
ENTRE EL ESCARNIO Y EL ENCOMIO: LÉON CROIZAT

Y LA PANBIOGEOGRAFÍA

JUAN J. MORRONE

Donn E. Rosen (1974), al referirse a León Croizat, observó sagazmente lo curioso que resultaba que un hombre de ciencias, con una larga trayectoria dedicada a indagaciones racionales, fuera relegado por sus colegas al anonimato o incluso tratado como un lunático. Es notable cómo Croizat contribuyó a la biología comparada moderna, especialmente a través de sus propuestas biogeográficas (Croizat, 1952, 1958, 1964, 1976), más aún luego de su síntesis con la sistemática filogenética (Nelson y Platnick, 1981). Por ello, resultaría interesante preguntarse acerca de las razones por las cuales Croizat ha sido objeto tanto de rechazo como de encomio. Una forma de aproximarse a esta situación es analizando las circunstancias de la vida de este controvertido autor, esbozando los principios de su método panbiogeográfico y

“Panbiogeografía, el término usado por primera vez por Croizat (1958) para designar una visión mundial de las interrelaciones bióticas, no es simplemente un concepto germinal del cual emergió la biogeografía de la vicarianza. Para Croizat, y al menos para algunos de los actuales biogeógrafos de la vicarianza, es también la clave para una biología evolutiva nueva, tanto en lo conceptual como en lo metodológico.”

D. E. ROSEN (1980: 1)

discutiendo su relación con otros paradigmas biogeográficos.

Algunos Datos Biográficos

León Croizat nació en Torino (Italia) el 16 de julio de 1894 y murió en Coro (Venezuela) el 30 de noviembre de 1982. Sus padres, Víctor Croizat y Maria Chaley, eran de origen francés. Su padre era un acaudalado industrial, dedicado a la explotación petrolera en Italia y Rumania, que fue un pionero en las industrias eléctrica y automotriz. Cuando León tenía seis

años, sus padres se separaron; para el año de la muerte de su padre (1915) la familia estaba en bancarrota (Zunino, 1992).

Desde muy joven, Croizat se aficionó a la naturaleza (Croizat, 1982). Con frecuencia era invitado a la casa del conde Peracca, un herpetólogo aficionado, donde pasaba horas en su invernadero, entre iguanas gigantes y tortugas de Galápagos (Craw, 1984b). En el círculo de Peracca, Croizat comenzó a escuchar hablar acerca de la taxonomía práctica y de la teoría evolucionista de Darwin. Sin embargo, su

padre no deseaba que se dedicara a las ciencias naturales, a las que consideraba un mero pasatiempo, prefiriendo que siguiera la carrera de ingeniería (Zunino, 1992).

Entre 1914 y 1919 sirvió en la Armada Italiana, donde llegó a ser Capitán de infantería. Al finalizar la guerra, adquirió un grado en leyes y comenzó a trabajar con un amigo en un molino textil, pero el ascenso del fascismo lo obligó a emigrar a los Estados Unidos de América (Croizat, 1982; VJ Croizat, 1997). En 1923 arribó a New York, mientras que su esposa y sus hijos Víctor

RESUMEN

El botánico italiano León Croizat (1894-1982) es una figura controvertida en la historia más reciente de la biogeografía. Sobre la base de la metáfora que “vida y tierra evolucionan juntas” —que implica que las barreras geográficas y las biotas coevolucionan— Croizat desarrolló una nueva metodología biogeográfica, a la que denominó ‘panbiogeografía’. Este método básicamente consistía en representar las distribuciones de los organismos en mapas y conectar las áreas de distribución disyuntas o localidades de colección mediante líneas llamadas trazos. Croizat encontró que los trazos individuales de grupos de organismos no relacionados eran repetitivos, y consideró que las líneas resultantes de su superposición eran trazos generalizados, los que indicaban la preexistencia de biotas ancestrales,

fragmentadas por cambios tectónicos y/o climáticos. Algunos autores, principalmente aquellos pertenecientes al ‘establishment’ dispersalista, han rechazado las contribuciones de Croizat, considerándolo idiosincrático o como miembro de un círculo de lunáticos. Otros han considerado a Croizat como uno de los pensadores más originales de la biología comparada contemporánea, cuyas contribuciones avanzaron la fundación de una nueva síntesis de las ciencias geológicas y biológicas. A partir de su síntesis con la sistemática filogenética, la panbiogeografía de Croizat ha emergido como central para la biogeografía de la vicarianza o cladística. A pesar de dicha síntesis, algunos autores actualmente distinguen entre la panbiogeografía de Croizat y la biogeografía cladística.

PALABRAS CLAVE / León Croizat / Biogeografía / Panbiogeografía / Cladística /

Juan J. Morrone. Licenciatura en Biología con orientación Zoológica (1986). Doctorado en Ciencias Naturales (1991) en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacio-

nal de La Plata (Argentina). Profesor Titular B en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), e Investigador Asociado del Department of

Entomology del American Museum of Natural History de New York, USA. Los temas de su especialidad son la cladística y biogeografía de Curculionoidea (Coleoptera). Dirección: Museo

de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 70-399, 04510 México D.F., México.

E-mail: jjm@ciencias.unam.mx

SUMMARY

The Italian botanist Léon Croizat (1894-1982) is a controversial figure in the most recent history of biogeography. Based on the metaphor that "life and earth evolve together" —which means that geographic barriers and biotas coevolve— Croizat developed a new biogeographic methodology, which he named 'panbiogeography'. This method was basically to plot distributions of organisms on maps and connect the disjunct distribution areas or collection localities together with lines called tracks. Croizat found that individual tracks for unrelated groups of organisms were repetitive, and considered the resulting summary lines as generalized tracks, which indicated the preexistence of ancestral biotas, subsequently fragmented by tectonic and/or cli-

RESUMO

O botânico italiano Léon Croizat (1894-1982) é uma figura controversa na história mais recente da biogeografia. Sobre a base da metáfora que "vida e terra evoluem juntas" —que implica que as barreiras geográficas e as biotas coevoluem— Croizat desenvolveu uma nova metodologia biogeográfica, à que denominou "panbiogeografia". Este método basicamente consistia em representar as distribuições dos organismos em mapas e conectar as áreas de distribuições disjuntas ou localidades de coleção mediante linhas chamadas traços. Croizat encontrou que os traços individuais de grupos de organismos não relacionados eram repetitivos, e considerou que as linhas resultantes de sua superposição eram traços generalizados, os que indicavam a preexistência de biotas ancestrais,

matic changes. Some authors, mainly those belonging to the dispersalist establishment, have dismissed Croizat's contributions, considering him as idiosyncratic, or a member of a lunatic fringe. Others have considered Croizat as one of the most original thinkers of modern comparative biology, whose contributions advanced the foundations of a new synthesis between earth and life sciences. Following its synthesis with phylogenetic systematics, Croizat's panbiogeography has emerged as being central to vicariance or cladistic biogeography. In spite of this synthesis, some authors currently agree in the distinction between Croizat's panbiogeography and cladistic biogeography.

fragmentadas por mudanças tectônicas e/ou climáticas. Alguns autores, principalmente aqueles pertencentes ao 'establishment' dispersalista, rejeitaram as contribuições de Croizat, considerando-o idiossincrático ou como membro de um círculo de lunáticos. Outros consideraram a Croizat como um dos pensadores mais originais da biologia comparada contemporânea, cujas contribuições avançaram a fundação de uma nova síntese das ciências geológicas e biológicas. A partir de sua síntese com a sistemática filogenética, a panbiogeografia de Croizat emergiu como central para a biogeografia da vicarianza ou cladística. Apesar desse síntese, alguns autores atualmente distinguem entre a panbiogeografia de Croizat e a biogeografia cladística.

(nacido en 1919 en Trípoli) y Georgette (nacida en 1921 en Torino) permanecieron por un tiempo en Ceyzerieu (Francia) hasta viajar luego para reunirse con él (Croizat, 1997). Durante los primeros años Croizat pasó algunas penurias económicas, ganándose la vida a través de diversas ocupaciones; más tarde comenzó a pintar acuarelas y llegó a obtener un cierto éxito. Hacia fines de la década del 20, ya gozaba de una buena posición económica, pero cuando el mercado para obras de arte decayó, debido principalmente a la caída de la Bolsa de 1929, Croizat y su familia decidieron regresar a Europa, para probar mejor suerte en París. Allí encontraron una situación aún peor, sobre todo porque unos años antes Croizat se había nacionalizado norteamericano y no conseguía permiso de trabajo, por lo que decidieron regresar a New York (Croizat, 1997).

Esta vez, Croizat consiguió trabajo identificando plantas para un inventario topográfico

de los parques de New York. Mientras realizaba esta tarea, visitaba con frecuencia el Jardín Botánico del Bronx, donde conoció a su director E. D. Merrill. Éste habría de ser fundamental para su futuro, ya que cuando asumió la dirección del Arnold Arboretum de la Universidad de Harvard en 1936, contrató a Croizat como asistente técnico. Allí tuvo a su disposición un importante jardín botánico, un enorme herbario y una riquísima biblioteca. En esta última pasaba horas, leyendo y traduciendo innumerables trabajos, ya que como parte de su formación intelectual, leía, hablaba y escribía con facilidad en francés, italiano, español, inglés, portugués, latín, griego, alemán y ruso (Croizat, 1982).

Mientras desempeñaba sus tareas en Harvard, Croizat comenzó a publicar trabajos botánicos, sobre todo referidos a la sistemática de plantas cactáceas y euforbiáceas. En una ocasión envió un manuscrito para ser publicado en la revis-

ta del Arboretum, en el cual criticaba el trabajo de un influyente botánico inglés, T. A. Sprague, de los Jardines Botánicos de Kew. Como la revista rechazó su manuscrito, lo envió inmediatamente a publicar a otra parte. Este hecho, sumado a su irascible carácter, hizo que Croizat no cosechara demasiadas simpatías, pero igualmente Merrill lo conservó en su puesto. Cuando en 1946 Merrill fue reemplazado como director del Arboretum, no pasó demasiado tiempo para que Croizat fuera despedido. Durante sus años en Harvard, acumuló unos cuatrocientos cuadernos con notas tomadas durante sus lecturas y su trabajo en el herbario (Croizat, 1982).

Incapaz de hallar un trabajo en los Estados Unidos, esta vez Croizat emigró a Venezuela, por invitación del botánico Henri Pittier (Ángel Vilorio, com. pers.). Allí tuvo varios puestos académicos en Caracas y Mérida, entre 1947 y 1952. En 1950-1951 fue el botánico que acompañó la

Expedición Franco-Venezolana que exploró las fuentes del río Orinoco (Figura 1). En Venezuela se divorció de su primera esposa y se casó con una refugiada húngara, llamada Catalina, con cuyo apoyo económico pudo dedicar los siguientes 30 años a trabajar y publicar profusamente.

A lo largo de su vida, Croizat publicó unos 300 trabajos científicos y siete libros, que reunidos suman más de 15.000 páginas impresas. Sus trabajos se refieren a la sistemática de plantas y a trabajos biogeográficos de diversas áreas, como la región Oriental, África y América (Nelson, 1973; Heads y Craw, 1984). Su primer libro fue el 'Manual of phyto-geography' (1952), el cual fue publicado por la editorial Junk de la Haya. En 1958 publicó 'Panbiogeography' (Figura 2), gracias al apoyo económico de un admirador venezolano. En 1961 publicó 'Principia botanica' y en 1964 'Space, time, form: The biological synthesis', ambas editadas por él mismo. En 1975 el

Ministerio Venezolano de Defensa publicó su 'Relación de las guerras de Aníbal y Roma'; y al año siguiente, la Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela publicó su 'Biogeografía analítica y sintética de las Américas'. Finalmente, en 1981, publicó 'El océano Pacífico en la prehistoria de las Américas', la que habría de ser su última obra importante.

En 1976, Croizat y su esposa asumieron como directores del 'Jardín Botánico Xerófito' en Coro, una ciudad situada a 300 millas de Caracas, el cual habían fundado en 1970. Croizat falleció de un ataque cardíaco el 30 de noviembre de 1982, a los 88 años de edad. Catalina Croizat murió el 29 de julio de 1997, también a los 88 años de edad (Viloria, com. pers.).

¿Qué es la Panbiogeografía?

La panbiogeografía es un método de la biogeografía histórica que supone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo que se resume en la idea que "tierra y vida evolucionan juntas". De acuerdo con Croizat (1964: 707):

"1) La evolución orgánica es función del *espacio*, el *tiempo* y la *forma*. 2) De estos tres factores esenciales, el *espacio* es al cual diría que la biogeografía (= panbiogeografía en mi sentido) concierne primariamente. El *espacio*, sin embargo, necesariamente interactúa con el *tiempo* y la *forma*, por lo que los tres factores son de importancia biogeográfica." (Itálicas en el original).

La panbiogeografía de Croizat se oponía al paradigma imperante en el momento —el dispersalismo— originado con Darwin (1859). En dos capítulos del 'Origen de las especies', Darwin discutió cuestiones biogeográficas. Para explicar las distribuciones disjuntas —es decir las que poseen los taxones emparentados que se encuentran en dos



Figura 1. Fotografía de León Croizat, cuando fuera miembro de la Expedición Franco-Venezolana que exploró las fuentes del río Orinoco entre 1950-1951 (cortesía de John Grehan).

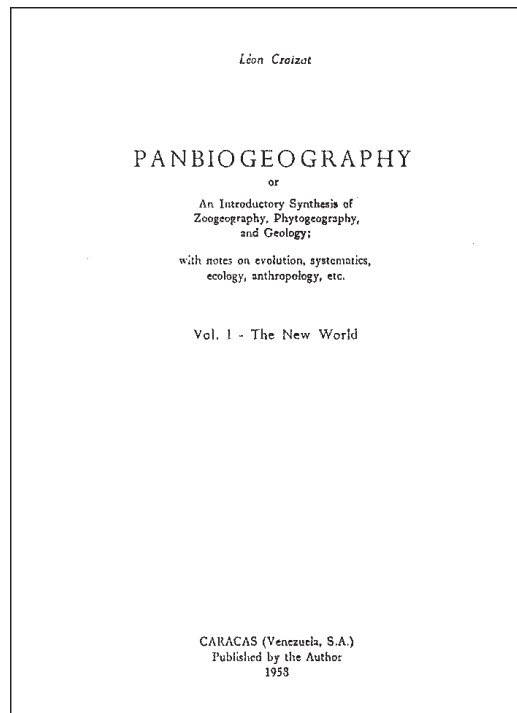


Figura 2. Tapa del primer volumen de "Panbiogeography" (Croizat, 1958).

o más áreas ampliamente separadas entre sí— los autores anteriores habían postulado la existencia de 'centros de creación' múltiples, mientras que Darwin (1859) las interpretó como resultado de la evolución o descendencia con modificación. Luego de evolucionar en 'centros de origen' a partir de especies preexistentes, los organismos se dispersaban al azar por sus diferentes medios, atravesando barreras preexistentes, para llegar a ocupar nuevas áreas.

A partir de las ideas de Darwin, surgió el paradigma dispersalista, desarrollado principalmente en el siglo XX por un grupo de autores norteamericanos, entre los que se destacan Darlington, Simpson, Matthew y Mayr. La identificación del centro de origen de un taxón constituye el punto de partida de todo análisis dispersalista. Una vez identificado dicho centro, los autores dispersalistas logran reconstruir la historia biogeográfica del taxón, postulando rutas de dispersión, corredores bióticos, barreras y centros de evolución. Ya que los medios de dispersión de cada taxón son diferentes y la dispersión se da al azar, sus historias biogeográficas serán diferentes.

A través de la panbiogeografía, Croizat (1958, 1964) propuso una alternativa al paradigma dispersalista, distinguiendo dos fases o etapas en la evolución de la distribución espacial de los seres vivos. Inicialmente, los organismos son móviles y se expanden activamente para ocupar el mayor espacio geográfico posible. En una segunda fase, su distribución se estabiliza, por lo que si surgen barreras a la dispersión, la distribución se fragmenta, fenómeno conocido como 'vicarianza'. A diferencia de la explicación por dispersiones azarosas, la explicación por vicarianza debida al surgimiento de barreras es más general, ya que la aparición de una barrera necesariamente afectará a varios organismos a la vez. Es decir que los patrones de distribu-

ción deberían ser repetitivos y no únicos. Esta es la idea básica que Croizat contrastó a lo largo de su extensa obra biogeográfica y que constituyó su aporte más significativo.

El punto de partida para llevar a cabo un análisis panbiogeográfico es la construcción de trazos individuales para los distintos taxones estudiados. Un trazo individual es una línea dibujada en un mapa, que conecta las localidades donde se distribuye un taxón determinado. Este trazo representa las 'coordenadas primarias' del taxón en el espacio (Morrone y Crisci, 1990).

Con el objeto de orientar los trazos individuales, es decir determinar su dirección, Croizat empleó diferentes criterios. Uno de ellos es el de la línea de base, que es algún rasgo geotectónico, como una plataforma oceánica, atravesado por el trazo. Otro es el centro de masas, que es un centro de mayor diversidad del taxón analizado. En casos especialmente complejos, es posible emplear la información filogenética:

“La tarea de conectar el todo mediante ‘trazos’ puede ser excesivamente dificultosa, a menos que el flujo de afinidades del grupo en estudio sea perfectamente conocido.” (Croizat, 1958: 688).

Una vez que se han orientado los trazos individuales de diferentes taxones, se los compara entre sí con el objeto de determinar, a través de su coincidencia, trazos generalizados. Los trazos generalizados representan biotas ancestrales, ampliamente distribuidas en el pasado en las áreas involucradas, y fragmentadas luego por eventos geotectónicos (Craw, 1988a, b; Morrone y Crisci, 1995).

Si dos o más trazos generalizados convergen en una misma área, ésta se identifica como un nodo, es decir un área compleja, donde se encuentran distintos ‘mundos’ geológicos o bióticos (Morrone y Crisci, 1990).

Croizat (1958) descubrió que los trazos generalizados

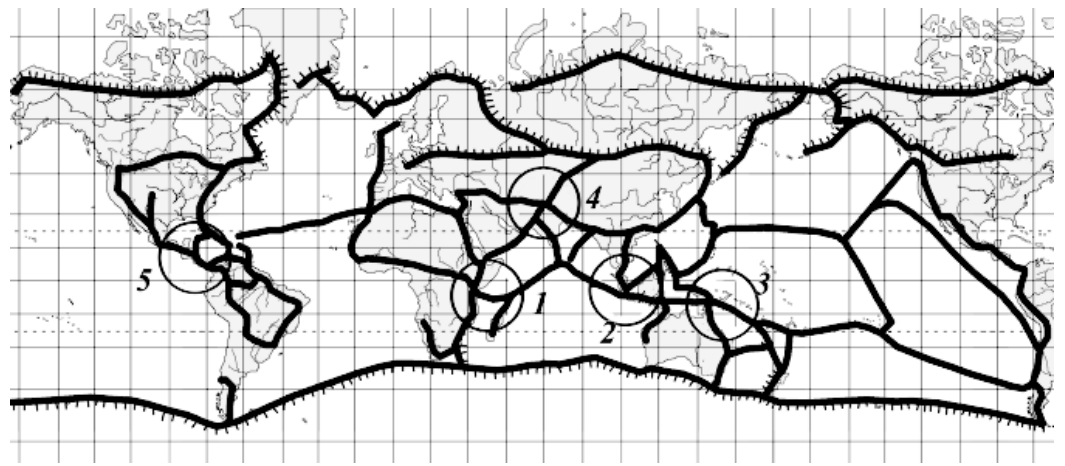


Figura 3. Principales trazos generalizados y nodos hallados por Croizat (Modificado de Croizat, 1958: 1018). Los trazos conectan distintas partes de los continentes a través de los océanos; América está representada dos veces para mostrar la importancia que poseen los océanos Atlántico y Pacífico en la conformación de su biota.

principales no correspondían con las configuraciones actuales de los continentes (Figura 3), por lo que considero que las regiones biogeográficas clásicas no representaban unidades naturales.

En varias contribuciones, Croizat puso en duda las ideas de la deriva continental de Wegener, básicamente porque contradecía muchas de las distribuciones que él había observado, sobre todo de taxones situados en los márgenes del océano Pacífico. Esto no significa, sin embargo, que Croizat creyera que los continentes eran fijos e inmutables. Por ejemplo, al tratar de explicar los patrones de distribución de los géneros *Drosera* y *Halenia* (Croizat, 1961: 79-80), Croizat consideró la posibilidad de que en algún momento del pasado geotectónico el continente americano hubiera estado compuesto por dos partes, una occidental y otra oriental (Figura 4). Pese a que ello contradice las ideas actuales de tectónica de placas, podría encontrar soporte en algunas de las teorías sobre ‘terranos’ alóctonos que se han propuesto (por ejemplo, Nur y Ben-Avraham, 1980). Croizat (1983: 170) afirmó:

“Esa ‘zoogeography’ trata de hacer razón de la evolución del pasado geológico apelando al mapa geográfico de hoy, sin reparar en que la

topografía y geografía han variado continuamente, y que los montes y los mares se han levantado o abierto bajo las raíces y las patas de formas vegetales y animales que figuran como los progenitores inmediatos de las de hoy en día.”

Reacciones Ante Croizat y su Obra

Si bien algunas de las autoridades del dispersalismo conocieron la obra de Croizat, deliberadamente evitaron mencionarla, aunque durante un breve periodo Simpson llegó a mantener correspondencia con Croizat (correspondencia que Simpson interrumpió abruptamente). Ernst Mayr eligió denigrar la obra de Croizat:

“Ni Simpson o alguna otra persona ha afectado mi tratamiento de Croizat, mas que su estilo y metodología totalmente anticientíficos. El tiempo es muy corto para argumentar con autores de este tipo y uno no puede simplemente referirse a Croizat sin un análisis detallado. Yo estoy preparado para ser criticado por ello, pero cualquier científico tiene que decidir donde traza la línea.” (Mayr, según Nelson, 1977: 452).

Croizat, por su parte, expresó siempre del modo más franco su disconformidad con los autores dispersalistas:

“El lector del presente artículo puede censurarme por litioso, violento, osado, etc. y rechazar de plano mis puntos de vista. Todo eso carece de importancia. Lo verdaderamente importante es a mi manera de entender, que el lector sepa que yo entiendo la biogeografía como una ciencia biológica fundamental tanto en relación con la biología como la geología, sin ‘centro de origen’, ‘medios de transporte’ y ‘emigraciones’ al estilo de Darwin, quien sigue siendo el Dios a quien Mayr, Darlington, Simpson, etc. etc. todavía queman incienso y van cantando alabanzas. No cabe duda de que las obras de estos autores son a menudo informativas y merecen como tales ser ojeadas y consultadas. A título de tratados, manuales, etc. de BIOGEOGRAFÍA no merecen sin embargo la atención.” (Croizat, 1983: 174). (Mayúsculas en el original).

“Me atrevo a preguntar cuál podría ser el significado biogeográfico y científico y el valor de un enunciado como, por ejemplo, los Marsupialia ‘migraron’ en alguna época desconocida con algún centro hipotético (¿Patagonia?, ¿Canadá?, ¿Nueva Guinea?, ¿Tasmania?, etc.) usando sus patas como medios de dispersión/distribución. Si Mayr realmente cree que cuestiones académicas de este tipo, y la

erupción de teorías, adivinanzas, parloteo, etc., que las mismas suscitan, constituyen una CIENCIA DE LA DISPERSIÓN, él está equivocado y se coloca a sí mismo fuera del campo de la ciencia concreta.” (Croizat, 1984: 65). (Mayúsculas en el original).

Sólo pocos autores, usualmente no vinculados con el ‘establishment’ dispersalista, habrían de referirse positivamente a Croizat. Entre ellos se cuentan Brundin, Kiriakoff y Corner. Según la opinión de este último:

“Ésta es la amplificación de los principios presentados por Croizat en su *Manual of Phytogeography* (1952), los cuales son mejorados y ampliados a la zoología. No la alabaré ni condenaré, pero sostengo que es la contribución más importante a la distribución de plantas y animales que haya aparecido.” (Corner, 1959: 237).

Croizat y el American Museum of Natural History

La conspiración de silencio y las difamaciones de los dispersalistas hicieron que Gary Nelson, Donn E. Rosen y Norman Platnick, del American Museum of Natural History, decidieran emprender una cruzada a favor de la panbiogeografía de Croizat. En 1973, cuando Nelson era editor de *Systematic Zoology*, invitó a Croizat a enviar un manuscrito sobre panbiogeografía (Gary Nelson, com. pers.). Varios de los expertos a quienes Nelson contactó se rehusaron a revisar el manuscrito, y de los que sí aceptaron, uno solo recomendó publicarlo tal cual estaba, mientras que 15 solicitaron modificaciones más o menos sustanciales y cuatro sugirieron rechazarlo (Hull, 1988). En general, los comentarios negativos se referían al particular estilo de redacción de Croizat, o al excesivo énfasis en criticar a sus oponentes, en lugar de presentar sus propias ideas. Notablemente, la mayoría de los revisores mostraron cierta curiosidad por las ideas de

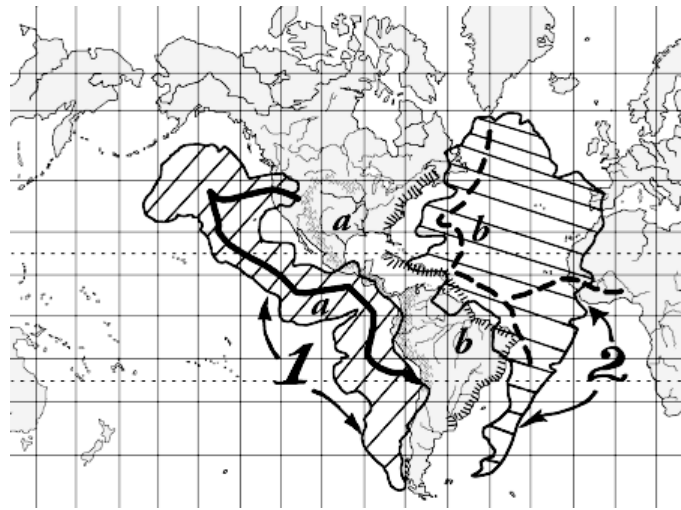


Figura 4. Distribución de los géneros *Halenia* (a) y *Drosera* (b), en dos mitades (1 y 2) del continente americano (Modificado de Croizat, 1961: 79).

Croizat, aunque preferirían una presentación más concisa de sus ideas. Entre los comentarios de quienes declinaron revisar el trabajo, el que más molestó a Nelson fue el de Simpson:

“El estudio de la voluminosa obra de Croizat me ha convencido que él es un miembro del círculo de los lunáticos. Por ello no puedo hacer una revisión objetiva y sería desleal que actuara como revisor.” (Simpson, según Nelson, 1977: 451).

Nelson envió a Croizat su manuscrito con las sugerencias de los revisores y pronto recibió la versión corregida. Ésta, sin embargo, tampoco satisfizo a los revisores. Decidido a llevar las cosas al límite, Nelson escribió a Croizat para sugerirle que él y Rosen revisaran el manuscrito y se hicieran coautores del mismo. Rechazar un trabajo de Croizat en coautoría con dos investigadores de una de las instituciones científicas más prestigiosas del mundo, uno el editor del *Systematic Zoology* y el otro el presidente de la sociedad que editaba la revista, iba a resultar muy difícil. Croizat accedió y Nelson y Rosen realizaron tres modificaciones importantes al manuscrito original de Croizat: agregaron una sección in-

troductoria, numerosas citas a pie de página y una discusión de los principios filogenéticos (Hull, 1988). El trabajo finalmente salió publicado en 1974 (Croizat *et al.*, 1974).

Pese a la resistencia que concitaba la figura de Croizat, otros miembros del American Museum comenzaron a interesarse en su obra. En 1973, McKenna y Rosen propusieron que Croizat fuera hecho miembro correspondiente del mismo. Varios de los miembros del Museo se opusieron del modo más vehemente; uno de ellos le escribió al presidente del Consejo del Museo para objetar la candidatura de Croizat, expresando que Croizat era “una de las parodias más estrambóticas de un científico de este o cualquier otro tiempo” (Hull, 1988: 308). La razón principal del rechazo era una carta que Croizat había dirigido al director del Museo unos años antes, deplorando la calidad de un trabajo publicado en el *Bulletin* del mismo; este trabajo (Mayr y Phelps, 1967), se refería a las aves de los tepuis de Venezuela y no incluía a Croizat en sus referencias (Platnick y Nelson, 1988).

Unos años más tarde, en mayo de 1979, el Grupo de Discusión del American

Museum decidió organizar un simposio sobre biogeografía, como homenaje a Croizat (Platnick y Nelson, 1988). Este evento tuvo gran publicidad, ya que se esperaba que dos grupos opuestos de biogeógrafos, dispersalistas y vicariancistas, iban a enfrentarse frontalmente. Por ello, un reportero de la revista *New Yorker* se hizo presente. Luego de entrevistar a varios de los participantes, éste escribió una nota, donde se aseguraba que la biogeografía de la vicarianza se habría originado a partir de un ‘botánico aficionado, venezolano y adinerado’. Al leer esto, Croizat se enfureció y escribió una carta a la revista pidiendo una rectificación (Hull, 1988).

Más tarde, cuando Virginia Ferris publicó en *Systematic Zoology* un comentario acerca del simposio (Ferris, 1980), observó que el trabajo de Croizat fue leído cerca del final del evento y que si hubiera sido leído antes, quizás muchas de las discusiones habrían tomado otro cariz. Al leer esto, Croizat se enfureció aún más. Para él estaba claro que existía una conspiración de Nelson, Rosen y Platnick para confundir su panbiogeografía con la biogeografía de la vicarianza que ellos propugnaban. Rosen, Nelson, Platnick y Ferris le escribieron a Croizat para disculparse, pero él continuó distanciado (Hull, 1988).

La aparición del libro de Nelson y Platnick (1981) habría de ser el punto culminante en la disputa. Según estos autores, ellos habrían sintetizado las ideas de Croizat con las de Hennig y Popper. La asociación con la sistemática filogenética de Hennig era algo que a Croizat le resultaba intolerable, ya que poco tiempo antes había ‘denunciado’ a Hennig por considerar que éste había plagiado las ideas de D. Rosa (Croizat, 1978).

Poco tiempo después, Sadie Coats, en ese entonces esposa de Nelson, le escribió a Croizat para solicitarle el permiso de visitarlo cuando ambos es-

tuvieran de colecta en Venezuela. Croizat respondió: "Usted es bienvenida en mi hogar en cualquier momento y por el tiempo que desee, pero él no será admitido" (Hull, 1988: 197). Cuando finalmente ella lo visitó, Croizat le comentó su disgusto por verse asociado con Hennig, quien según él era nazi, ya que había pertenecido al ejército alemán (Gary Nelson, com. pers.).

En una de sus últimas contribuciones (Croizat, 1982) habría de referirse a sus diferencias con los vicariancistas de New York: "Bajo el inadecuado nombre de 'biogeografía de la vicarianza' se confunden hoy en día dos ramas muy diferentes del pensamiento y la praxis, que son la *Panbiogeografía* de León Croizat y la '*Biogeografía de la Vicarianza*', que tiene por principal autor y promotor a Gary Nelson... La *Panbiogeografía* (1952-1982) de Croizat es un método, la *Biogeografía de la Vicarianza* de Nelson una teoría. La primera básicamente consiste en un modo de investigación totalmente empírico y estadístico de los registros vivientes y fósiles de la distribución geográfica de plantas y animales, dirigido a establecer las coordenadas de tiempo y espacio presentes en la evolución orgánica..." Croizat (1982: 299-300) (Itálicas en el original).

Panbiogeografía y Biogeografía Cladística

El grupo del American Museum asoció el concepto de trazo de Croizat con el método de la sistemática filogenética de W. Hennig (1950, 1966), creando la biogeografía cladística o de la vicarianza (Nelson, 1969, 1973, 1974, 1978, 1983; Rosen, 1976, 1978; Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981). La biogeografía cladística asume una correspondencia entre relaciones taxonómicas y relaciones entre áreas. Si se comparan los cladogramas de áreas derivadas de los cladogramas taxonómicos de diferentes grupos de plantas y

animales de una cierta región, se reconoce el patrón general de fragmentación de las áreas involucradas (Morrone y Crisci, 1995).

El 'Opus magnum' de la biogeografía cladística es '*Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*' (Nelson y Platnick, 1981), en cuyo prólogo sus autores señalan: "Los puntos de vista presentados en este volumen se basan en el trabajo de dos biólogos, el fallecido Willi Hennig, autor de un libro de 1966 llamado *Phylogenetic Systematics*, y León Croizat, autor de un libro de 1964 llamado *Space, time, form: The biological synthesis*, y en los escritos de un filósofo de la ciencias, Sir Karl Popper. Hennig y Croizat no encontraron sus trabajos particularmente compatibles (Hennig nunca citó a Croizat, y Croizat publicó comentarios negativos acerca de Hennig), y ninguno de los dos indicó interés alguno en los puntos de vista de Popper o los citó como especialmente compatibles con los suyos.

Sin embargo, Hennig y Croizat han hecho contribuciones sustanciales (y sustancialmente similares) al (1) señalar las insuficiencias mayores de algunos métodos convencionales de la sistemática y la biogeografía, respectivamente, y (2) sugerir métodos significativamente mejorados para esos campos. Nosotros creemos que las contribuciones de Hennig y Croizat pueden ser fácilmente (y fructíferamente) entendidas en el contexto de los puntos de vista de Popper acerca de la naturaleza y crecimiento del conocimiento científico, y que las ideas de estos tres hombres son ampliamente compatibles." (Nelson y Platnick, 1981: ix). (Itálicas en el original).

Unos años más tarde, varios biólogos neozelandeses retomaron las ideas originales de Croizat (Craw, 1979, 1984a, 1985; Craw y Gibbs, 1984; Heads, 1986; Grehan, 1988, 1989). No habría de pasar mucho tiempo para que los parti-

darios de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística iniciaran un amplio debate acerca de los valores relativos de ambos enfoques (Craw, 1982, 1983, 1988a, b; Croizat, 1982; Craw y Weston, 1984; Seberg, 1986; Page, 1987; Craw y Page, 1988; Platnick y Nelson, 1988; Humphries y Seberg, 1989). La obra recientemente publicada por Craw *et al.* (1999) constituye un excelente resumen de la teoría y práctica de la panbiogeografía.

El consenso actual considera que la panbiogeografía y la biogeografía cladística son dos 'paradigmas' o 'programas de investigación' diferentes (Craw, 1982; Craw y Weston, 1984; Morrone y Crisci, 1990, 1995; Espinosa y Llorente, 1993; Colacino, 1997; Craw *et al.*, 1999). Una de las diferencias más importantes se relaciona con la relación entre espacio y forma (Craw, 1982; Colacino, 1997). En la panbiogeografía, se asume que "vida y tierra evolucionan juntas", es decir que la vicarianza es el cambio en el espacio. En la biogeografía cladística, por el contrario, esta relación se invierte, y son las hipótesis sobre la forma (expresadas mediante cladogramas) las que preceden a los planteos sobre el espacio (Nelson y Platnick, 1981). Craw y Weston (1984) sostuvieron que la panbiogeografía y la biogeografía cladística son dos programas de investigación (en el sentido de I. Lakatos) progresivos. Revisores más recientes coinciden en señalar el valor del enfoque panbiogeográfico (Keast, 1991; Holloway, 1992; Morrone, 1992, 1993; Zunino, 1992; Espinosa y Llorente, 1993; Morrone y Crisci, 1995; Colacino, 1997).

Leyendo a Croizat

Por un largo tiempo, la obra de Croizat convocó exclusivamente a los miembros de una suerte de cofradía, que aprendieron a leerlo y apreciarlo, descubriendo su clave para revolucionar la biología. Recientemente, sin embargo,

ha surgido una mayor aceptación de sus ideas, lo que se demuestra en el número y variedad de trabajos de índole panbiogeográfica que se publican. Más que aceptar los argumentos de sus exégetas, creo que el mejor modo de conocer su original pensamiento es acercarse directamente a su obra. Quizás ésta no sea una tarea simple, debido a su particular estilo, pero podría ayudar si consideramos a Croizat como un maestro, siempre que asignemos a la función docente rasgos especiales, acaso subversivos. Sus contribuciones, entonces, serán lugares de tránsito y discusión, a veces oscuros, otras claros y lúcidos, pero siempre interesantes, donde podremos hallar su singular mirada nueva, dirigida a viejos problemas.

Creo que las siguientes líneas, que Croizat escribió a Robin Craw unos meses antes de morir, sirvan como resumen de toda su pasión:

"De hecho he vivido y trabajado a mi gusto, tanto en arte como en ciencia. ¿Qué más podría desear un hombre? El conocimiento ha sido siempre mi objetivo. Es mucho lo que dejaré sin hacer... pero tuve al menos el privilegio de dejar algo para que el mundo utilice, si así lo desea... Como dijo el poeta latino, dejaré la mesa de los vivos como un huésped que comió hasta saciarse. Si hubiera otra vida para vivir, seguramente no la desperdiciaría. Pero, como esto no puede ser, ¿por qué quejarse?". (Croizat, *in litt.*, según Craw, 1984b: 7).

AGRADECIMIENTOS

A John Grehan, Gary Nelson, Norm Platnick y Ángel Vilorio por proporcionarme valiosos datos. A John Grehan por facilitarme la fotografía de Croizat que ilustra este trabajo. A Adrián Fortino, Layla Michán, Irina Podgorny, Sergio Roig-Juñent y Ángel Vilorio por los comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

- Colacino C (1997) Léon Croizat's biogeography and macroevolution, or... "out of nothing, nothing comes". *Philipp. Scient.* 34: 73-88.
- Corner EJJ (1959) "Panbiogeography". *New Phytol.* 58: 237-238.
- Craw RC (1979) Generalized tracks and dispersal in biogeography: A response to R. M. McDowall. *Syst. Zool.* 28: 99-107.
- Craw RC (1982) Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.* 31: 304-316.
- Craw RC (1983) Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Syst. Zool.* 32: 431-438.
- Craw RC (1984a) Leon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation. *Tuatara* 27: 8-13.
- Craw RC (1984b) Never a serious scientist: The life of Leon Croizat. *Tuatara* 27: 5-7.
- Craw RC (1985) Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: Panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 23: 1-10.
- Craw RC (1988a) Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.* 37: 291-310.
- Craw RC (1988b) Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography. En: *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. AA Myers y PS Giller (eds.), Chapman & Hall, Londres y New York, pp. 405-435.
- Craw RC y GW Gibbs (1984) Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis. *Tuatara* 27: 1-75.
- Craw RC, JR Grehan y MJ Heads (1999) Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford Biogeography series 11, New York y Oxford.
- Craw RC y R Page (1988) Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography. En: *Evolutionary processes and metaphors*. MW Ho y SW Fox (eds.), John Wiley and Sons, New York. pp. 163-189.
- Craw RC y P Weston (1984) Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.* 33: 1-33.
- Croizat L (1952) *Manual of phyto-geography*. Junk's Gravenhage, La Haya.
- Croizat L (1958) *Panbiogeography*. Vols. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat L (1961) *Principia botanica or beginnings of botany* (with sketches by the author). Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat L (1964) *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat L (1973) La "panbiogeographia" in breve. *Webbia* 28: 189-226.
- Croizat L (1975) Relación de las guerras de Aníbal y Roma, 218-202 a. C. Ministerio de Defensa, Caracas.
- Croizat L (1976) Biogeografía analítica y sintética ('panbiogeografía') de las Américas. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- Croizat L (1978) Hennig (1966) entre Rosa (1918) y Lovtrup (1977): Medio siglo de sistemática filogenética. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. Nat. (Caracas)* 38: 59-147.
- Croizat L (1981) El océano Pacífico en la prehistoria de las Américas. I. P. Publicaciones, Caracas.
- Croizat L (1982) Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: A clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- Croizat L (1983) La biogeografía desde mi punto de vista. *Zoología Neotropical, Actas VIII Cong. Latinoam. Zool. (Caracas)* 1: 165-175.
- Croizat L (1984) Mayr vs Croizat: Croizat vs Mayr: An enquiry. En: *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica: Search for a novel biological synthesis*. RC Craw y GW Gibbs (eds), *Tuatara* 27, pp. 49-66.
- Croizat L, G Nelson y DE Rosen (1974) Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- Croizat VJ (1997) *Journey among warriors: The memoirs of a marine*. White Mane Publishing Company, Inc., Shippensburg.
- Darwin CR (1859) *The origin of species*. John Murray, Londres.
- Espinosa D y J Llorente (1993) Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Ferris VR (1980) A science in search of a paradigm? Review of the symposium "Vicariance biogeography: A critique". *Syst. Zool.* 29: 67-76.
- Grehan JR (1988) Panbiogeography: Evolution in space and time. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 469-498.
- Grehan JR (1989) New Zealand panbiogeography: Past, present, and future. *New Zealand J. Zool.* 16: 513-525.
- Heads M (1984) Principia Botanica: Croizat's contribution to botany. *Tuatara* 27: 26-48.
- Heads MJ (1986) A panbiogeographic analysis of Auckland islands archipelago. En: RD Archibald (ed.), *The Lepidoptera, bryophytes, and panbiogeography of Auckland islands*, New Zealand Entomological Society, Dunedin, pp. 30-44.
- Heads M y RC Craw (1984) Bibliography of the scientific work of Leon Croizat, 1932-1982. *Tuatara* 27: 67-75.
- Hennig W (1950) Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig W (1966) Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Holloway JD (1992) Croizat's panbiogeography: A New Zealand perspective. *J. Biogeogr.* 19: 233-238.
- Hull DL (1988) Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual development of science. University of Chicago Press, Chicago.
- Humphries CJ y O Seberg (1989) Graphs and generalized tracks: Some comments on method. *Syst. Zool.* 38: 69-76.
- Keast A (1991) Panbiogeography: Then and now. *Quart. Rev. Biol.* 66: 467-472.
- Mayr E y WH Phelps, Jr. (1967) The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 136: 269-328.
- Morrone JJ (1992) De la diversa panbiogeografía. *Physis (Buenos Aires) C*, 47: 54.
- Morrone JJ (1993) Beyond binary oppositions. *Cladistics* 9: 437-438.
- Morrone JJ y JV Crisci (1990) Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol. (Bogotá)* 4: 119-140.
- Morrone JJ y JV Crisci (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Nelson G (1969) The problem of historical biogeography. *Syst. Zool.* 18: 243-246.
- Nelson G (1973) Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22: 312-320.
- Nelson G (1974) Historical biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.* 23: 555-558.
- Nelson G (1977) Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas by L. Croizat (1976). *Syst. Zool.* 26: 449-452.
- Nelson G (1978) From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11: 269-305.
- Nelson G (1983) Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future. En: *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*. Sims *et al.*, (eds.), Academic Press, Londres y New York, pp. 469-492.
- Nelson G y NI Platnick (1981) Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nur A y Z Ben-Avraham (1980) Lost Pacifica continent: A mobilistic speculation. En: *Vicariance biogeography: A critique*. DE Rosen y G Nelson (eds.), Columbia University Press, New York, pp. 341-358.
- Page RDM (1987) Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1-17.
- Platnick NI y G Nelson (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.* 27: 1-16.
- Platnick NI y G Nelson (1988) Spanning tree biogeography: Shortcut, detour or dead-end? *Syst. Zool.* 37: 410-419.
- Rosen DE (1974) Space, time, form: The biological synthesis. *Syst. Zool.* 23: 288-290.
- Rosen DE (1976) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.
- Rosen DE (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.
- Rosen DE (1980) Introduction. En: *Vicariance biogeography: A critique*. DE Rosen y G Nelson (eds.), Columbia University Press, New York, pp. 1-5.
- Seberg O (1986) A critique of the theory and methods of Panbiogeography. *Syst. Zool.* 35: 369-380.
- Zunino M (1992) Per rileggere Croizat. *Biogeographia* 16: 11-23.