imperfecta. Deben reproducirse y desarrollar las principales etapas de su vida en el agua, sus pulmones son poco eficaces obligando a mantener la absorción de oxígeno a través de la piel y ésta, que no puede recubrirse con ningún tipo de protección, tiene que mantenerse siempre húmeda (para lo cual se recubre con una frágil mucosidad). De ahí una serie de limitaciones que implicaron la rápida pérdida de protagonismo de los anfibios en cuanto hicieron su aparición otras clases de animales mejor adaptados.

Los primeros en hacerlo fueron los reptiles que surgieron en el Carbonífero a partir de los anfibios. Sus pulmones son mucho más eficaces que los de los anfibios por lo que desaparece la respiración a través de la piel y ésta puede protegerse e impermeabilizarse (evitando las pérdidas de agua y permitiendo a estos animales soportar la aridez). Además, los huevos que ponen los reptiles disponen de una cáscara protectora y contienen líquido amniótico haciendo posible la reproducción fuera del agua.

Muy superiores a los anfibios gracias a todas esas innovaciones, los reptiles se diversificaron rápidamente y experimentaron una extraordinaria expansión a partir del Pérmico.

Las extinciones del Pérmico

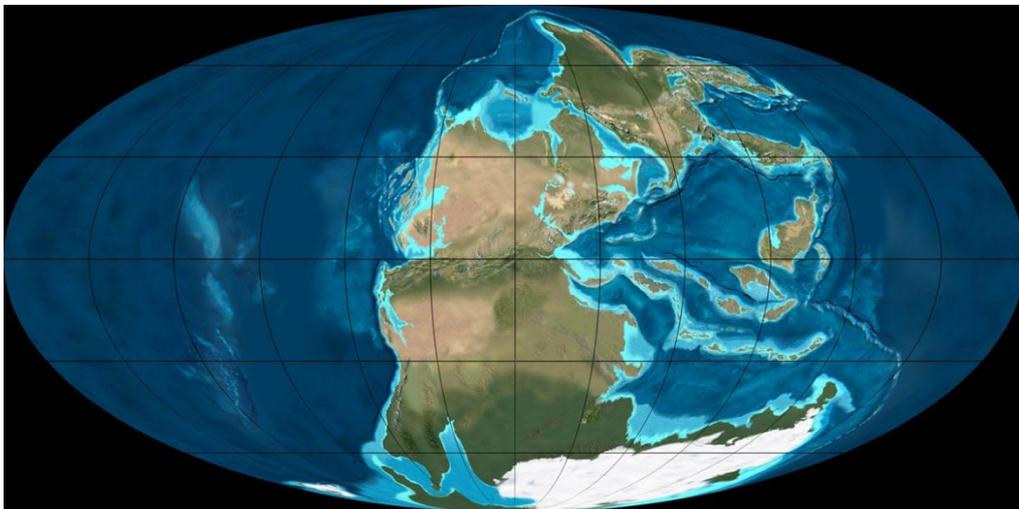
El Pérmico, último de los periodos del Paleozoico, es una etapa de cambios climáticos generalizados. En gran parte de la Tierra las condiciones predominantemente cálidas y

húmedas que habían dominado hasta entonces dieron paso a otras de tipo desértico con extensas áreas glaciadas.

Tal vez por esta razón (aunque existen otras hipótesis y el tema es objeto de debate) la totalidad de los ecosistemas terrestres se vio gravemente alterada y la mayor parte de la flora y de la fauna paleozoicas, incapaz de adaptarse a las nuevas condiciones, terminó desapareciendo. Se estima que entre el Pérmico y el Triásico se extinguió hasta 90% de las especies marinas y el 70% de los vertebrados terrestres en lo que hoy se considera la mayor extinción de la historia de la Tierra.

Esta radical transformación de los ecosistemas cambió el anterior sistema de relaciones entre especies y muchas de las que fueron capaces de sobrevivir, normalmente refugiadas en nichos favorables, se vieron muy reforzadas y adquirieron un protagonismo que no tenían anteriormente. Por otra parte, la situación obligó a muchas especies a adaptarse a las nuevas condiciones y favoreció los procesos de selección natural y de evolución lo que produjo la aparición de nuevos taxones.

El Pérmico coincide también con la mayor regresión de la historia y con las últimas fases de la Orogenia Herciniana. En relación con ello el conjunto de los continentes vuelve a formar un todo único, el Pangea.



Durante el Pérmico todos los continentes estaban unidos permitiendo a los taxones terrestres dispersarse por la totalidad de las tierras emergidas.

Imagen: Distribución de tierras y mares al final del Pérmico. Documento de dominio público disponible en <http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:LatePermianGlobal.jpg>

Este hecho es muy importante para la Biogeografía ya que permitía a las especies existentes colonizar la totalidad de las tierras emergidas o el conjunto de los océanos por sus propios medios (al menos en teoría).

Posteriormente, durante el Mesozoico, Pangea se iría fragmentando definitivamente comunicando a las poblaciones de unas y otras regiones y obligando a los distintos grupos a ir evolucionando aisladamente:

- en el Jurásico se escindieron América del Sur; la Antártida junto a Australia; y Africa junto con Arabia, Madagascar y la India.
- en el Cretácico empezaron a separarse Eurasia y América del Norte.

Ello implicará que los taxones prejurásicos tengan una distribución cosmopolita o circunterrestre (salvo que se haya producido una extinción posterior) mientras que entre los que van apareciendo a partir de este momento predominan, salvo en los

que dispongan de medios muy eficaces de dispersión, las áreas de tipo continental o endémico que permiten hablar de "fauna americana", "australiana"...

LA VIDA DURANTE EL MESOZOICO

El dominio de los reptiles

Desde el punto de vista evolutivo el hecho más llamativo que se produjo en el Mesozoico fue la extraordinaria expansión que experimentaron los reptiles. Gracias a ella, éstos invadieron todos los medios terrestres, pero también acuáticos e incluso aéreos, llegando a alcanzar, en el caso de los dinosaurios (término que puede traducirse como "lagartos terribles"), dimensiones nunca superadas en un medio terrestre a lo largo de la evolución de las especies.

Los reptiles aparecieron con anterioridad, en el Carbonífero, y en su evolución pueden diferenciarse dos grandes fases:

- Al final del Paleozoico surgieron los terápsidos, tronco común con los futuros mamíferos y dentro del que aparecerían especies bastante especializadas.
- A partir del final del Triásico se impondrían, sin embargo, los saurópsidos que se diversificarían rápidamente y que serían los dominantes durante todo el resto del Mesozoico.

Dentro de los saurópsidos se han identificado un buen número de grupos de entre los que se pueden destacar los siguientes:



Entre los dinosaurios se encuentran los animales terrestres que han alcanzado mayores dimensiones. No obstante se trata de un grupo muy diverso y la mayoría de las especies no fueron demasiado diferentes de los reptiles actuales.

Foto: icnitas, huellas fosilizadas de dinosaurios en la Rioja (España).

a. Dinosaurios.

Son los que dominaron los medios terrestres y presentaron una gran diversidad. Los hubo carnívoros como *Tyrannosaurus rex*, herbívoros como los *Diplodocus*, con dientes o con pico, indefensos y con piel blanda o agresivos y dotados de verdaderas corazas y temibles armas naturales, ágiles corredores u obesos sedentarios, enormes o, en la mayor parte de los casos, de dimensiones reducidas.

Eran cuadrúpedos aunque muchos presentaron una tendencia al bipedismo y en muchos casos debieron ser homeotermos o, al menos, capaces de regular eficazmente la

temperatura corporal lo que les hacía bastante independientes de las fluctuaciones meteorológicas.

Su hábitat normal debió ser forestal, en general debían ser ágiles, muchos de ellos eran sociables y formaban grandes manadas y se han documentado pautas de comportamiento bastante "evolucionadas" que hoy no suelen encontrarse en los reptiles (algunos especies incubaban los huevos, alimentaban a los recién nacidos y alimentaban a sus crías)

b. Pterosaurios.

Eran reptiles voladores dotados de alas membranosas sostenidas por un solo dedo, picos largos y denticulados y, en el caso de los más primitivos, una larga cola. Sus dimensiones fueron muy variables dependiendo de las especies: algunos no superaban el tamaño de los actuales gorriones mientras que el *Pteranodonte* alcanzaba una envergadura de 8 metros. Debieron vivir en el litoral y ser hábiles planeadores y buenos pescadores aunque no se sabe cómo podían iniciar el vuelo ni dónde se situaban sus posaderos ya que sus características fisiológicas obligan a descartar casi todas las opciones "habituales".



Los pterosaurios tenían grandes alas membranosas sostenidas por un larguísimo dedo con las que podían volar. Sin embargo, el resto de sus caracteres (esqueleto, cráneo, dentición...) son típicamente reptilianos y no guardan relación evolutiva con las aves.

Foto: *Pterodactylus micronyx*. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/33/Pterodactylus_micronyx_-_IMG_0677.jpg

c. Reptiles acuáticos: plesiosaurios e ictiosaurios

Por fin, existían también diversos reptiles que "volvieron al mar". El más conocido es el *Plesiosaurio* cuyas patas se transformaron en grandes aletas otorgando al animal un aspecto que recuerda al de las actuales focas. Estaba dotado de un cuello larguísimo con el que cazaba animales acuáticos y alcanzaba una longitud de hasta 15 metros.

Los *ictiosaurios* lograron un elevado grado de adaptación a la vida marina y vivían lejos de los continentes. Tenían extremidades convertidas en aletas una forma parecida a la de nuestros delfines.

Muchos de ellos eran vivíparos y todos respiraban con pulmones lo que les exigía volver constantemente a la superficie para tomar aire. Su modo de vida debía ser por ello parecido al de nuestros cetáceos (o nuestras tortugas de mar, descendientes lejanas de los saurios mesozoicos).

La aparición de los mamíferos

Durante el Mesozoico se va diferenciando la clase de los mamíferos. Aunque aparentemente en un primer momento no se diferencian mucho de los reptiles, de los que descienden y que son los verdaderos dueños de la naturaleza durante toda esa era, los mamíferos adquieren una serie de rasgos que les confieren superioridad y que les permitirán, tras el periodo de extinciones del final del Cretácico, imponerse rápidamente.

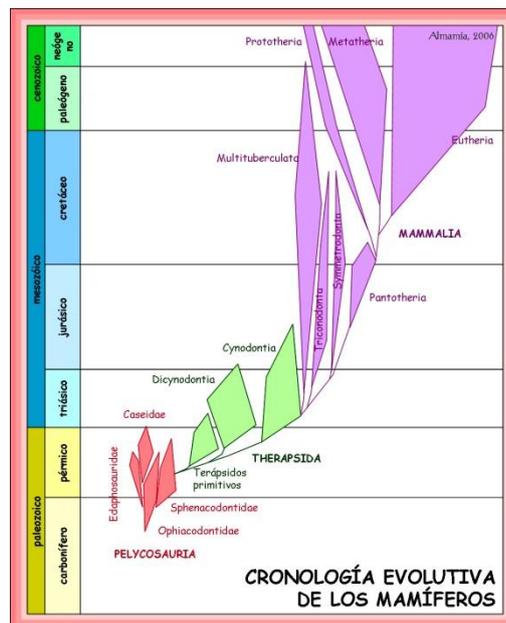
Entre las novedades que aportan los mamíferos se pueden destacar las siguientes:

- * los mamíferos tienen una piel cubierta de pelo frente a los reptiles que conservan las escamas propias de su ya lejano origen acuático (y que resultan mucho más pesadas y menos versátiles);

- * los reptiles ponen huevos mientras que los mamíferos son vivíparos (aunque existen excepciones que podrían considerarse como manifestaciones intermedias: mientras que la víbora es vivípara el ornitorrinco es ovíparo). De este modo, las crías se desarrollan dentro del útero materno y están mucho más protegidas de la intemperie y de los depredadores;

- * los mamíferos disponen de paladar (lo que les permite respirar mientras comen o maman) mientras que los animales anteriores no lo tienen (salvo los cocodrilos);

- * los mamíferos, por fin, son homeotermos (es decir, son capaces de regular la temperatura de su cuerpo con independencia de lo que ocurra en el exterior) mientras que la temperatura de los reptiles depende de la exterior (y, con ella, el ritmo de sus funciones vitales) aunque, de nuevo, algunos dispusieron de mecanismos más o menos eficaces de regulación para atenuar los contrastes térmicos.



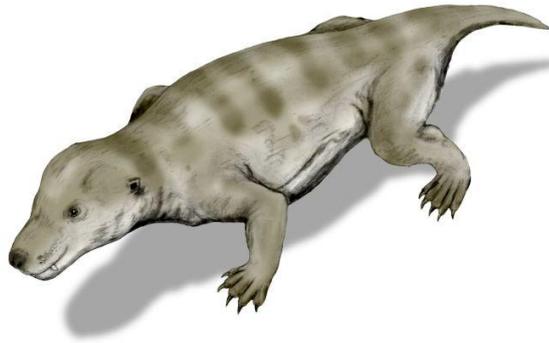
Los mamíferos evolucionaron a partir de los reptiles aunque la transición requirió bastante tiempo y dio lugar a varios grupos sucesivos: pelicosaurio, terápsidos y mamíferos.

Figura: documento de dominio público disponible en <http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Mam0004.png>

La transición de reptil a mamífero pasó por tres grandes etapas: la de los pelicosaurios, los terápsidos y los mamíferos propiamente dichos.

Los pelicosaurios datan del Pérmico y muestran ya una diferenciación de las distintas piezas dentarias, inexistente hasta aquel momento y que va a ser rasgo común de todos los mamíferos. El *dimetrodonte* es el animal mejor conocido de este grupo.

Los terápsidos descienden de los anteriores y durarán hasta el Triásico. Progresivamente van adquiriendo los caracteres propios de los mamíferos: posición cada vez más erguida (los más evolucionados dejan de arrastrar su vientre por el suelo), paladar, dentadura diferenciada, mandíbula constituida por un sólo hueso y aparición de un sistema auditivo especializado (nuestros huesecillos del oído interno forman parte en los reptiles de la articulación de su compleja mandíbula).



Reconstrucción de *Thrinaxodon liorhinus*, terápsido del Triásico que comparte rasgos reptilianos (esqueleto, carácter ovíparo..) y de mamífero (presencia de paladar..)

Figura: documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/02/Thrinaxodon_BW.jpg

Por fin, aparecieron los verdaderos mamíferos que dieron lugar a tres grupos diferenciados:

- + Los monotremas, muy primitivos y con numerosos rasgos reptilianos (como el ornitorrinco y el equidna). Auténticos fósiles vivos sólo sobreviven en Australia.
- + Los marsupiales, que sólo son abundantes hoy en Australia gracias al aislamiento de dicho continente, aparecieron en el Cretácico y fueron suplantados en el resto del mundo por los placentados, más evolucionados. Sus crías nacen en un estado muy inicial de desarrollo por lo que éste se completa en una bolsa o “marsupio” que les permite asomarse al exterior y mamar. Los animales más conocidos de este grupo son los canguros.
- + Los placentados (o animales con placenta) son los dominantes en la actualidad. Aparecieron al final del Mesozoico y pese a que en un primer momento eran animales huidizos de la talla de un ratón, fueron capaces de irradiar muy deprisa dando lugar, al principio del Terciario, a los principales órdenes de mamíferos actuales.

Las primeras aves

Igual que los mamíferos, las aves descienden de los reptiles (de los que aún en la actualidad conservan ciertos rasgos como las escamas en las patas). El proceso de individualización se conoce mal aunque se piensa que proceden de un grupo de pequeños dinosaurios capaces de volar.

En 1997 se descubrieron en China fósiles de pequeños dinosaurios de 145×10^6 años, del tamaño de un pájaro, con dedos que podrían ser precursores de alas y una especie de plumas. El origen de estas últimas, en un animal no volador y carente de alas, plantea diversos interrogantes habiéndose interpretado como aislantes térmicos, elemento de reconocimiento de especies o reclamo sexual. La filiación de estos fósiles es difícil de establecer aunque no hay duda de que representan “etapas intermedias” previas a la aparición de las verdaderas aves.

Otras formas muy debatidas aparecen en el *Archaeopteryx*, fósil jurásico del que existen una decena de ejemplares procedentes de un único yacimiento alemán, que durante tiempo se ha considerado como el "eslabón" intermedio entre los reptiles y las aves. Sin embargo, en la actualidad se considera más bien dentro de una rama evolutiva distinta y que no logró prosperar.

No está claro que el *Archaeopteryx*, que tenía el tamaño de una paloma, dientes y cola vertebrada de reptil pero también alas (terminadas en garras), plumas y cráneo de pájaro, pudiera volar ya que su esqueleto no parece adaptado a ello.



Los Archaeopteryx tenían plumas y alas pero se duda que pudiera volar. Durante mucho tiempo se ha considerado como un antepasado de nuestras aves pero hoy se considera que pertenece a otra rama evolutiva que no llegó a prosperar.

Figura: documento de dominio público disponible en http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Archaeopteryx_lithographica_paris.JPG.

Las verdaderas aves, que aparecen en el Cretácico (y de las que los mejores ejemplares se han encontrado en España), son muy próximas ya a nuestras gaviotas, pelícanos, flamencos, martín-pescadores... aves todas ellas relacionadas con medios acuáticos pero muy distantes de los reptiles (aunque es cierto que existía alguna especie dotada de dientes que se extinguió pronto y que entre las aves siempre han abundado las especies aberrantes por su tamaño, comportamiento o fisiología).

La evolución de las plantas durante el Mesozoico: aparición de las fanerógamas

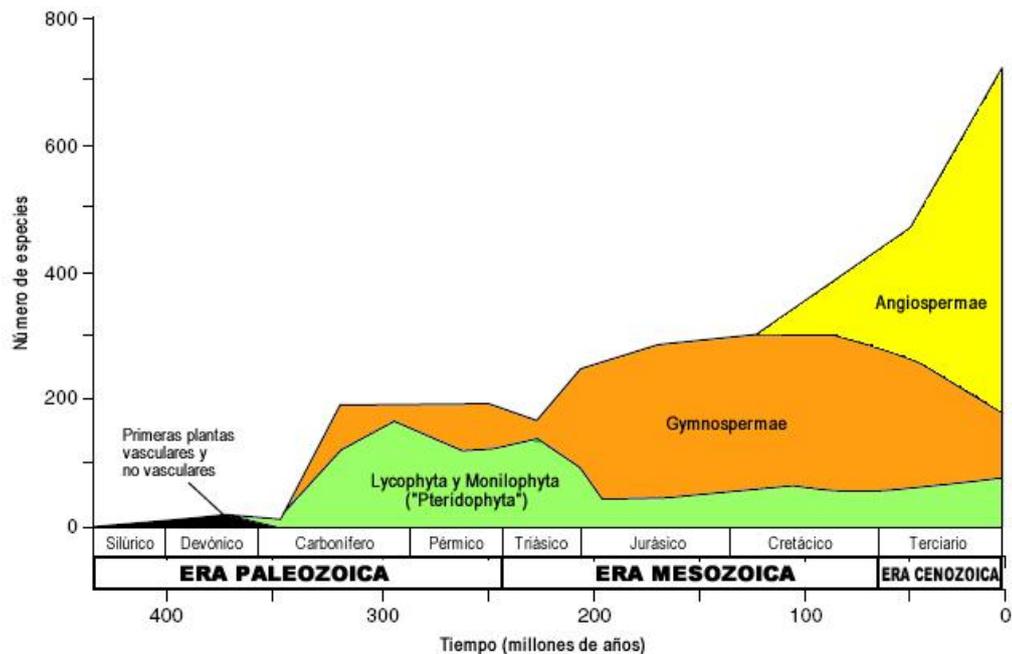
Entre los vegetales se produjo otro hecho esencial: el desarrollo de las fanerógamas. La novedad de estas plantas es que cuentan con órganos reproductores especializados, las flores, y que en ellos se producen semillas, estructuras complejas pluricelulares (no unicelulares como las esporas), que se desarrollan tras la fecundación y que, una vez alcanzada la madurez, se dispersan mucho mejor que las esporas.

Por fin, en las especies más evolucionadas la semilla está recubierta por una envoltura muy rica en agua y nutrientes (lo que conocemos como "fruto") que protege al embrión,

garantiza que éste va a disponer de recursos nutritivos durante las primeras etapas de su desarrollo y atrae a numerosas animales que contribuyen a la dispersión.

Las fanerógamas se dividen en dos grupos que aparecieron sucesivamente:

- Las Gimnospermas, más arcaicas, con flores poco evolucionadas y carentes aún de auténticos frutos, que aparecieron durante el Carbonífero y fueron las dominantes durante todo el Mesozoico y hoy representadas principalmente por las coníferas (pinos, abetos...)
- Las Angiospermas, plantas con flores desarrolladas y fruto verdadero que aparecieron en el Cretácico y se hicieron dominantes a partir del Terciario.



Dibujado y traducido a partir de Willis y McElwain (2002)

Evolución de las plantas: tras el desarrollo de las pteridofitas (helechos...), aparecieron las gimnospermas (cicadales, coníferas...) que tuvieron su máxima extensión durante el Mesozoico. Por fin aparecieron las angiospermas, plantas con flor y fruto verdadero que, dada su superioridad, se impusieron rápidamente y son hoy dominantes.

Figura: documento de dominio público disponible en <http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Radiacion-traqueofitas.gif>.

La vida en los océanos

Los acontecimientos que tuvieron lugar sobre los continentes se han hecho con todo el protagonismo. Sin embargo, la pequeña fauna marina experimentó una evolución trascendental durante el Mesozoico.

Los mares se fueron poblando con multitud de peces, que en el Cretácico tenían ya caracteres similares a los actuales, numerosos invertebrados (medusas, esponjas, estrellas de mar, ofiuras...), moluscos, braquiópodos (*Terebratula sp.*, *Rynchonella...*), lamelibranquios (ostras, rudistas...), gasterópodos (lapas, caracoles...) y otros grupos.

Entre los moluscos destacan dos grupos de cefalópodos:

- El de los belemnites, muy próximos a nuestros calamares, cuya pluma fusiforme es el único testimonio que nos ha llegado de ellos.

- El de los *Ammonites*, animales que estaban protegidos por una concha en espiral de dimensiones y aspecto muy variados. Probablemente se mantenían a flote entre dos aguas llenando de aire parte de la concha y avanzaban "a reacción" igual que lo hacen los calamares.



Los Ammonites (derecha) y Belemnites (izquierda) son dos fósiles característicos del Mesozoico. Ambos eran cefalópodos (pulpos, calamares...) y algunos alcanzaron dimensiones muy notables.

Fotos: documentos de dominio público disponibles en

<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/AmmoniteFossil.JPG> y

<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6c/Fossil-Belemnite-complete.jpg>

La crisis del final Mesozoico y las grandes extinciones

El final del Mesozoico coincide con un episodio de extinciones masivas que se produjo hace 65×10^6 años. Se desconoce su duración precisa aunque debió ser muy breve a escala geológica y, probablemente, fue causado por la caída de un gran meteorito del que se han encontrado rastros en Chicxulub (Yucatán-México).

El impacto debió producir un descomunal tsunami que arrasó el litoral de todos los continentes y una gran nube de polvo y gases sulfurosos que alteró bruscamente las temperaturas y oscureció la tierra durante varios años impidiendo la fotosíntesis. Estas circunstancias causaron la muerte de la mayor parte de los vegetales y, en consecuencia, de los animales que dependían de ellos.

Por otra parte, en la misma época se registró en la India el mayor episodio eruptivo de la historia de nuestro planeta. Su magnitud fue tal que cerca de $1,5 \times 10^6$ km² quedó cubierto de basalto en un espesor que, en ciertos lugares, supera 2400 metros. Es seguro que esta megaerupción debió alterar la composición de la atmósfera y modificar el clima terrestre durante cientos de miles de años sumando sus efectos a los del impacto de Chicxulub (con el que no se sabe si guarda alguna relación).

Los hechos anteriores supusieron la extinción de 50 a 75% de las especies terrestres (en particular las de menor capacidad de adaptación y las de mayores dimensiones, como los dinosaurios). Eso desorganizó la totalidad de los ecosistemas pero, a cambio, "dio una oportunidad" a numerosos grupos de animales y plantas que no habían podido expandirse hasta ese momento.

LA VIDA EN EL CENOZOICO: GENERALIZACIÓN DE LAS FORMAS ACTUALES

El episodio de extinciones del final del Cretácico da paso a la última de las grandes eras, el Cenozoico. Al iniciarse este, en el Terciario, los grandes reptiles, la mayor parte de las especies vegetales anteriores y numerosos organismos que hasta hace poco poblaban densamente el mar habían desaparecido. Gracias a ello, los mamíferos, aves y plantas con flores, que existían con anterioridad pero que no habían logrado desplazar a sus predecesores, se pudieron imponer con gran facilidad: no sólo son muy evolucionados y capaces de adaptarse a medios dispares sino que, además, no encontraron competidores capaces de frenar su expansión. Con ello, la mayor parte de la Tierra quedó poblada por formas de vida "modernas", similares o muy próximas a las actuales.



Los mamíferos y las aves son los dos grupos de animales que mejor caracterizan el Cenozoico. Durante ese periodo apareció la mayor parte de las especies actuales produciéndose una tendencia al gigantismo de muchas especies (que en la mayor parte de los casos se extinguieron muy deprisa).

Foto: reconstrucción de un dodo, ave de grandes dimensiones que vivía en varias islas del Índico y que desapareció en el siglo XVI como consecuencia de su caza por los marinos europeos. Documento de dominio público disponible en http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Dodo_1.JPG.

Volvieron a aparecer animales de grandes dimensiones entre varios grupos, como tiburones de cerca de 30 metros de longitud, pero éstos se fueron enrareciendo a favor de organismos con dimensiones más "normales": el mar volvió a ser dominado por diversos moluscos, foraminíferos (los *nummulites*, por ejemplo, que tras un desarrollo explosivo se extinguirán en el Oligoceno), peces, similares a los actuales y, al final del Terciario, por los cetáceos, mamíferos acuáticos que parecen demostrar una nueva tendencia hacia el gigantismo.

La evolución de las aves, de origen tan incierto, presentó numerosos vaivenes. En el Paleógeno, por ejemplo, diversos tipos perdieron la aptitud para el vuelo e intentaron colonizar los continentes "aprovechando" el relativo vacío que existía sobre ellos. Esta tendencia fue acompañada algunas veces por la adquisición de grandes dimensiones: algunas especies, hoy desaparecidas aunque emparentadas con los actuales avestruces, alcanzaron alturas de 3 metros y llegaron a pesar cerca de 400 kg. El caso más espectacular es el del Moa de Nueva Zelanda, extinguido en época histórica, que alcanzaba 3,5 metros de altura y que había perdido totalmente las alas.

Con todo, en el Terciario los continentes se encontraban fragmentados y estas tendencias evolutivas no prosperaron más que en aquellos lugares (islas principalmente)

donde los mamíferos no alcanzaban excesivo desarrollo. En general, las aves se hicieron dueñas de la atmósfera y, salvo excepciones, lograron su máxima eficacia manteniendo dimensiones moderadas.

Dentro de la clase de los mamíferos, los placentarios consiguieron imponerse definitivamente desde el principio del Terciario. Su rápida irradiación permitió la diferenciación de las familias actuales (cánidos, félicos, úrsidos, etc.).

Algunos mamíferos como las focas o los cetáceos vuelven al mar en época muy tardía (hacia el Mioceno). No se conoce muy bien cuál fue la evolución que les llevó hasta ahí. Es interesante no obstante observar que es precisamente hacia el Mioceno cuando se produce la mayor diversificación de taxones dentro de los mamíferos y cuando aparece la mayoría de lo que podemos considerar "fauna actual" (en medio, es cierto, de otras numerosas especies que han desaparecido con posterioridad).

En cuanto a la vegetación, el predominio de los tipos "actuales" es anterior por producirse ya desde el principio del Terciario (aunque el clima generalizadamente cálido que imperaba entonces hace que la mayor parte de la tierra estuviera ocupada por especies que hoy consideramos como tropicales).



Como suele ocurrir cada vez que un grupo se impone a los demás y se expande con éxito, durante el Cenozoico los mamíferos ocuparon todo tipo de medios. Algunos, como los murciélagos se hicieron voladores mientras que otros "volvieron al mar" donde compiten con los peces.

Foto: ballenas piloto (*Globicephala melas*) y delfín mular (*Tursiops truncatus*) en aguas gibraltareñas.

1.2.4 El planeta como sistema: interacciones entre la vida y el entorno terrestre

Desde una perspectiva sistémica la Tierra puede considerarse como un gran sistema abierto:

- Absorbe energía procedente del Sol.
- Recibe energía y materia de los meteoritos.
- Su gravedad interactúa con la de los demás cuerpos del Sistema Solar.
- Disipa energía en forma de calor...

Por otra parte, tiene la capacidad de autorregularse (se encuentra en una situación de "homeostasis") lo que le permite mantener en su superficie una temperatura media más o menos estable en torno 15°C que hace posible la existencia de agua líquida y, con ella, de la vida.

El sistema terrestre puede descomponerse en varios componentes que, a su vez, se comportan ellos mismos como sistemas complejos aunque de un rango inferior. Dependiendo de nuestros intereses, podemos destacar unos u otros pero, desde un punto de vista geográfico, los más importantes son

- La atmósfera, mezcla gaseosa que forma la capa más externa del planeta,
- La hidrosfera: capa discontinua de agua que cubre en parte la superficie sólida del planeta (agua continental, oceánica, hielo, de la atmósfera y de los seres vivos)
- La geosfera, parte mineral que constituye el "armazón" sólido de la Tierra
- La biosfera: conjunto formado por todos los seres vivos que habitan la Tierra
- La antroposfera, que incluye a la especie humana y a sus creaciones y manifestaciones culturales.

Todos estos sistemas se relacionan entre sí permitiendo el mantenimiento de una situación de equilibrio dinámico compatible con la existencia de la vida. La biosfera, por ejemplo, presenta un complejísimo conjunto de interacciones entre sus propios elementos pero también con los demás sistemas a través de los ciclos del agua, materia y energía o de la influencia que el medio ejerce en los seres vivos. Pero, al mismo tiempo, los procesos biológicos han modificado drásticamente las características de su entorno: el oxígeno contenido en la atmósfera es efecto de la fotosíntesis de las plantas y no existiría sin ellas del mismo modo que el contenido en bicarbonatos de las aguas oceánicas se relaciona con los seres vivos, etc.

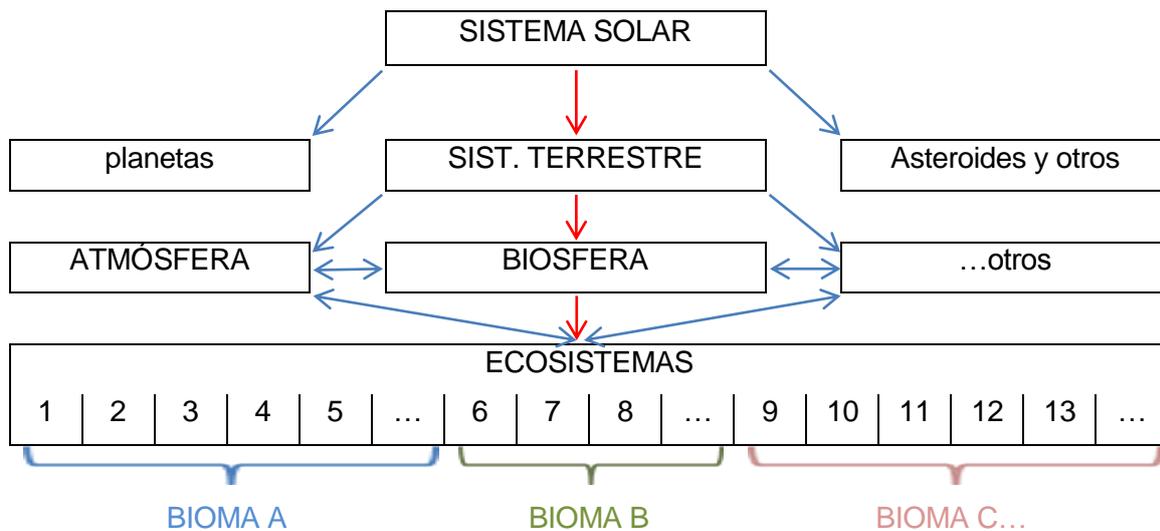
El estudio de la biosfera, objeto de interés de la Biogeografía y de la Ecología, debe tener en cuenta esta perspectiva sistémica. La biosfera es un sistema abierto que intercambia energía y materia con los demás y no puede entenderse sin el conocimiento de este conjunto de relaciones "hacia fuera".

A su vez, la biosfera está compuesta por un gran número de ecosistemas.

Llamamos ecosistema a una unidad compuesta por un conjunto de organismos que comparten el mismo hábitat y que son interdependientes entre sí y respecto a su entorno físico.

La parte biótica de un ecosistema se conoce como comunidad o biocenosis (el conjunto de seres vivos que componen un ecosistema).

Los ecosistemas que comparten un mismo tipo de clima y gran parte de sus especies y ciclos biogeoquímicos se agrupan en biomas. Normalmente, los biomas serán la unidad de análisis en Biogeografía a la hora de describir las características de las distintas regiones de la Tierra.



Como ya se ha dicho, la vida terrestre apareció hace aproximadamente 3.800 millones de años en forma de pequeños organismos unicelulares aparentemente insignificantes. Sin embargo, a partir de ese mismo instante, la Tierra empezó a diferenciarse de los demás planetas y ya nunca volvería a ser la misma ya que esos modestos microorganismos ejercieron una importantísima influencia en su evolución posterior y determinarían un rumbo diferente del que adoptaron los demás planetas carentes de vida.

La atmósfera que se encontraron los primeros seres vivos era muy distinta a la actual ya que estaba compuesta por dióxido de carbono (CO_2), monóxido de carbono (CO), metano (CH_4), amoníaco (NH_3) y otros gases. Esta mezcla era incompatible con la vida al aire libre pero no afectaba a los microorganismos acuáticos que pudieron proliferar sin problemas. Sin embargo, al ser fotosintetizadores, estos organismos fueron fijando dióxido de carbono, contribuyendo a su progresiva disminución, y, cambio, fueron liberando moléculas de oxígeno (O_2), un subproducto de su actividad. De este modo, éste empezó a incorporarse en una atmósfera que, hasta aquel momento, carecía de él.

En un primer momento el oxígeno producido por los seres vivos reaccionó con las sustancias presentes en el mar, como el hierro, generando minerales que se acumularon en el lecho oceánico e impidiendo su permanencia en la atmósfera. Sin embargo, a medida que estas sustancias iban siendo neutralizadas, el oxígeno empezó a acumularse en el aire.

En cuanto el oxígeno empezó a ser suficientemente abundante se hizo posible la formación de ozono (O_3) que, situándose en la estratosfera, empezó a filtrar la letal radiación UV haciendo posible la vida sobre la superficie del mar y, luego, sobre los continentes. Su presencia favoreció un desarrollo explosivo de los vegetales que, a partir de ese momento se encargaron de mantener la producción de oxígeno a través de la fotosíntesis en un claro mecanismo de retroalimentación.

De esta forma, la proporción de oxígeno en el aire fue en aumento constante hasta su estabilización, al principio del Paleozoico, momento en el cual la atmósfera adquirió su composición definitiva.

La tasa de concentración del oxígeno y del dióxido de carbono ha permanecido prácticamente constante desde ese momento haciendo posible la vida en la Tierra: el oxígeno nos defiende de la radiación UV y es imprescindible para la respiración y metabolismo de los organismos mientras que el dióxido de carbono regula el efecto

invernadero permitiendo a la Tierra mantenerse dentro de unos límites de temperatura compatibles con la vida. De esta forma, los ecosistemas terrestres dependen del clima pero, a su vez, éste está regulado por la biosfera y las interacciones entre uno y otro contribuyen al mantenimiento de una situación de equilibrio dinámico.

Algo parecido ocurre con los demás componentes del sistema terrestre. La vegetación desempeña un importante papel en el ciclo hidrológico y ejerce una gran influencia en la hidrosfera a la vez que depende de ella: hasta el 90% del peso de ciertas plantas está compuesto por agua y sin ella la vida no es posible pero, al mismo tiempo, los bosques contribuyen eficazmente a regular la humedad atmosférica, las lluvias y el balance hídrico de las cuencas hidrográficas y lo mismo se puede decir en el caso de los suelos o del sustrato geológico.

La constatación de los hechos anteriores sirvió de base a la hipótesis Gaia ideada por el químico británico James Lovelock y divulgada por la bióloga Lynn Margulis en los años 70 y 80 y que estuvo muy en boga durante las dos décadas siguientes. De acuerdo con ella, la vida es capaz de generar y mantener las condiciones necesarias para su propia existencia determinando las características de su entorno. Según la hipótesis Gaia, la atmósfera y la parte superficial del planeta Tierra se comportan como un todo coherente donde la vida, su componente característico, se encarga de autorregular sus condiciones esenciales tales como la temperatura, composición química y salinidad en el caso de los océanos.