

CICLOS DE TAXONES EN LA AVIFAUNA DE LAS ANTIILLAS MENORES¹

R. E. Ricklefs^{2,3} y E. Bermingham³

¹ Reimpreso con la autorización correspondiente del autor o casa editora: Taxon cycles in the Lesser Antillean avifauna. pp. 49-59. In: N. J. Adams and R. H. Slotow, eds. *Proceedings of 22th International Ornithology Congress*, Durban. *Ostrich* 70(1), 1999.

² Departamento de Biología, University of Missouri-St. Louis, 8001 Natural Bridge Road, St. Louis, MO 63121-4499, USA; e-mail: ricklefs@jimx.unsl.edu.

³ Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, República de Panamá; e-mail: eb@si.edu.

Los patrones de diferenciación taxonómica y distribución geográfica de las aves de las Indias Occidentales sugieren que los taxones pueden pasar por fases de incremento y decremento en su distribución geográfica. Estas secuencias se conocen como ciclos de taxones. Aunque con frecuencia, la disminución puede conducir a la extinción, nuevas fases de expansión acompañadas de un aumento, o un cambio, de distribución también son posibles. El ciclo de taxones es una hipótesis histórica, pero anteriormente, su existencia se deducía a partir de evidencia contemporánea indirecta. Los estudios moleculares de las aves terrestres de las Indias Occidentales, actualmente proporcionan la edad relativa de los taxones, según la diferenciación genética de las poblaciones de las islas. Estos estimativos de edad confirman que las poblaciones más antiguas tienden a presentar distribuciones geográficas y ecológicas restringidas. El hecho de que la ecología y la geografía se encuentren fuertemente correlacionadas con la edad en todos los taxones, también sugiere que el tiempo para los cambios evolutivos durante el ciclo de taxones es relativamente consistente entre las poblaciones que evolucionan en forma independiente. Debido a que los taxones jóvenes en las Indias Occidentales tienen una distribución continua, las brechas en la distribución de los taxones más antiguos indican la extinción de las poblaciones en las islas. Con esta premisa como punto de partida, se pueden calcular tasas de extinción exponencial cercanas al 50% por millón de años para las poblaciones de las islas de las Antillas Menores; lo que indica una vida promedio de dos millones de años. El tiempo relativo de las fases de expansión sugiere que la dinámica cíclica de la población no es provocada por factores extrínsecos, tales como cambios de clima y cambios relacionados en el hábitat durante los ciclos glaciales en forma alterna estos ciclos podrían ser intrínsecos, quizás causados por retrasos en las respuestas evolutivas de las poblaciones de hospederos y parásitos. Esto se deduce de las variaciones observadas en la prevalencia de parásitos de la sangre en las poblaciones de la misma especie en las islas. El concepto del ciclo de taxones constituye un paradigma útil para comprender las variaciones en la distribución geográfica, la distribución ecológica, y la vulnerabilidad a la extinción entre las especies.

INTRODUCCIÓN

Algunas ideas son tan atractivas, que surgen una y otra vez, a pesar de haber sido consideradas y rechazadas por generaciones anteriores de biólogos. Una de estas ideas consiste en que el organismo proporciona una analogía muy útil para comprender el funcionamiento de sistemas biológicos más amplios, incluyan poblaciones, linajes evolutivos y comunidades ecológicas. Por ejemplo, muchos biólogos han considerado la idea de que los linajes evolutivos, bien sean éstos poblaciones o grandes grupos monofiléticos progresan por una secuencia de etapas de vida, tal como el indi-

viduo avanza de la juventud a la madurez y luego a la senectud. Esta idea era más aceptada hace 50 años, que ahora. En un capítulo sobre 'Senectud de las especies' en su libro, *Fundamentos de la geografía de las plantas (Foundations of Plant Geography)* (1944), el botánico S. A. Cain, comienza: "El concepto de que ciertas especies son senescentes se ha diseminado en la taxonomía y la geografía de las plantas. Las poblaciones de esta clase son llamadas ancianas, débiles, conservadoras, y no agresivas, mientras que otras especies han sido caracterizadas como jóvenes, fuertes, competitivas, dominantes y vigorosas". Con frecuencia, las especies que son parientas cercanas, pueden

presentar grandes diferencias en su distribución y abundancia; el estudio de estas diferencias forma parte de lo que hoy día se conoce como 'macroecología' (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995). Resulta tentador conceptualizar que los patrones de distribución y abundancia son etapas de la historia de la vida de un taxón y comparar la contracción de una especie hasta la senectud.

A la idea de la senectud de las especies no le ha ido bien. Es claro que las analogías de organismos, aplicadas a los sistemas biológicos mayores, resultan inapropiadas en muchos aspectos. Respecto al tema de la senectud de las especies, a diferencia de los organismos, las poblaciones se rejuvenecen en forma continua con la muerte y la reposición de individuos. Además, a diferencia de los organismos, las poblaciones carecen de un 'soma' fijo de desarrollo, equivalente a nuestro cuerpo, que sufra un decaimiento fisiológico intrínseco (Rose, 1991). En efecto, nuestra preocupación por los cambios climáticos, la destrucción del hábitat y la extinción antropogénica nos hace pensar que las especies y las poblaciones se encuentran a merced del ambiente. En su mayoría, los ecólogos creen que los cambios les son impuestos a las poblaciones desde fuera.

No obstante, aquí sugerimos que la analogía de los organismos contiene un grano de verdad y que ofrece formas alternas de ver los cambios poblacionales en el tiempo y en el espacio. El nacimiento de un individuo se relaciona con su desarrollo a partir de una sola célula, o de un número reducido de células, en los casos de reproducción por gemación y reproducción vegetativa. El nacimiento de un nuevo linaje se ha relacionado con eventos genéticos de formación semejante. Un modelo de este proceso es la especiación peripátrica, mediante la cual se cree que nuevas especies surgen de la formación de aislados periféricos reducidos (Mayr, 1963; Bush, 1975). Este proceso se ha relacionado con traumas del nacimiento, tales como la 'revolución genética' (Mayr, 1963; Gould y Eldredge, 1977) y la 'evolución punteada' (Eldredge y Gould, 1972; Stanley, 1979). En cada caso, el 'nacimiento' de una población está acompañado de cambios genéticos sustanciales.

Por definición, el envejecimiento exige la existencia de un soma, que es lo que nuestro linaje genético utiliza para reproducirse. El soma envejece, debido a que acumula daños irreparables y estos daños con el tiempo conducen a la muerte (Finch, 1990). Por consiguiente: ¿cómo se podría pensar que una población posea un soma? Los individuos nacen y mueren cons-

tantemente, y así se renueva la presencia física de la población. Sin embargo, lo que no cambia con tanta rapidez es la reserva genética de la población. Las respuestas evolutivas son relativamente lentas bajo cualquiera circunstancia y requieren de la muerte selectiva de individuos de muchas poblaciones para poder reponer totalmente un alelo (Haldane, 1957). Se incorpora inercia adicional en el sistema genético mediante mutaciones beneficiosas infrecuentes y mediante interacciones estabilizadoras de los genes en lo que se ha llamado 'coadaptación' (Hartl y Clark, 1997). Confrontando esta inercia, está un ambiente que cambia rápidamente, no tanto en el sentido de cambios físicos, como en la evolución de las estrategias genéticas de los enemigos y otros antagonistas (Van Valen, 1973; Hamilton, 1991). Aunque una mutación benéfica espontánea podría producir la expansión de una población y el nacimiento de nuevas poblaciones, la reserva genética permanece relativamente estancada y comienza a acumular una carga antievolutiva impuesta por otros linajes que evolucionan. Esto podría conducir a la extinción, a menos que apareciese alguna otra innovación genética.

EL CONCEPTO DEL CICLO DEL TAXÓN

Aunque esta es una bonita historia, ¿tendrá alguna relación con la naturaleza? La extinción misma es difícil de estudiar, debido a su naturaleza transitoria. Para evaluar los cambios en las poblaciones, respecto de la edad, se deberían comparar las poblaciones jóvenes con las más antiguas. La clave reside en la capacidad para calcular la edad. Otra suposición crítica consiste en que cualquier curso de cambio sea lo suficientemente homogéneo entre taxones para que la edad tenga algún significado biológico generalizado y aparezca como efecto estadístico constante.

En 1972, R. E. Ricklefs y G. W. Cox publicaron un trabajo bajo el título 'Taxon cycles in the West Indian avifauna' (Ciclos de los taxones en la avifauna de las Indias Occidentales). En ese trabajo, sugirieron que se les podrían asignar edades relativas a los taxones con base en su distribución geográfica, y en la diferenciación taxonómica entre las poblaciones de las islas. Mediante una escala de edades relativas, prosiguieron a demostrar que con mayor edad, las poblaciones mostraban distribución restringida de hábitat, y que la probabilidad de extinción aumentaba. A continuación, presentamos un breve recuento de la lógica

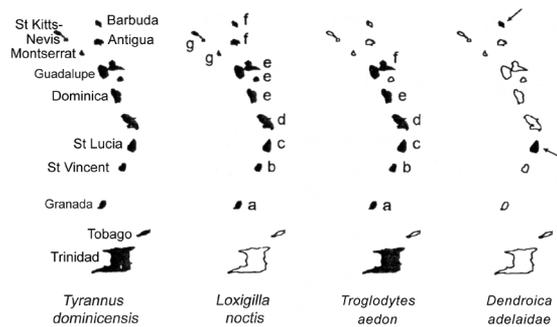


Figura 1. Distribuciones representativas de aves terrestres no rapaces en las principales islas de las Antillas Menores, en Tobago y en la masa terrestre continental de Trinidad. Las letras adyacentes a las poblaciones de *Loxigilla noctis* y *Troglodytes aedon* de las islas de las Antillas Menores indican las subespecies nombradas. Las poblaciones de *Dendroica adelaidae* en Sta. Lucía y Barbuda, también se encuentran fuertemente diferenciadas. *Tyrannus dominicensis* se encuentra en todas las Indias Occidentales; *Dendroica adelaidae* también se encuentra en Puerto Rico.

del ciclo de taxón. Nos limitaremos a las Antillas Menores, puesto que el trabajo reciente que se describe a continuación, se ha centrado en esa región. Primero, veámos algo sobre las islas.

Las Antillas Menores consisten en un arco de islas altas de origen volcánico que se extiende desde la costa norte de Sudamérica hacia el norte hasta las Antillas Mayores (Donnelly, 1989). Por fuera del arco volcánico se encuentran varias islas bajas compuestas de sedimentos marinos elevados. La edad de las islas no se ha establecido en forma definitiva, pero la lava se ha fechado en más de 20 millones de años, varias veces más antigua que la avifauna contemporánea. Antes de que las Antillas Menores surgieran había una cadena más antigua de islas hacia el occidente, ahora representada en el Filo submarino Aves. La mayoría de las islas se encuentran separadas por canales profundos y es probable que jamás hayan tenido conexiones terrestres, pero con frecuencia, la isla más próxima es visible desde la costa de otra. Aunque el clima de las Antillas Menores es templado y la vegetación tropical, la región resulta afectada periódicamente por huracanes, algunos de proporciones gigantescas; al menos cuatro islas han experimentado actividad volcánica durante este siglo, incluyendo el volcán activo en Montserrat (Equipo del Observatorio de Volcanes de Montserrat, 1997). Se presume que durante los períodos glaciales, los climas eran más frescos y más secos (Hooghiem-

stra, 1989; Bush y otros, 1990), aunque el efecto de los ciclos glaciales del pleistoceno sobre la vegetación de las Antillas Menores aún no ha sido estudiado.

Las especies de las Antillas Menores presentan patrones característicos de distribución geográfica y de diferenciación taxonómica, generalmente subespecífica (Figura 1). Las diferencias subespecíficas consisten más que todo en el tamaño y las características del plumaje. En muchos casos, las diferencias entre las poblaciones son notorias. *Tyrannus dominicensis* es representativo de las especies ampliamente distribuidas y no diferenciadas dentro de las Antillas Menores. El ave endémica *Loxigilla noctis* se encuentra también ampliamente distribuido en las Antillas Menores, pero tiene varias subespecies bien definidas. Las poblaciones isleñas de *Troglodytes aedon* y de *Dendroica adelaidae* también se encuentran taxonómicamente diferenciados; además estas especies son de distribución restringida dentro de las Antillas Menores. Cuando menos, dos poblaciones de *Troglodytes aedon* han desaparecido en este siglo (Bond, 1956), probablemente debido a la depredación por la mangosta, que fue introducida; esto ha creado una brecha en la distribución de la especie en Martinica. En el otro extremo, varios taxones, tales como *Melanospiza richardsoni* y *Catheropeza bishopi*, aparecen en una sola isla.

Ricklefs y Cox (1972) ubicaron cada especie antillana en una categoría definida sólo según su distribución y su diferenciación taxonómica (Cuadro 1). Con el concepto del ciclo del taxón desarrollado por E. O. Wilson (1961) como punto de partida, parecía que estos patrones de distribución y diferenciación taxonómica podrían ordenarse en una serie temporal de etapas de ciclos de taxones. La lógica de la secuencia temporal es la siguiente (Figura 2): debido a que ningún taxón no diferenciado muestra brechas en su distribución, la etapa 3 sólo pudo derivarse de la etapa 1 por la diferenciación (etapa 2) seguida por la extinción

Cuadro 1. Criterios para asignar las especies a las etapas del ciclo del taxón, según Ricklefs y Cox (1972).

Etapa	Diferenciación taxonómica	Distribución geográfica
1	Ninguno	Ampliamente distribuidas
2	Diferenciadas	Ampliamente distribuidas
3	Diferenciadas	Fragmentadas
4	Endémicas	Una sola isla

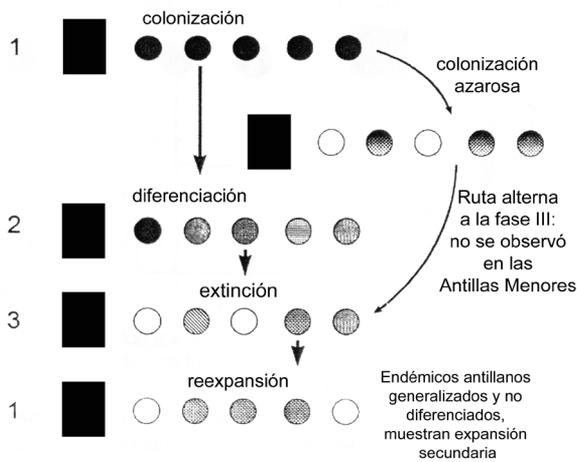


Figura 2. Diagrama del avance de las especies desde la etapa 1 hasta la etapa 3 y regreso a la etapa 1 del ciclo del taxón. Como ninguna de las especies en las Antillas Menores con una distribución fragmentada se encuentra taxonómicamente no-diferenciada, suponemos que la secuencia de la etapa 1 a la 3, incluye la diferenciación (etapa 2), seguida de la extinción de las poblaciones isleña. Si el movimiento entre las islas es frecuente, los taxones podrían permanecer en la etapa 1 sin avanzar por el ciclo. Una extinción posterior de las poblaciones isleñas podría convertir la etapa 3 en etapa 4 y con el tiempo llegar a la extinción global, si la fase de reexpansión no ocurre.

y no por alguna eventual colonización desde grandes distancias. Como la evolución paralela de las poblaciones de la isla no es probable, las especies de la etapa 1 sólo pudieron originarse por la colonización acelerada (comparada con la diferenciación) de origen único. Naturalmente, los taxones pudieron permanecer en la etapa 1 indefinidamente, mediante la migración continua entre las islas. Sin embargo, es poco probable que las especies endémicas de la etapa 1 se hayan mantenido por el flujo de genes durante períodos prolongados, pero de todos modos, se han diferenciado de sus antepasados continentales.

Wilson acuñó el término ‘ciclos del taxón’ en 1961, a partir de sus observación de las hormigas melanesias. Una parte clave de su concepto incluía los desplazamientos desde hábitats marginales hacia hábitats interiores, a medida que el ciclo avanzaba. Wilson creía que este movimiento podría estar impulsado, en parte, por la competencia, y que los taxones decadentes podrían reiniciar las fases de expansión. El movimiento de una especie por el ciclo del taxón reflejaba la expansión de la distribución, la diferenciación evolutiva entre las poblaciones de la isla y la extinción lo-

cal de las poblaciones de la isla, lo que creaba brechas dentro de la distribución. Con el tiempo, los taxones se extinguían totalmente o pasaban por una nueva fase de expansión de distribución para reiniciar el ciclo.

Si las etapas del ciclo del taxón representasen una secuencia temporal de taxones jóvenes a viejos, podríamos comenzar a investigar si las poblaciones cambian con la edad. Con este fin, George Cox se dirigió al campo para cuantificar la abundancia y la distribución de los hábitats de las aves en las islas de Jamaica, Saint Kits y Santa Lucía y en partes continentales de Trinidad y Panamá (Cox y Ricklefs, 1977). Estos datos mostraron que las especies en etapas avanzadas del ciclo del taxón tendían a tener menor amplitud de hábitats y menor densidad de población local en comparación con las especies que se encontraban en las etapas iniciales del ciclo (Ricklefs y Cox, 1978). Esto sugirió mayor especialización, habilidad de competencia disminuida y, quizás mayor vulnerabilidad a la extinción con la edad. Esto último ha sido demostrado en forma dramática con la cantidad de especies que se extinguieron en el pasado o de poblaciones de especies actualmente en peligro de extinguirse en cada una de las etapa del ciclo del taxón (Figura 3). Las aves de las

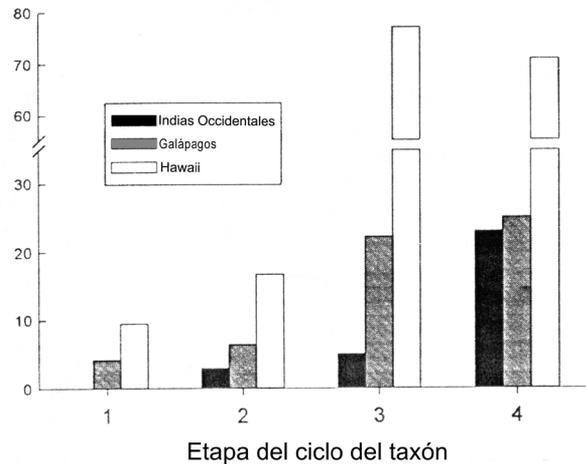


Figura 3. Porcentaje de las poblaciones isleñas extintas o en peligro de extinción, para taxones en cada etapa del ciclo del taxón en las Indias Occidentales, el archipiélago de Galápagos y las islas de Hawaii. Los datos de las Indias Occidentales provienen de Ricklefs y Cox (1972); los datos de las Galápagos y Hawaii fueron recopilados en la literatura por R. E. Ricklefs (*informe inédito*). La situación de muchas de las especies de Hawaii es incierta, debido a las extinciones ocasionadas por el hombre antes de que existiera la recolección científica en las islas. Sin embargo, el patrón respecto de la etapa del ciclo del taxón es firme y resiste diferentes interpretaciones de taxonomía y de distribución.

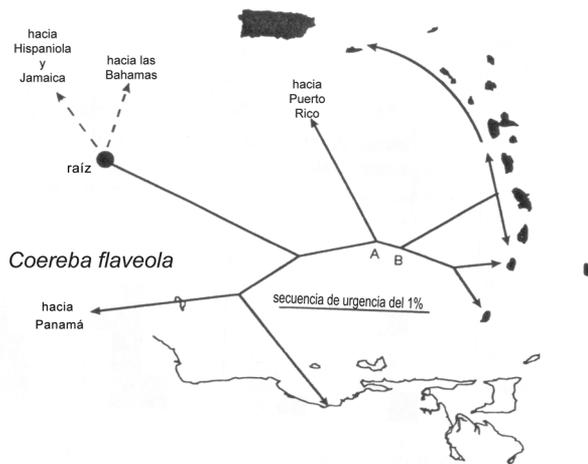


Figura 4. Filogeografía de *Coereba flaveola* en las Indias Occidentales. La raíz de la filogenia de los linajes de *C. flaveola* proviene de las Antillas Mayores y de las Bahamas. Es más probable que a *C. flaveola* colonizaran las Antillas Menores desde Puerto Rico. Dentro de las Antillas Menores, las islas de St. Vincent y Granada al sur, sean genéticamente diferentes. Al parecer hubo una expansión reciente desde Dominica hacia el norte de las Islas Vírgenes, que incluye un evento de fundación entre Dominica y Guadalupe. *Coereba flaveola* de Barbados la más oriental de las Antillas Menores, son parientes cercanos de los de Santa Lucía, más que los de St. Vincent. Los puntos A y B muestran la colonización propuesta de las Antillas Menores desde las Antillas Mayores y el comienzo de la fase de expansión que produjo las poblaciones contemporáneas en las Antillas Menores (Figura 5). Según Seutin y Bermingham, en revisión.

islas Galápagos y de las islas de Hawaii, han sufrido mucho más a causa de los humanos, que las de las Indias Occidentales; pero todos los tres grupos de islas muestran gran aumento de la vulnerabilidad de las especies en las etapas 3 y 4, comparadas con las especies en las etapas 1 y 2.

Ricklefs y Cox también propusieron un mecanismo de contra-adaptación evolutiva para impulsar el ciclo del taxón. Según éste, las especies podrían iniciar una fase de expansión posterior a la aparición de mutaciones genéticas que los capacitaran para evadir a los enemigos o bien, para incrementar la productividad de la población, lo que estimularía la dispersión de los individuos. Por consiguiente, la verisimilitud de invasión exitosa se encuentra íntimamente ligada a la productividad de la población de origen y depende menos del ajuste ecológico de los colonizadores al ambiente de la isla. El éxito de los nuevos colonos podría aumentar debido a los patógenos que los acompañan al invadir

una isla, y que se tornan virulentos en las poblaciones competidoras que residen allí. Llamamos esto ‘el efecto conquistador’. Sin embargo, con el tiempo, la biota de una isla, incluso los patógenos endémicos, evoluciona para explotar a estos nuevos colonizadores exitosos, al inducir un descenso de productividad y así reducir su capacidad de competencia, lo que produce el decaimiento ecológico con la edad. Por último, Ricklefs y Cox sugirieron que los ciclos del taxón son universales, pero son más evidentes en los archipiélagos. Es importante que el tamaño de las islas y las distancias entre ellas, se ajusten a las escalas apropiadas de dispersión y extinción, para que se produzcan patrones reconocibles como etapas de ciclos del taxón.

Sobra decir que estas ideas no fueron recibidas con entusiasmo general, ni fueron aplaudidas por los críticos. Ha habido considerable resistencia al concepto del ciclo del taxón en cada uno de los puntos que se han mencionado. Esta resistencia se ha centrado en cuestiones de edad, filogenia, taxonomía y biogeografía por un lado y en el papel de las respuestas evolutivas al determinar las relaciones ecológicas, por el otro (Abbot, 1980; Williamson, 1981; Liebherr y Hajek, 1990). E. C. Pielou (1979) pensaba que los patrones de distribución podrían explicarse fácilmente con factores externos que actúan en escalas de tiempo breve: ‘... todo el ciclo del taxón podría ser sólo el efecto de “malos años” climáticos de ocurrencia esporádica, sobre poblaciones de especies demasiado aisladas para

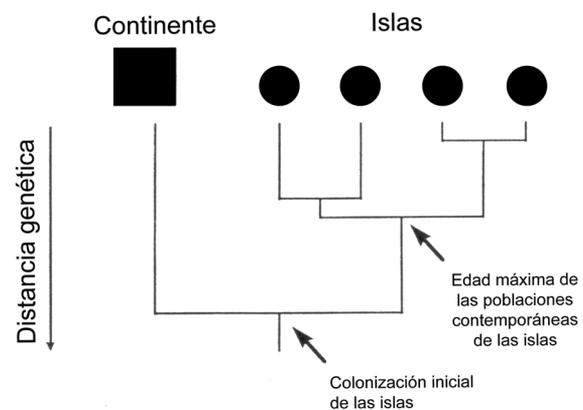


Figura 5. Diagrama de los nodos filogenéticos (puntos de rama) utilizados para caracterizar el inicio de la fase de expansión de un taxón que resultó en sus poblaciones actuales en las Antillas Menores y la colonización inicial del taxón desde el continente o de las Antillas Mayores. Estos puntos aparecen como A y B en la Figura 4.

que las pérdidas puedan reponerse con rapidez de poblaciones cercanas. Vale anotarse que el ciclo se ha observado en aves e insectos; en animales voladores y en aquellos dispersos por el viento, que pueden ser forzados a la etapa 1 del ciclo por alguna tormenta excepcional.' Pregill y Olson (1981) cuestionaron el mecanismo detrás de la contra-adaptación; consideraron que los cambios de clima serían la fuerza de impulso: 'La doctrina ecológica y el sentido común se rebelan ante el concepto de que una especie con una historia prolongada de adaptación a un ambiente particular se encuentre en desventaja en la competencia con colonizadores recién llegados ... El concepto de "contra-adaptación" es un artificio necesario para explicar un fenómeno inexistente: el ciclo del taxón. Los patrones de distribución que constituyen las "etapas" del ciclo del taxón serían mejor interpretados en términos de los efectos que los ciclos de los hábitats tuviesen sobre las especies durante los períodos alternos de sequía y humedad durante el pleistoceno, en combinación con capacidad de dispersión de especies individuales'. Este es el punto fundamental: ¿tendrá una población una historia significativa o se encontrará su ecología en equilibrio con su mundo contemporáneo?

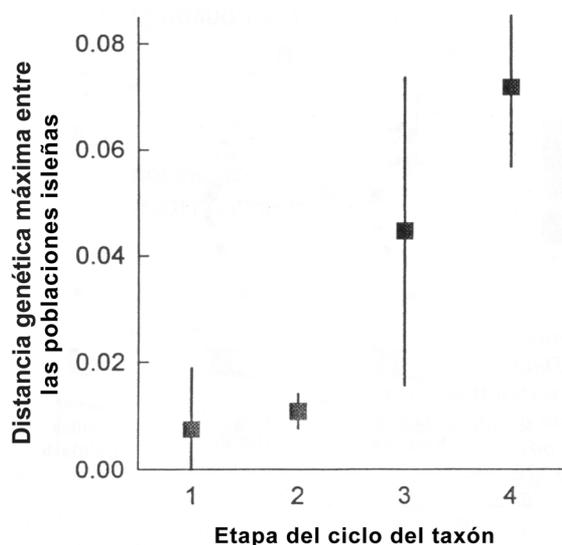


Figura 6. Distancias genéticas que representan el inicio de las fases contemporáneas de expansión de las especies, agrupadas según la etapa del ciclo del taxón. En el caso de las especies de la etapa 4, la distancia es hacia el taxón hermano más próximo. Los datos se presentan como promedios y desviaciones estándar para mostrar el grado de variación. Los promedios difieren en forma significativa entre una etapa y otra ($F_{3,21} = 8.35$, $P = 0.0008$, $R^2 = 0.54$).

No todas las reacciones al concepto del ciclo del taxón han sido negativas. Por ejemplo, Lawton y otros (1994) consideraron la posibilidad de que la dinámica de población pudiese tener un componente evolutivo: 'La densidad de población y el tamaño de la distribución geográfica, en general se consideran como atributos determinados procesos que actúan en tiempo ecológico: esperamos que sean dinámicos y variables en períodos de, digamos, 10-100 años. Pero también ha habido insinuaciones interesantes, mal comprendidas, sobre los efectos que actúan en tiempo evolutivo que sugieren que tanto la distribución como la abundancia, son características evolutivas persistentes de las especies. ... Varios estudios se centran en el "ciclo del taxón", en aves de las islas de las Indias Occidentales (Ricklefs y Cox, 1978; Ricklefs, 1989). Entre los passeriformes, los taxones supuestamente más antiguos aparecen en menos islas, su hábitat de distribución es más restringido, y tienden a presentar menor densidad poblacional. Sería interesante repasar estos análisis mediante criterios moleculares de origen independiente, para determinar la edad de las especies.'

FILOGEOGRAFÍA MOLECULAR DE LAS AVES DE LAS ANTILLAS MENORES

Era claro que para lograr una mejor comprensión del ciclo del taxón, la edad de las poblaciones debería calcularse en forma directa. Sólo así, podríamos concretar las edades relativas de las poblaciones de las islas, lograr mejor resolución que la que dan las cuatro etapas rudimentarias del ciclo del taxón y ubicar la historia de las aves de las islas en el contexto de la geología y de los cambios climáticos del pasado. Con este fin, desde 1989, hemos estado comprometidos con un amplio estudio de la filogenética molecular de las aves de las Indias Occidentales (Seutin y otros, 1993; Seutin y otros, 1994; Bermingham y otros, 1996; Ricklefs y Bermingham, 1997; Lovette y otros, 1998; Lovette y otros, 1999b). Hemos visitado la mayoría de las islas principales de las Indias Occidentales y en forma no destructiva - hemos acumulado muestras de sangre y tejido de más de 3000 aves individuales de todas las especies capturadas en redes de niebla. No diremos mucho sobre los métodos moleculares, ni sobre el análisis de los datos, puesto que hoy día, éstos están estandarizados. Aún nos encontramos en el proceso de acumular las secuencias y los análisis que aquí aparecen son preliminares. La mayoría de las

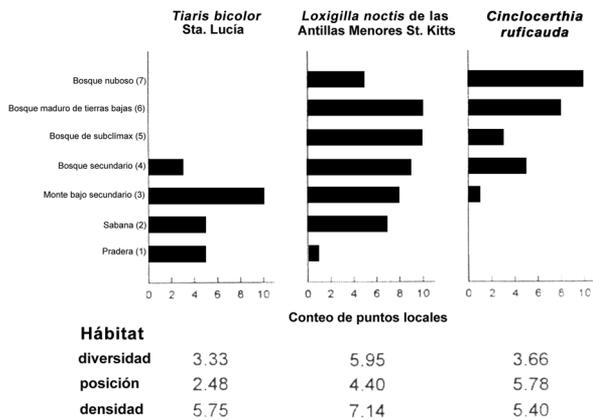


Figura 7. Patrones representativos de ocupación del hábitat de tres poblaciones de las islas, por aves de las Antillas Menores determinados mediante conteo de puntos (presencia o ausencia durante paradas de 20 minutos en cada una de las 10 estaciones en cada uno de los 7 tipos de hábitat). La diversidad de los hábitats se calcula como $1/\sum p_i^2$, en que p_i es la proporción de conteos ordinales (i avo) en el hábitat. El promedio de la posición es el promedio ponderado del puntaje del hábitat (1-7) La densidad es el número promedio de conteos dentro de cada hábitat ocupado (1-10).

distancias genéticas se basan en los genes ATPase 6 y el ATPase 8 del ADN mitocondrial. En las pruebas de la tasa relativa dentro de las especies, no se ha detectado la tasa de heterogeneidad del ADN mitocondrial entre linajes. Al calcular el tiempo de divergencia a partir de las distancias genéticas, suponemos que un reloj molecular avanza a una tasa aproximada del 2% de la secuencia de divergencia por cada millón de años (Shields y Wilson, 1987; Bermingham y otros, 1992; Tarr y Fleischer, 1993; Tarr y Fleischer, 1995; Klicka y Zink, 1997; Fleischer y otros, 1998). En gran parte, en las especies con linajes de ADNmt bien diferenciados, las poblaciones isleñas individuales son monofiléticas. Una excepción a esta generalización proviene del estudio de Nedra Klein sobre las aves *Dendroica petechia* (Klein y Brown, 1994), en que se muestra que las poblaciones en algunas de las Antillas Menores presentan linajes muy divergentes, derivados independientemente de la colonización procedente de Sudamérica y de las Antillas Mayores.

Hemos encontrado que la filogenia y la geografía presentan gran correlación entre poblaciones coespecíficas, o congénicas, de aves de las Indias Occidentales. Por ejemplo, la distribución de los linajes de *Coereba flaveola* (Figura 4) muestra que las aves de

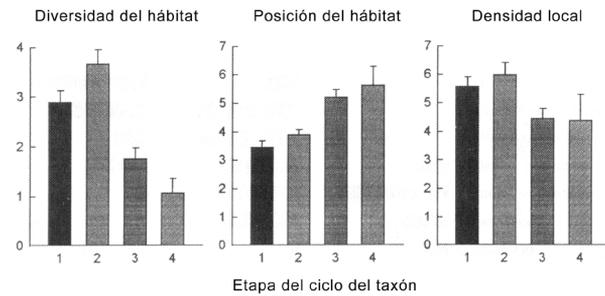


Figura 8. Promedios de diversidad del hábitat y densidad local como una función de la etapa del ciclo del taxón. Los datos aparecen como promedios y errores estándar. Las pruebas estadísticas se determinaron en ANOVA anidada, con base en la relación-F de etapa/especie (etapa): diversidad ($F_{3,49} = 5.2$, $P = 0.0035$), posición ($F_{3,36} = 4.6$, $P = 0.0065$); densidad ($F_{3,46} = 2.1$, $P = 0.12$). Las pruebas t de los promedios de los cuadrados mínimos, identificaron las siguientes diferencias significativas: diversidad (etapas 1 y 2 vs. 3 y 4); posición (1 vs. 2 vs. 3,4); densidad (1, 2 vs. 3,4).

las Antillas Menores se derivaron de los de las Antillas Mayores y que las poblaciones del sur de las Antillas Menores (Granada y Saint Vincent), se diferenciaron de las del norte. Las poblaciones de Guadalupe, al norte del las Islas Vírgenes y St. Croix, son portadoras de un sólo haplotipo mitocondrial de la variedad de haplotipos que los que aparecen en Dominica, Martinica y Santa Lucía, lo que sugiere una diseminación reciente del taxón en todas estas islas, con un evento de fundación entre Dominica y Guadalupe. La raíz de la filogenia de *Coereba flaveola* de hace 1.5 millones de años, se encuentra en las Antillas Mayores y en las Bahamas.

Utilizamos distancias genéticas para calcular la época relativa de dos eventos par cada taxón: (1) el comienzo de la expansión, o fase de expansiones, que dieron origen a las poblaciones actuales isleñas en las Antillas Menores y (2) la colonización inicial de las Antillas Menores (Figura 5). En el caso de las invasiones recientes, provenientes de Sudamérica o de las Antillas Mayores, los dos puntos coinciden. En el otro caso extremo, de las endémicas de una sola isla dentro de las Antillas Menores, los dos puntos también son iguales, aunque la evidencia de una expansión secundaria dentro de las islas pudo resultar borrada por la extinción. Para las endémicas antillanas, calcular la época de colonización requiere la determinación del taxón continental hermano, y supone que este taxón existe. Por ahora, tenemos cálculos preliminares de la época de las fases de expansión para 25 taxones y de la época de colonización pa-

Cuadro 2. Criterios para asignar las especies de aves de las Antillas Menores a los grupos de distribución con base en el origen continental (o de las Antillas Mayores) versus origen endémico y distribución geográfica relativa con las Antillas Menores.

Grupo	Origen	Distribución	No. de taxones
A	Alóctonos distribuidas	Ampliamente	13
B	Alióctonos	Restringidas	12
C	Endémicas antillanas	Ampliamente distribuidas	9
D	Endémicas antillanas	Restringidas	22

ra 15 taxones de un total de 56 especies de aves terrestres no rapaces de las Antillas Menores.

La época relativa de las fases de expansión muestra que las etapas del ciclo del taxón inicialmente designadas por Ricklefs y Cox, se encuentran estrechamente relacionadas con la distancia genética (Figura 6). Por tanto, la secuencia desde la etapa 1, hasta la 4, representa la cronología de la edad de los taxones. Debido a que las especies de las etapas 2 y 1, presentan distancias genéticas semejantes, la diferenciación ta-

xonómica aparece relativamente pronto en las Antillas Menores. La dispersión de individuos en suficiente cantidad para colonizar, aparentemente no impide la diferenciación genética con frecuencia. El promedio de la distancia genética para las especies de la etapa 2, es de un 1.1% aproximadamente, lo que sugiere un promedio de edad cercano al medio millón de años. Por tanto, la diferenciación resulta acelerada sólo en comparación con la extinción. El promedio de la distancia genética de las especies de la etapa 3, en las cuales la brecha de distribución muestra al menos un evento de extinción, se acerca al 4.5%, lo que indica un promedio de edad de más de 2 millones de años, mucho antes de que el pleistoceno comenzara. Aunque hemos analizado pocas especies de la etapa 4, las más antiguas parecen haber colonizado las Antillas Menores hace 5 millones de años, al final del mioceno.

DISTRIBUCIÓN ECOLÓGICA DE LAS AVES DE LAS ANTILLAS MENORES

Regresando a la relación entre la ecología y la edad, la abundancia local y la distribución del hábitat se han calculado por conteo de puntos para aves de cuatro islas dentro de las Antillas Menores y para Trinidad y Tobago. El trabajo de campo se llevó cabo, los mismos métodos utilizados por George Cox (Cox y Ricklefs, 1977), Joe Wunderle (1985) e Irby Lovette (*datos inéditos*). Los siete hábitats examinados forman un gradiente ambiental desde las praderas de campo abierto (ubicación del hábitat = 1) hasta el bosque de niebla elevado (ubicación del hábitat = 7). En una especie dada, es posible cuantificar el tipo de su hábitat promedio (ubicación del hábitat), el número de hábitats ocupados por isla (diversidad del hábitat) y su abundancia en cada hábitat (densidad) (Figura 7). Podemos demostrar que las aves perciben el gradiente del hábitat en la misma forma que nosotros lo hacemos, ordenando los hábitats con respecto a la distribución de las especies de aves entre ellos.

Las distribuciones de los hábitats que aparece en la Figura 7 son representativas: *Tiaris bicolor* es una especie continental de la etapa 1, que habita principalmente la vegetación de tierras bajas y abiertas; *Loxigilla noctis* de las Antillas Menores es endémica de las Antillas, de la etapa 2, con un hábitat de amplia distribución; *Cinlocerthia ruficauda* es una endémica antillana de la etapa 3, más restringida al interior de los bosques y a hábitats de montaña. Al promediar los

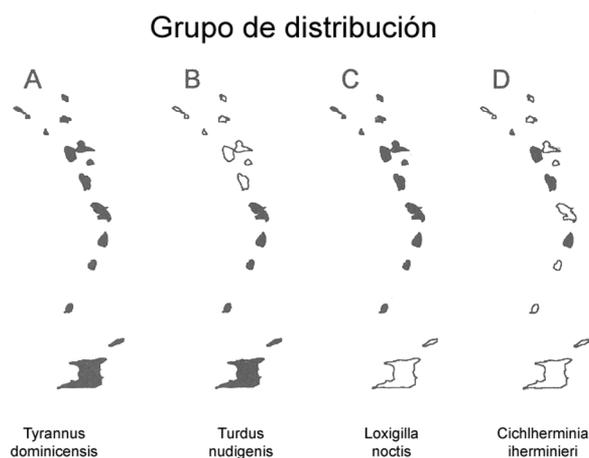


Figura 9. Distribuciones de las especies en cada uno de los grupos de distribución reconocidos en las Antillas Menores: (A) autóctonos y ampliamente distribuidos, *Tyrannus dominicensis*; (B) autóctonos y restringidos, *Turdus nudigenis*; (C) de las Antillas Menores y ampliamente distribuidos, *Loxigilla noctis*; (D) antillanos y restringidos *Cichlherminia herminieri*.

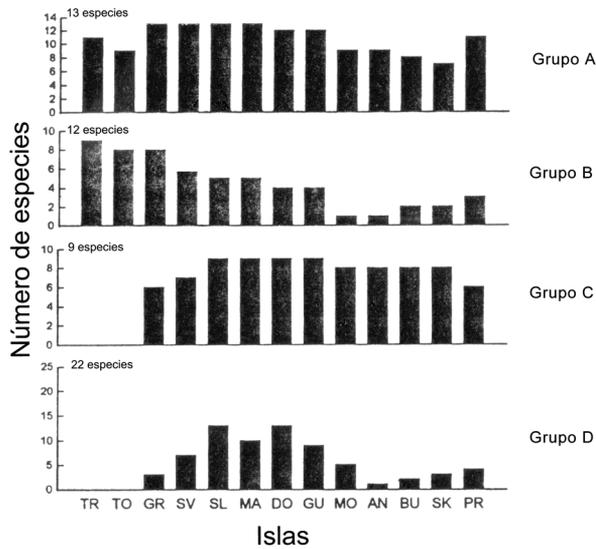


Figura 10. Número de especies de cada grupo de distribución en cada isla en las Antillas Menores y regiones adyacentes. TR = Trinidad, TO = Tobago, GR = Granada, SV = St. Vincent, SL = Sta. Lucía, MA = Martinica, DO = Dominica, GU = Guadalupe, MO = Montserrat, AN = Antigua, BU = Barbuda, SK = St. Kitts, PR = Puerto Rico.

puntajes del hábitat dentro de cada etapa del ciclo del taxón en las cuatro islas de las Antillas Menores censadas, es claro que el avance por el ciclo del taxón se encuentra acompañado de menor amplitud del hábitat, desplazamientos desde hábitats abiertos hacia el bosque profundo y, en menor grado, disminución de la abundancia local (Figura 8). Por tanto, las características esenciales del ciclo del taxón que Ricklefs y Cox describen, parecen correctas.

GRUPOS DE DISTRIBUCIÓN DE LAS AVES DE LAS ANTILLAS MENORES

Las etapas del ciclo del taxón como lo hemos definido, dependen de evaluaciones subjetivas de diferenciación taxonómica. Además, no distinguen entre taxones antillanos alóctonos y endémicos que presentan distribuciones muy diferentes en las Antillas Menores. Con el fin de proseguir con el análisis y, en particular, con el fin de investigar el papel de la extinción en la conformación de la distribución de las especies, hemos reclasificado las especies en cuatro grupos, según el grado endémico y geográfico dentro de las Antillas Menores (Cuadro 2). En la Figura 9 se presentan ejem-

plos de estas distribuciones. Las especies del grupo A son continentales o de las Antillas Mayores, que se encuentran ampliamente distribuidas en las Antillas Menores. Las especies del grupo B son especies continentales o de las Antillas Mayores, de distribución restringida en las Antillas Menores, tales como *Turdus nudigenis*. La mayoría de estas especies parecen restringidas más por su capacidad de colonización, que por la extinción de las poblaciones establecidas. En el caso de *T. nudigenis* lo sabemos, porque en este siglo, la especie sólo ha colonizado a las Antillas. Las especies del grupo C son endémicas de las Antillas Menores, pero se encuentran ampliamente distribuidas dentro de la cadena de islas. Las especies del grupo D son también formas endémicas, pero de distribución está restringida, en muchos casos, con brechas entre las poblaciones de las islas. Suponemos que la distribución limitada del grupo D se debe a la colonización restringida y a la extinción.

Según la distribución de las especies en las Antillas Menores, ordenadas según el grupo (Figura 10), es evidente que las especies de los grupos A y C, que son taxones de expansión reciente, se encuentran uniformemente diseminadas. Las especies del grupo B se

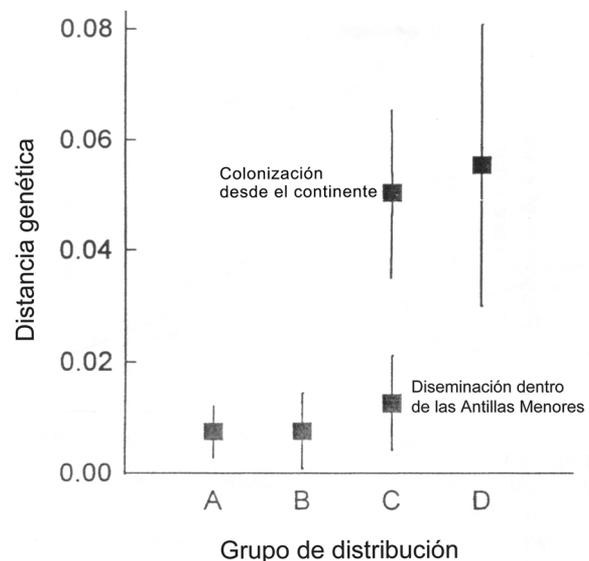


Figura 11. Las distancias genéticas que representan el inicio de la fase contemporánea de expansión dentro de las Antillas Menores, por grupo de distribución. Para especies en el grupo C, se señalan el tiempo relativo de la fase de expansión contemporánea y la colonización inicial. Los datos se presentan como promedios y desviaciones estándar para mostrar el rango de variación. Las diferencias en las edades relativas de las expansiones más recientes son estadísticamente significativas ($F_{3,21} = 12.9$, $P = 0.0001$, $R^2 = 0.65$).

Cuadro 3. Comparaciones estadísticas diseñadas para probar la hipótesis de que (1) los invasores de las islas presentan diferente distribución en tierra firme, que los no invasores, es decir, las especies de Trinidad que no han colonizado las Antillas Menores, (2) las endémicas antillanas recientemente expandidas, presentan distribución de hábitats diferentes de las especies en contracción, (3) que las especies invasoras de tierra firme muestran liberación ecológica al colonizar las Antillas Menores y (4) que las distribuciones ecológicas cambian con el tiempo independientemente de las fases de expansión y contracción, luego de las colonización de las Antillas Menores. Las comparaciones que aparecen con los símbolos menos que (<) y más que (>) (en negrilla) señalan las diferencias significativas evaluadas mediante ANOVA.

	Diversidad del hábitat	Posición del hábitat	Densidad local
1. Expansión desde el continente (Trinidad: grupo AB vs. no-invasores)	AB= ninguna	AB= ninguna	AB= ninguna
2. Expansión dentro de las Antillas Menores (Islas AM: grupo C vs. D)	C > D	C < D	C = D
3. Liberación ecológica (AB especies: AM vs. TR)	AM > TR	AM = TR	AM = TR
4. Evolución y persistencia en las Islas (Islas MA: CD vs. AB)	CD = AB	CD > AB	CD = AB

concentran en el sur de la cadena de las islas más cercanas a Sudamérica, origen de la colonización; unas pocas especies del grupo B, son originarias de las Antillas Mayores. Presumiblemente, las especies del grupo B se han expandido recientemente en las Antillas Menores. Las especies del grupo D se encuentran concentradas en las islas centrales, más extensas, de las Antillas Menores, desde el norte de Santa Lucía hasta Guadalupe.

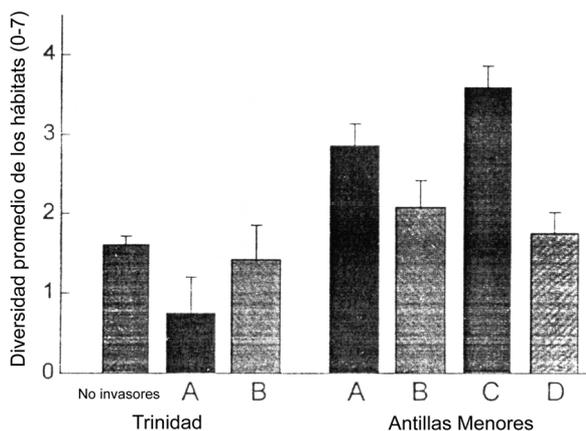


Figura 12. Promedio (\pm EE) de diversidad de hábitats de las aves en la isla continental de Trinidad, en las islas de Granada, Sta. Lucía, Dominica y St. Kitts en las Antillas Menores, con respecto al grupo de distribución. Las especies A y B difieren en forma significativa entre Trinidad y las Antillas Menores ($F_{1,42} = 7.22, P = 0.01$). Dentro de Trinidad, las especies de los grupos A y B no son diferentes de los no invasores, es decir, las especies de Trinidad que no han colonizado las Antillas Menores. Dentro de las Antillas Menores, A y B no son diferentes de C y D, pero C y D difieren significativamente (Prueba de múltiples rangos de Duncan).

La distribución de la edad de las especies de los grupos A, B, C y D (Figura 11) muestra que los taxones de distribuciones extensas (la mayoría, especies de las etapas 1 y 2 del ciclo de taxones) son jóvenes y que las endémicas antillanas de distribución restringida (más que todo las especies de las etapas 3 y la 4) son relativamente más antiguas. El hecho de que las especies restringidas del grupo B también sean jóvenes, respalda el concepto de que la colonización, no la extinción, ha limitado su distribución. Las épocas relativas de colonización de las Antillas Menores por las especies que hoy conforman el grupo C, son semejantes a las del grupo D. Esto concuerda con el concepto de que las especies del grupo C representan expansiones secundarias de especies endémicas antillanas antiguamente restringidas.

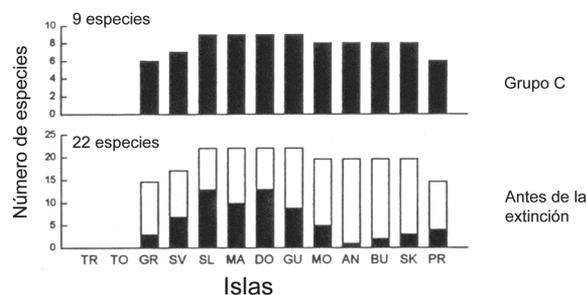


Figura 13. Número de especies en los grupos C y D en las islas de las Antillas Menores. Las columnas claras representan la distribución de las 22 especies del grupo D, anterior a la extinción si se encontrasen distribuidas inicialmente tal como las especies del grupo C se encuentran distribuidas en la actualidad. La proporción de las poblaciones del grupo D en las islas que se presumen extintas en cada isla, está representado por la parte clara de cada columna, dividida por su altura total. Las siglas de las islas son como las de la Figura 10.

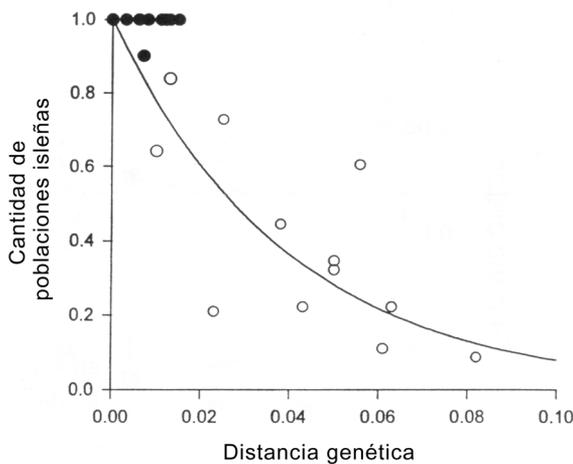


Figura 14. Proporción de poblaciones existentes en las islas, como una función de la máxima divergencia genética de las poblaciones de especies de aves de las islas de las Antillas Menores. Cada símbolo representa una sola especie. Símbolos oscuros: especies de los grupos A y B; símbolos claros: especies de los grupos C y D. La curva exponencial ajustada a los datos ($Y = e^{-mx}$), muestra una tasa de extinción (m) de $0.25 (\pm 0.02 \text{ EE})$ por porcentaje de distancia genética (X), es decir, de casi un 50% por millón de años.

En general, las especies endémicas antillanas tienden a encontrarse restringidas a hábitats de bosque, mientras que las especies continentales ocupan tanto hábitats abiertos como sucesionales tempranos, pero presentan penetración limitada en el bosque profundo y en ambientes de montaña. Las comparaciones de la distribución de los hábitats de los diferentes grupos en las Antillas Menores y en el continente, representado aquí por Trinidad, nos facilita poner a prueba ciertas hipótesis relacionadas con el cambio de hábitat (Figura 12). Por ejemplo, nuestros datos sobre el conteo de puntos no muestran grandes diferencias en las características de las especies que han colonizado las Antillas Menores, comparadas con las especies no colonizadoras de Trinidad, lo que se notó al comparar los grupos A y B, con especies no colonizadoras. Sin embargo, una vez que estas especies llegan a las Antillas Menores, presentan liberación ecológica, según se observó al comparar las especies de los grupos A y B en Trinidad y en las Antillas Menores. La persistencia subsiguiente en las Antillas Menores no se relaciona con un incremento de la variedad del hábitat (compárense las especies A y B, con las C y D, dentro de las Antillas Menores). Sin embargo, las endémicas antillanas recientemente expandidas, presentan una distribución de hábitat significativamente más amplia que las endémi-

cas más antiguas, restringidas (compárense las especies C y D).

Los cambios de hábitat relacionados con la historia de las aves de las Antillas Menores aparecen resumidos en el Cuadro 3. Al colonizar las islas, las invasoras procedentes del continente presentan liberación ecológica en la variedad del hábitat; seguida, luego de períodos evolutivos prolongados - relacionados con la evolución del estado de endemismo, con un desplazamiento hacia hábitats de bosque y de montaña. La expansión secundaria de los taxones los taxones endémicos dentro de las Antillas Menores se relaciona con un incremento dramático en la variedad del hábitat, lo que, quizás muestra mayor productividad de la población. Sorprende el hecho de que la densidad local no parece relacionarse con la historia de la especie, ni con la distribución geográfica, quizás debido al fuerte control dependiente-de-densidad, logrado mediante la defensa territorial.

EXTINCIÓN DE LAS POBLACIONES ISLEÑAS EN LAS ANTILLAS MENORES

Uno de los temas que no hemos tratado aún, es la extinción. Las brechas en la distribución de muchas especies del grupo D, sugieren que estos taxones han experimentado extinción. Por ejemplo, *Dendroica adelaidae* (australiano) se encuentran confinados a las islas de Puerto Rico, Barbuda y Santa Lucía, con una distancia genética entre las dos últimas islas, cercana al 2.3% (Lovette y otros, 1998). Es posible que las poblaciones de esta especie hayan ocupado islas intermedias en el pasado. El hecho de que casi un tercio de las especies endémicas antillanas, especies del grupo C, hayan experimentado expansiones durante el último medio millón de años, sugiere que las especies del grupo D actual, han pasado por fases similares de expansión, especialmente si hoy día aparecen en más de una isla.

Si suponemos que las distribuciones actuales de las especies del grupo C nos da un estimativo de la distribución antigua de las especies del grupo D, podríamos calcular el número de extinciones en las poblaciones isleñas entre las especies del grupo D, hasta el presente (Figura 13). Por consiguiente, es claro que se han extinguido menos poblaciones isleñas centrales más extensas de las Antillas Menores, que en las islas más pequeñas hacia el norte y hacia el sur.

En la Figura 14 aparece la proporción de poblaciones isleñas que perduran en un total de diez islas exa-

minadas (ponderadas según la proporción de especies del grupo C en cada isla), como una función de la distancia genética. Por tanto, esto representa una curva de supervivencia para las poblaciones isleñas, principalmente para las especies del grupo D, en que cada especie representa una cohorte independiente de las poblaciones cuyo número disminuye con el tiempo. Suponiendo una tasa constante de extinción, los datos pueden ajustarse mediante una función exponencial, tal como se presenta. La tasa de extinción estimada es del 25% por cada 1% de sustitución de nucleótidos, es decir, de aproximadamente un 50% por millón de años. Por consiguiente, el ‘ciclo de vida’ promedio de una población isleña del grupo D, en las islas centrales de las Antillas Menores, es cercano a 2 millones de años. Este cálculo es sólo un promedio general que no toma en cuenta la heterogeneidad en la tasa de extinción entre grupos ecológicos de aves, ni entre islas, en particular, con respecto al tamaño de la isla.

Podemos utilizar un enfoque de verisimilitud máxima para calcular la tasa de extinción de las poblaciones de una isla dada, si suponemos que los taxones faltantes de los grupos C y D existieron en la isla en alguna época pasada. En la Figura 15 se presentan las edades de las poblaciones existentes (fila superior de

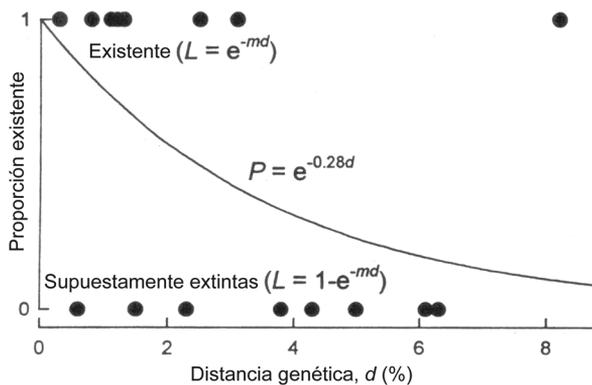


Figura 15. Edades relativas (máxima distancia genética dentro de las Antillas Menores) de las especies existentes (fila superior) y de las que se suponen extintas del grupo C ($d < 2\%$) (fila inferior) y del grupo D ($d < 2\%$) en la isla de St. Vincent. La especie existente con una distancia genética de 8.2%, es la endémica *Catheropeza bishopi*. La curva exponencial de supervivencia de la población (tasa de extinción = 0.28 por porcentaje de distancia genética) es un estimativo de máxima verisimilitud. La proporción de que una población exista en una distancia genética particular es $L = e^{-md}$ y la proporción de que una población se haya extinguido es $L = 1 - e^{-md}$. La proporción total es $\sum \log_e L$ para todas las especies.

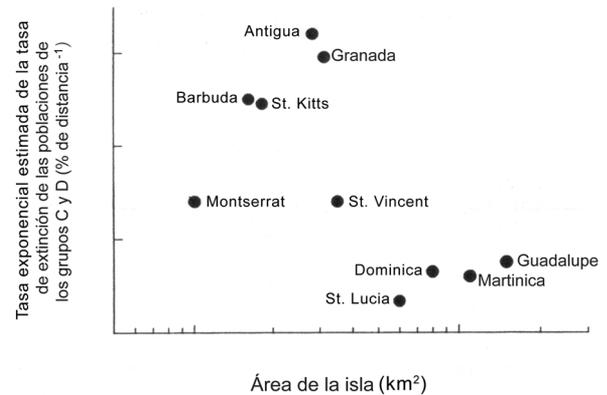


Figura 16. Estimativos de verisimilitud máxima de las tasas de extinción de aves terrestres no rapaces de varias islas de las Antillas Menores graficados como una función del tamaño de la isla (escala log). La regresión del logaritmo de la tasa de extinción sobre el logaritmo del área, muestra una pendiente de $-0.61 (\pm 0.23 \text{ EE})$ ($F_{1,8} = 7.3, P = 0.027, R^2 = 0.48$).

símbolos) y presumiblemente, de las poblaciones extintas (fila inferior) en la isla de St. Vincent. La verisimilitud de este patrón particular de edades de las especies existentes y extintas, se maximiza mediante una tasa exponencial de extinción del 28% por cada 1% de la secuencia de divergencia. La curva de supervivencia aparece en la gráfica como una línea continua para la cual, la tasa de extinción se acerca al estimativo previamente derivado de la función de supervivencia para las poblaciones de las islas dentro de cada especie.

Algunos estimativos semejantes, para las demás islas principales de las Antillas Menores muestran que la tasa de extinción se relaciona en forma inversa con el área de la isla, tal como se esperaría (Figura 16). Dos islas parecen algo anormales. Una, Montserrat, la más pequeña de la muestra, presenta una tasa reducida de extinción y sostiene una especie endémica: oriol (oropéndola) de Montserrat. Esta aparente tasa reducida de extinción podría ser el resultado de la colonización o del rescate (Brown y Kodric-Brown, 1977), de la cercana Guadalupe. Con la excepción del oriol de Montserrat, *Icterus oberi*, las poblaciones de Montserrat no se encuentran diferenciadas de las poblaciones coespecíficas de Guadalupe (Lovette y otros, 1999a). El segundo punto anómalo es Granada, que presenta una tasa elevada de extinción, no obstante la diversidad de su avifauna, en buena parte, derivada recientemente de Sudamérica continental (especies de los grupos A y B).

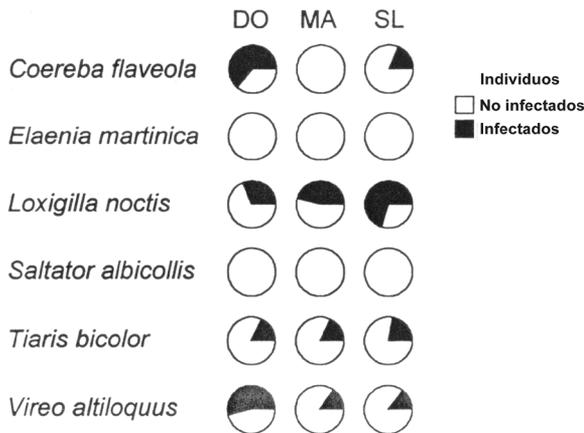


Figura 17. Predominio de *Haemoproteus* en las poblaciones de seis especies, en tres islas de las Antillas Menores. Un modelo de categorías de predominio mostró efecto significativo de las especies hospederas ($\chi^2_5 = 40.4$, $P < 0.0001$), pero no de la isla ($c^2_2 = 2.3$, $P = 0.31$) y fuerte interacción especies x isla ($c^2_{10} = 28.1$, $P = 0.002$). Tomado de Apanius y otros, 1999.

Los fenómenos relacionados con el ciclo del taxón parecen muy claros: los taxones pasan por fases de diversidad del hábitat dentro de las islas y mayor distribución geográfica incrementada dentro de las Antillas Menores. Los taxones endémicos que se expanden no muestran clara asociación con ningún hábitat en particular, pero ocupan mayor variedad de hábitats que los taxones que se contraen. Las fechas iniciales de las fases de expansión en los taxones contemporáneos de las Antillas Menores, se encuentran distribuidas en los últimos 5 millones de años, pero las fases de expansión parecen no durar más que medio millón de años aproximadamente y es probable que duren mucho menos. Puesto que los taxones expandidos y contraídos no presentan distinciones ecológicas particulares, con la excepción de aquellas relacionadas con la variedad del hábitat, es improbable que los ciclos del taxón sean impulsados por los cambios climáticos. La diferenciación genética de los marcadores del ADN mitocondrial, que se suponen neutros entre poblaciones isleñas, se tornan reconocibles en unos pocos cientos de miles de años y quizás, mucho antes. Las fases de expansión pronto conducen a períodos de decaimiento poblacional y a la extinción, pero la expansión secundaria también es posible. No obstante el tamaño reducido de las islas en las Antillas Menores, algunos linajes han persistido durante períodos muy prolongados en ambientes muy dinámicos.

Aunque las poblaciones más antiguas de las islas parecen más vulnerables a la extinción causada por los humanos, no es claro si la tasa de extinción natural aumenta con la edad, es decir, si las poblaciones presentan senectud. El análisis de máxima verisimilitud en algunas de las islas sugiere que los modelos con tasas aceleradas de extinción se ajustan mejor a los datos que el simple modelo exponencial con una tasa constante de extinción (*datos inéditos*). Sin embargo, los resultados son tentativos; la mayor aclaración de este punto deberá esperar hasta la compilación de los estimativos de distancia genética para el resto de las especies de nuestra muestra.

Actualmente, nuestra hipótesis de trabajo consiste en que la expansión o contracción de un taxón depende del balance entre su reserva de genes y las de sus enemigos. Las poblaciones presentan inercia evolutiva, ocasionalmente “punteada” por la aparición de una nueva variación genética. Es concebible, particularmente en los ecosistemas isleños simplificados, que pequeños cambios genéticos en la virulencia de los patógenos, o en la resistencia de los hospederos, puedan tener profundos efectos sobre la productividad de las poblaciones al desequilibrarlas e impulsarlas hacia fases de expansión o de decaimiento hacia la extinción. Por consiguiente, podría resultar importante que casi un 30% de las especies endémicas de las Antillas Me-

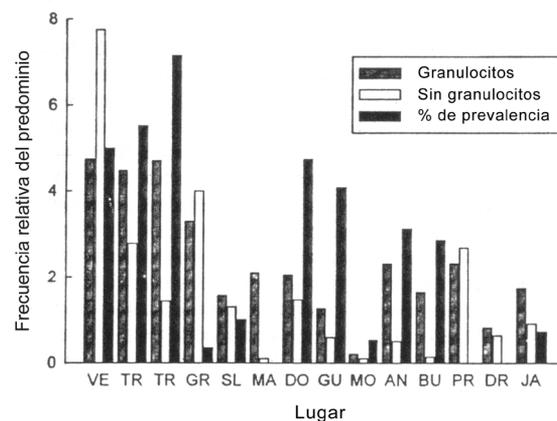


Figura 18. Predominio de *Haemoproteus* y el número relativo de glóbulos blancos en la sangre en las poblaciones de *Coereba flaveola* en las islas de las Antillas Menores y áreas adyacentes. VE = Venezuela (dos lugares), JA = Jamaica; las demás siglas son como en la Figura 10. La producción de anticuerpos se restringe a ciertas clases de no granulocitos; se encuentra fagocitosis tanto en clases de células granulocitosas como en no granulocitosas. Los datos se recopilaban a partir de muestras de sangre tomadas por Ascanio Castillo.

nores se encuentre en fases de expansión (grupo C), mientras que menos del 10% de las aves terrestres residentes de Trinidad ha invadido las islas (grupos A y B). Podría resultar mucho más difícil lograr una ventaja competitiva en una comunidad diversa y compleja.

Las poblaciones isleñas alcanzan la independencia evolutiva más bien temprano en el ciclo del taxón, a medida que el flujo de genes entre las islas disminuye en relación con la selección y su deriva dentro de las islas. Por tanto, se esperaría que los destinos de las poblaciones individuales de las islas fuesen en gran medida independientes, en particular, si su destino depende de las interacciones evolutivas con sus enemigos.

INTERACCIONES DE HOSPEDEROS Y PARÁSITOS EN LAS AVES DE LAS ANTILLAS MENORES

Hemos comenzado a observar una indicación de independencia evolutiva en las poblaciones isleñas al examinar la ocurrencia de parásitos de la sangre (Apanius y otros, 1999). El análisis del predominio de *Haemoproetus* en seis especies de tres islas de las Antillas Menores, mostró un fuerte efecto de la especie, como era de esperarse y de la isla (Figura 17). Algo aún más importante, la interacción significativa especie-tiempo-isla, demuestra que las poblaciones isleñas difieren en cuanto a la prevalencia de los parásitos, independientemente de las características de la especie o de la isla. Esto es evidente en *Coereba*, *Loxigilla* y *Vireo*.

Una imagen más detallada de la variación entre islas en *Coereba*, la especie de aves más abundante en las Indias Occidentales, muestra considerable variación en el predominio de *Haemoproetus*. La actividad del sistema inmune según lo indican la frecuencia de glóbulos blancos en la sangre, también varía ampliamente entre las islas (Figura 18). Al observar con atención el predominio de *Haemoproetus*, es notorio que éste tiende a ser uniformemente elevado en lugares continentales en Venezuela y Trinidad, pero extremadamente variable entre las islas antillanas, aun en aquellas donde no hemos encontrado diferenciación genética de las secuencias del ADNmt. *Coereba flaveola* de las Antillas Mayores, que son genéticamente distantes de las poblaciones de las Antillas Menores, se encuentran prácticamente libres de *Haemoproetus*; esto también parece ocurrir en varias islas de las Antillas Menores.

La actividad del sistema inmune muestra patrones igualmente notorios: uniformemente elevada en el continente, e inferior, y más variable, entre las islas.

La fuerte actividad del sistema inmune de las aves de Granada, sugiere la posibilidad de que esta población pueda encontrarse afectada por una mayor variedad de organismos patógenos, introducidos por las aves colonizadoras más frecuentes de esa isla provenientes de tierra firme. Esto podría explicar la ausencia general de especies del grupo D en Granada, y la elevada tasa de extinción aparente en esa isla. Según este razonamiento, resulta tentador sugerir que la enigmática ausencia de *Coereba* en Cuba, posiblemente se deba a la presencia de algún patógeno intolerable.

CONCLUSIONES

Esta revisión de la dinámica a largo plazo de las aves en las Antillas Menores nos da una imagen parcial del fenómeno del ciclo del taxón. El ciclo se cumple en períodos de cientos de miles a millones de años. Las fases de expansión y contracción no se relacionan claramente con factores del ambiente físico; es más probable que reflejen interacciones evolutivas entre las aves y sus enemigos. Por tanto, los ciclos del taxón son una propiedad intrínseca de los sistemas biológicos, tal como los ciclos depredador-presa dependen de la dinámica de las interacciones entre las especies. El hecho de que se pueda detectar una fuerte señal histórica en la ecología de especies de tipos muy diferentes sugiere una notable homogeneidad en el curso del ciclo del taxón. Esta homogeneidad concuerda con la naturaleza contraevolutiva intrínseca del ciclo del taxón, impulsada por mutaciones genéticas, y no por cambios en el ambiente físico.

Las poblaciones isleñas dentro de las Antillas Menores en su mayoría, se tornan evolutivamente independientes poco después de su colonización. Las poblaciones perduran durante períodos de tiempo más breves en las islas pequeñas que en las extensas, pero las razones para que esto ocurra no son claras. Si se puede comparar el evento de colonización con el de nacimiento, entonces, las poblaciones sí cambian con la edad: pierden el vigor de la fase de expansión y, presuntamente, se tornan cada vez más propensas a la extinción, a menos que sean rescatadas por la aparición fortuita de alguna nueva variación genética. Este escenario todavía es parcialmente imaginario, aunque su delineamiento básico se está aclarando. Lo que es más importante, el análisis genético nos ha proporcionado información en la dimensión del tiempo del ciclo del taxón y es probable que en el futuro nos podamos comprender los mecanismos evolutivos del ciclo del taxón.

RECONOCIMIENTOS

El trabajo de campo para recolectar muestras de sangre y tejido fue generosamente apoyado por la Sociedad Nacional Geográfica (National Geographic Society) (becas 4436-90, 4951-93, 5377-94). La Institución Smithsonian (Smithsonian Institution) y la Fundación Nacional para la Ciencia (National Science Foundation) (DEB-956272) financiaron el trabajo de laboratorio. Gilles Seutin e Irby Lovette fueron colaboradores invaluable durante muchas etapas de este trabajo, al igual que varios asistentes de campo y de laboratorio; en particular, Jeff Hunt. Dolph Schluter y Trevor Price aportaron valiosos comentarios al manuscrito. Este trabajo no se hubiera sido posible sin la cooperación y el interés de numerosos funcionarios del gobierno y de biólogos conservacionistas de todas las Indias Occidentales.

REFERENCIAS

- Abbott, I. 1980. Theories dealing with the ecology of land birds on islands. *Advances in Ecological Research* 1: 329-371.
- Apanius, V., Yorinks, N., Bermingham, E. & Ricklefs, R. E. 1999. Island and taxon effects in parasitism and resistance of lesser Antillean birds. *Ecology*, in press.
- Bermingham, E., Rohwer, S., Freeman, S., & Wood, C. 1992. Vicariance biogeography in the Pleistocene and speciation in North American wood warblers: a test of Menger's model. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 89: 6624-6628.
- Bermingham, E., Seutin, G. & Ricklefs, R. E. 1996. Regional approaches to conservation biology: RFLPs, DNA sequence, and Caribbean birds. In: Smith, T. B. & Wayne, R. K. (eds) *Molecular Genetic Approaches in Conservation* New York; Oxford University Press: 104-124.
- Bond, J. 1956. *Checklist of birds of the West Indies*, Philadelphia: Academy of natural Sciences.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*, Chicago: University of Chicago Press.
- Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Brown, J. H. & Maurer, B. A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-364.
- Bush, M. B., Weimann, M., Piperno, D. R., Liu, K. B. & Colinvaux, P. A. 1990. Pleistocene temperature change and vegetation depression in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research* 34: 330-345.
- Cox, G. W. & Ricklefs, R. E. 1977. Species diversity, ecological release, and community structuring in Caribbean land bird faunas. *Oikos* 29: 60-66.
- Donnelly, T. W. 1989. Geologic history of the Caribbean and Central America. In: Balley, A. W. & Palmer, A. R. (eds) *The Geology of North America – an Overview*, Boulder, Colorado; The Geological Society of America: 299-321.
- Eldredge, N. & Gould, S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M. (ed.) *Models in Paleobiology*, San Francisco; Freeman, Cooper & Co: 82-115.
- Finch, C. E. 1990. *Longevity, Senescence, and the Genome*, Chicago: University of Chicago Press.
- Fleischer, R. C., McIntosh, C. E. & Tarr, C. E. 1998. Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar-based ages of the Hawaiian islands to estimate molecular evolutionary rates. *Molecular Ecology* 7: 533-545.
- Gould, S. J. & Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- Haldane, J. B. S. 1957. The cost of natural selection. *Journal of Genetics* 55: 511-524.
- Hamilton, W. D. 1991. The seething genetics of health and the evolution of sex. In: Osawa, S. & Honjo, T. (eds) *Evolution of Life: Fossils, Molecules, and Culture*. Berlin; Springer-Verlag: 229-252.
- Hartl, D. L. & Clark, A. G. 1997. *Principles of Population Genetics*, 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Hooghiemstra, H. 1989. Quaternary and upper-Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: evidence from a long-high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogota, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72: 11-26.
- Klein, N. K. & Brown, W. M. 1994. Intraspecific molecular phylogeny in the yellow warbler (*Dendroica petechia*), and implications for avian biogeography in the West Indies. *Evolution* 48: 1914-1932.
- Klicka, J. & Zink, R. M. 1997. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science* 277: 1666-1669.
- Lawton, J. H., Nee, S., Letcher, A. J. & Harvey, P. H. 1994. *Animal distributions: patterns and processes*. In: Edwards, P. J., May, R. M. & Webb, N. R. (eds) *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*, Oxford; Blackwell: 41-58.
- Liebherr, J. K. & Hajek, A. E. 1990. A cladistic test of the taxon cycle and taxon pulse hypotheses.
- Lovette, I. J., Bermingham, E. & Ricklefs, R. E. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and the conservation of endangered Lesser Antillean *Icterus* orioles. *Conservation Biology*, in press.
- Lovette, I. J., Bermingham, E., Seutin, G. & Ricklefs, R. E. 1998. Evolutionary differentiation in three endemic West Indian warblers. *Auk* 115: 890-903.
- Lovette, I. J., Bermingham, E., Seutin, G. & Ricklefs, R. E. 1999. The origins of an island fauna: a genetic assessment of sources and temporal patterns in the avian colonisation of Barbados. *Biological Invasions*, in press.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Montserrat Volcano Observatory Team. 1997. The ongoing eruption in Montserrat. *Science* 276: 371-372.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography*, New York: Wiley.
- Pregill, G. K. & Olson, S. L. 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 75-98.

- Ricklefs, R. E. & Bermingham, E. 1997. Molecular phylogenetics and conservation of Caribbean birds. *El Pittirre* 10: 85-92.
- Ricklefs R. E. & Cox, G. C. 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. *American Naturalist* 106: 195-219.
- Ricklefs R. E. & Cox, G. W. 1978. Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in the avifauna of the West Indies. *American Naturalist* 112: 875-895.
- Rose, M. R. 1991 *Evolutionary Biology of Aging*, New York: Oxford University Press.
- Seutin, G., Brawn, J., Ricklefs, R. E. & Bermingham, E. 1993. Genetic divergence among populations of a tropical passerine, the streaked saltator (*Saltator bicollis*). *Auk* 110: 117-126.
- Seutin, G., Klein, N. K., Ricklefs, R. E. & Bermingham, E. 1994. Historical Biogeography of the Bananaquit (*Coereba flaveola*) in the Caribbean region: a mitochondrial DNA assessment, *Evolution* 48: 1041-1061.
- Shields, G. F. & Wilson, A. C. 1987. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *Journal of Molecular Evolution* 24: 212-217.
- Stanley, S. M. 1979. *Macroevolution. Pattern and Process*, San Francisco: W. H. Freeman.
- Tarr, C. L. & Fleischer, R. C. 1993. Mitochondrial-DNA variation and evolutionary relationships in the amahiki complex. *Auk* 110: 825-831
- Tarr, C. L. & Fleischer, R. C. 1995. Evolutionary relationships of the Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanididae). In: Wagner, W. L. & Funk, V. A. (eds) *Hawaiian Biogeography*. Washington, D. C.; Smithsonian Institution Press: 147-159.
- Van Valen, L. M. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*, Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95: 169-193.
- Wunderle, J. M. 1985. An ecological comparison of the avifaunas of Grenada and Tobago, West Indies. *Wilson Bulletin* 97: 356-365.