



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE LA
AVIFAUNA DE LAS ANTILLAS Y EL CARIBE"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

HERNÁN VÁZQUEZ MIRANDA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Patrones biogeográficos de la avifauna de las Antillas y el Caribe."

realizado por Hernán Vázquez Miranda

con número de cuenta 09951649-5 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario

Dr. Juan José Morrone Lupi

Propietario

Dr. Oscar Alberto Flores Villela

Suplente

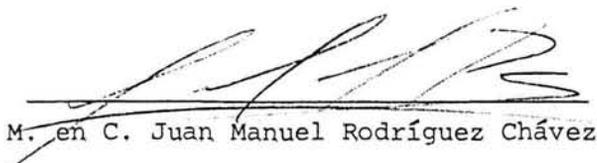
M. en C. Raul Contreras Medina

Suplente

Biól. Luis Antonio Sánchez González Luis Antonio Sánchez G.

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS


 M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Hernán Vázquez Miranda
FECHA: 12 mayo 2004
FIRMA: 

Este trabajo se elaboró en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM, como parte de las actividades del Taller "Faunística, Sistemática y Biogeografía de Vertebrados de México" impartido por los profesores: Dr. Adolfo Navarro Sigüenza, Dr. Oscar Flores Villela, M. en C. Livia León Paniagua, Biól. Alejandro Gordillo Martínez, Biól. Luis Canseco Márquez, y Biól. Ada Ruiz.

Asimismo, los apoyos financieros para que la realización de parte de la carrera de Biología y la totalidad de la tesis pudieran hacerse, se recibieron gracias a los proyectos DGAPA-PAPIIT IN214200 e IN233002, y PROBETEL periodo Julio-Diciembre 2003, todos ellos generosamente otorgados por la UNAM

“Mayor embarazo que los cuadrúpedos nos darían las aves, si emprendiésemos contar sus especies y describir su figura y su carácter. Su muchedumbre, variedad, y excelencia ha dado ocasión a algunos para decir que México es el reino de las aves, como África el de las fieras.”

Clavijero, 1780

“Bestias en tierra no vide ninguna de ninguna manera, salvo papagayos...”

12 de octubre de 1492

... Y en el cielo los pájaros cantan por miríadas, y bandadas de papagayos oscurecen el sol, y aves y pajaritos de tantas maneras y tan diversas de las nuestras, que es maravilla.”

21 de octubre de 1492

Cristóbal Colón, Diario de a bordo (Gerbi 1992)

A mi madre

A la madre de todos nosotros,
que casi todos olvidan,
La UNAM

Agradecimientos

A mi madre, por brindarme todo su amor y apoyo incondicional, por ser un ejemplo a seguir y un reto a superar.

A Anita, por cuidarme durante tantos años con paciencia y cariño.

A Brunilda por todo el amor que me ha brindado durante toda su vida.

A mi abuelo Roberto Miranda, por recibirme en su casa durante tantos años, por su apoyo y compañía.

A Rodrigo, Roberto (mampo) y Betsabé, por estar conmigo desde el primer día en que pisé la Facultad y por seguir aún a mi lado el día de hoy, por sus consejos y amistad verdaderos.

A Paula Sosenski, por su cariño, amistad y sonrisa en todo momento, por todo lo que significa para mí.

A Sandra Pompa, por su amistad.

A Tanya Zelaya, por su amistad, cariño y las largas pláticas interesantes, siempre algo nuevo que descubrir.

A Mitsué, Mata, Yénika, Pablo, Susana y Emmanuel, por tantos años de amistad que no se han perdido con el tiempo.

A Adolfo por invitarme al mundo de la aves, por abrirme la puerta del Museo de Zoología y permitirme ser su alumno.

A Vicente, Esteban y Samuel por enseñarme a trabajar y por permitirme llamarles amigos, por todos esos momentos agradables dentro y fuera del museo, por todos sus consejos y su camaradería. A Iván por brindar siempre una amistad sincera. A Bernardo por su amistad. A Howell por todos sus consejos e intercambio de ideas, por sus correcciones en todo momento y por todos los ratos de chorchica y rock que hemos compartido. A Erick por todas sus críticas y consejos que me permiten ver mis errores y corregirlos, además de su sincera amistad. A Yoshi por su amistad y por todos los consejos técnicos que me permitieron optimizar mi tiempo en la computadora, gracias Yoshi. A Andrés Lira por contagiarme con su entusiasmo y permitirme usar parte de los datos que tanto esfuerzo le han costado conseguir. A Edna por su cariño, consejos y crítica constructiva. A César por todos sus consejos, apoyo técnico, ayuda y amistad.

A Gaby Deras y Magali, por su alegría, luz y cariño, siempre dispuestas a ayudar.

A Fanny por aceptarme en la colección y enseñarme cómo se debe trabajar, por sus consejos y su cariño. Al *maese* Gordillé, por todos sus consejos, enseñanzas, chacota y amistad. Al profe Dr. Octavio Rojas por su tiempo y comentarios acerca de los manuscritos preliminares de este trabajo. A Othón por todos los consejos y sugerencias que me dio para mejorar mi escrito.

A todos los ornitólogos de la pajarera, por aceptarme como parte del equipo y soportar todas las malas cosas que me hacen ser yo mismo. A los herpetólogos Beto, Itzi, Uri y Mundo.

A la M. en C. Livia León por todos sus consejos, recomendaciones y literatura que me proporcionó, además de siempre tener una sonrisa para conmigo.

A mis sinodales: Dr. Adolfo Navarro, por soportar mis necesidades, apoyarme en todo momento, por su crítica constructiva, por prestarme parte de su biblioteca, por enseñarme que tan alto se puede llegar y plantarme los pies sobre la tierra, antes de volar; a los Drs. Juan José Morrone y Oscar Flores por la enorme cantidad de consejos, recomendaciones, literatura y otras tantas cosas para mejorar considerablemente este trabajo y por ser científicos modelos a seguir y una meta a alcanzar profesionalmente; al M. en C. Raúl Contreras por sus atinados comentarios y sugerencias que me permitieron ver y corregir errores fundamentales en mi trabajo y

en mi visión de la biogeografía; y al Biól. Luis Antonio Sánchez por todas las correcciones, por resolver mis múltiples dudas, y por abrirme los ojos ante el enorme y largo camino que debo de recorrer para siquiera poderme parecer al ornitólogo natural que él es.

A los profesores de la Facultad de Ciencias de la UNAM, en especial a Rosaura Mayén, Annie Pardo, Luis Felipe Jiménez, Antonio Lazcano, Zenón Cano, Ana María Velasco, Javier Carmona, Ángel Moreno, Aurora Zlotnik, Beatriz Ludlow, Adolfo Navarro, Juan José Morrone, Julio Prieto, Luis Medrano, Katia Frank, Aldi de Oyarzabal, Octavio Rojas y Marta Rocha por haberme formado como biólogo, siempre les estaré agradecido.

A A.T. Peterson de la Universidad de Kansas, Oliver Komar de SalvaNATURA y Adolfo Navarro de la UNAM, por permitirme conocer parte de las áreas externas de este trabajo.

A John Klicka, Markus Mika y Garth Spellman por sus sugerencias, amabilidad y por brindarme ánimos.

Al Loco Héctor Olguín Mongrroy por tantas risas y momentos agradables no ha hecho pasar a todos.

A todos mis compañeros del taller, por su compañía y momentos kodak en toalla.

A mis amigos de las carrera, Jerónimo, Emman, Ayim, Xóchitl, Aixchel, Alina, Alma, Fabricio, Gaby (groova), Che-che, Dan, Layla, Ileri, Ingrid, Mayra, Eria, Harry, Bety, Roberto (chihuahua) y Carmina por su amistad y compañía por tantos años.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por todos los apoyos financieros que recibí para poder generar esta tesis, a la DGAPA y al comité de becas PROBETEL.

A la Dirección de Instituto de Biología, a la Dra. Tila María Pérez y al Mtro. Armando Butanda por el permiso para consultar parte del acervo histórico de su biblioteca. A los responsables y trabajadores tan amables del Acervo Histórico de la Biblioteca del Instituto de Geología por su disposición al dejarme revisar parte de la literatura que resguardan.

A la Sociedade Brasileira de Zoología, por proporcionarme literatura fundamental para la realización de este trabajo.

A toda persona que mi mezquindad e ingratitud no haya reconocido, una sentida disculpa.

Resumen

En este trabajo se analizan los patrones biogeográficos de las aves terrestres en las islas de las Antillas y el Caribe. Se obtuvieron registros para 695 géneros y 2226 especies de la literatura. Se utilizaron 56 islas correspondientes a las Antillas Mayores, Menores, Holandesas, Bahamas, Islas Vírgenes, Islas Caimán, Cozumel, Isla Margarita, San Andrés, Providencia, y se incluyeron como áreas externas a las Islas Galápagos, Bermudas, todos los países centroamericanos, Venezuela y Península de Yucatán. Para los análisis de biogeografía de islas se hicieron ocho regresiones lineales para todas las islas a excepción de Galápagos, cuatro para datos crudos y cuatro bajo escalas logarítmicas, tanto para avifauna total como para especies endémicas a cada isla bajo dos factores: tamaño de la isla y distancia del continente. Para recuperar patrones biogeográficos se usó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE). Los análisis iniciales se realizaron con un grupo externo hipotético obteniendo cladogramas tradicionales y posteriormente se enraizaron dichos cladogramas con el área externa resultante del análisis inicial (Islas Galápagos). Los análisis de biogeografía de islas a pesar de ser significativos en algunos casos, revelan ajustes muy pobres de los datos para todos los casos, por lo que no se encontró relación entre las variables estudiadas. Para las dos alternativas de grupo externo (hipotético y existente) se eligió la segunda por ajustarse de una mejor forma a la metodología cladística, así como la evidencia conjunta y filogenética de géneros y especies. Se encontraron dos agrupamientos. 1) Norteamérica: Bahamas, Florida, Bermudas, Antillas Mayores, Menores, Islas Vírgenes, Islas Caimán, San Andrés, Providencia, Centroamérica, Yucatán y Cozumel. 2) Sudamérica: Venezuela, Trinidad, Tobago, Antillas Holandesas y la Isla Margarita. Tanto el tamaño de la isla como su distancia al continente no son factores que por sí solos alcancen a explicar la riqueza de aves terrestres en estas islas. Las agrupaciones de islas encontradas son congruentes con los modelos geológicos y biogeográficos propuestos por Rosen, las conclusiones de Bond y de una manera muy general varias de la filogenias resueltas hasta la fecha parecen mostrar una relación similar, por lo cual la avifauna terrestre de las Antillas y el Caribe parece responder a procesos vicariantes, aunque la dispersión no puede ser negada para algunos casos particulares.

Abstract

The aim of this study was to obtain biogeographical patterns based on the distribution of land birds of the West Indies and the Caribbean. Records for 695 genera and 2226 species were retrieved from the literature on 56 islands of the Greater, Lesser and Dutch Antilles, the Bahamas, Virgin Islands, Cayman Islands, Cozumel, Margarita Island, Saint Andrew and Old Providence. The Galapagos and Bermuda islands were included as outgroups, as well as all Central American countries, Venezuela and Yucatan Peninsula. Eight linear regressions were performed to test island biogeography theory for all islands except Galapagos, four under raw data, four under logarithmic scales, using all avifauna and single island endemic avifauna for two area features: size and distance to the continent. Parsimony analysis of endemism (PAE) were performed to find biogeographical patterns. Initial analysis used a hypothetical outgroup yielding regular trees, after, resulting trees were rooted with the resultant extant outgroup of the initial analysis (Galapagos Islands). Even though some statistically significant results for the linear regressions were recovered, data adjusted poorly to all models, therefore, a relation among studied variables did not exist. Extant outgroup option for retrieving cladograms was preferred over hypothetical, for better adjustment to cladistic methodologies, and also, both genera and species information used together bear phylogenetic information, thus, chosen over single taxonomic level evidence. Two island groupings were revealed. 1) North America: Bahamas, Florida, Bermuda, Greater and Lesser Antilles, Virgin Islands, Cayman Islands, Saint Andrew, Old Providence, Central America, Yucatan and Cozumel. 2) South America: Venezuela, Trinidad, Tobago, Dutch Antilles and Margarita Island. Both island size and distance to the continent are not enough to explain the species richness. Island groupings are congruent with Rosen's geological and biogeographical models, Bond's conclusions and on a very general scale they are also congruent with several phylogenies published to date, meaning West Indian and Caribbean land bird fauna appear to respond to vicariant processes, although particular distribution of some taxa can only be explained through dispersal.

ÍNDICE

▶ Introducción	1
▶ Antecedentes	6
▶ Objetivos	8
▶ Materiales y Métodos	9
▶ Resultados	20
▶ Discusión	47
▶ Conclusiones	65
▶ Literatura Citada	66

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

● Cuadro 1	División del área de estudio	10
● Cuadro 2	Datos de relación para las islas de las Antillas y el Caribe	20

Figuras

● Figura 1	División de la zona de estudio en 69 unidades	17
● Figura 2	Regionalización del Caribe en base a su avifauna terrestre	46
● Figura 3	Relación entre el número de especies de aves terrestres y el área	22
● Figura 4	Relación entre el número de especies endémicas y el área	23
● Figura 5	Relación entre el número de especies y el área en logaritmos	24
● Figura 6	Relación entre el número de especies endémicas y el área en logaritmos	25
● Figura 7	Relación entre el número de especies y la distancia al continente	26
● Figura 8	Relación entre el número de especies endémicas y la distancia al continente	27
● Figura 9	Relación entre el número de especies y la distancia al continente en escala logarítmica	28
● Figura 10	Relación entre el número de especies endémicas y la distancia al continente en escala logarítmica	29
● Figura 11	Cladograma para el nivel de especie con grupo externo hipotético	32
● Figura 12	Cladograma para el nivel de especie con las islas Galápagos como grupo externo, consenso estricto	33
● Figura 13	Cladograma para el nivel de especie con las islas Galápagos como grupo externo, consenso de mayoría	34
● Figura 14	Cladograma para el nivel de género con grupo externo hipotético	35
● Figura 15	Cladograma para el nivel de género con las islas Galápagos como grupo externo, consenso estricto	36
● Figura 16	Cladograma para el nivel de género con las islas Galápagos como grupo externo, consenso de mayoría	37
● Figura 17	Cladograma para el nivel de género y especie con grupo externo hipotético	38
● Figura 18	Cladograma para el nivel de género y especie con las islas Galápagos como grupo externo, consenso estricto	39
● Figura 19	Cladograma para el nivel de género y especie con las islas Galápagos como grupo externo, consenso de mayoría	40
● Figura 20	Cladograma de regionalización del Caribe en base a su avifauna	45



INTRODUCCIÓN

El por qué difieren los seres vivos en lugares distintos del planeta ha sido una de las preguntas que más han ocupado a los estudiosos de la naturaleza (Brown y Lomolino 1998, Llorente *et al.* 2001, Trejo Torres 2003) desde que los filósofos griegos Platón y Aristóteles comenzaron a observar el mundo hasta los científicos de nuestros días. Desde finales del Siglo XVIII y principios del XIX, la búsqueda de patrones biogeográficos ha sido un interés primordial para los científicos, ya que con dichos patrones se trata de entender la evolución de las biotas y de la Tierra misma (Espinosa-Organista *et al.* 2001). La *Histoire Naturelle* de Buffon (1749) es considerada como el inicio de la biogeografía histórica (Llorente *et al.* 2001) y precisamente, esa obra marca la incorporación de una idea "flexible" de las especies, su variación y cambio en distintas partes del planeta, así como la degeneración de los mamíferos en el Nuevo Mundo (Gerbi 1992). Tanto Humboldt como De Candolle aportaron ideas de la transmutación de las especies y de su relación con el contexto geográfico, incluso aun antes de que Darwin propusiera la evolución y la selección natural como eje principal explicatorio de la diversidad biológica (Llorente *et al.* 2001). Desde los trabajos de Darwin (1859), el análisis de la fauna y flora de las islas tuvo una mayor influencia en las teorías evolutiva y biogeográfica (Newton 2003). Con la publicación de la obra de MacArthur y Wilson (1963), el análisis de las biotas insulares tomó un lugar de gran connotación dentro de la biogeografía del Siglo XX, debido a que las islas, especialmente aquellas que forman cadenas o archipiélagos, son un laboratorio natural sobre la dispersión y el aislamiento geográfico, así como la formación de nuevas especies (Newton 2003, Trejo-Torres 2003).

El archipiélago constituido por las Antillas, también conocidas como Indias Occidentales, y las islas del Caribe, es el segundo más grande del mundo (Trejo-Torres y Ackerman 2001). Se ubica entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical; en la convergencia de las placas norteamericana, caribeña y suramericana (Wegener 1915); y en uno de los grandes nodos generados por Croizat en su obra "*Panbiogeography*" (1958). La suma de esas cualidades geográficas hace que las biotas residentes de dichas islas sean únicas y muy complejas. Para explicar esta diversidad han surgido tres teorías principales. La primera es la dispersión acuática, la cual aparentemente se aplica a la gran mayoría de

los taxones del área (Hedges 1966), y aparentemente está apoyada por algunos relojes moleculares (Maxson 1992, Hedges 1992), la falta de diversidad de órdenes y familias, así como la enorme radiación específica y genérica, además de cuestiones ecológicas como ocupación inusual de nichos o adaptaciones morfofisiológicas como el gigantismo, enanismo, así como otras extrañas adaptaciones de grupos antillanos extintos y vivientes (Hedges 2001). La segunda teoría es conocida como vicarianza proto-antillana, propuesta por Rosen (1975) y de una forma similar la de Crother y Guyer (1996 en Warren y Crother 2001), la cual indica que la biota actual de esas islas es el remanente fragmentado de una biota ancestral que tenía un continuo con la norte y suramericana en el Cretácico tardío (Hedges 2001). Surge un debate entre estas dos teorías, donde la primera basa sus argumentos en datos moleculares y la segunda en que la dispersión no es capaz de explicar los eventos de evolución biogeográfica a gran escala. Muy aparte de los argumentos a favor y en contra de ambas, es aceptado por los investigadores contemporáneos que ambos procesos actúan íntimamente para modelar los patrones biogeográficos de cualquier región (Rojas-Soto *et al.* 2003). La tercera teoría es aquella del modelo del “puente de tierra” de MacPhee e Iturralde-Vinent (1999), la cual retoma una discusión anterior a la teoría de la deriva continental por la cual se trataban de entender los procesos de distribución biológica, donde las conexiones ancestrales por puentes entre un área y otra se oponían a la dispersión a largas distancias (Hedges 2001). A pesar de que en general no hay evidencia geológica que defienda la existencia de dichos puentes, en el caso de las Antillas, existe la cordillera de Aves, que es la excepción a la regla. Cualquiera que sea la causa de la singular biota antillana, o la interacción de esas teorías o de otras más, la comprensión de sus patrones biogeográficos se hace absolutamente necesaria.

Desde el siglo pasado numerosos trabajos se han realizado para tratar de explicar la biogeografía de la subregión antillana, tanto del punto de vista florístico como faunístico (*e.g.* Wallace 1881, Darlington 1957, Samek *et al.* 1988, Hedges *et al.* 1992, Murphy y Collier 1996, Trejo-Torres y Ackerman 2001) de los cuales, la mayoría parece orientarse hacia los grupos de vertebrados e insectos. Recientemente, Morrone (2000) con un modelo panbiogeográfico usando numerosos taxones de diferentes afinidades filogenéticas (plantas vasculares, invertebrados y vertebrados), propone una nueva regionalización de la

subregión caribeña en la cual se detectan 29 provincias, de las cuales, las Antillas son ubicadas dentro de siete.

La elección de la metodología para poder entender las afinidades de las biotas de las Antillas y el Caribe debe de estar ligada forzosamente a un modelo objetivo con regiones bióticas bien delimitadas (Trejo-Torres y Ackerman 2001). Usualmente, el método más correcto para inferir las relaciones entre las áreas de endemismo es la biogeografía cladista (Flores-Villela y Goyenechea 2001), ya que ella incorpora la información filogenética de varios taxones independientes en una hipótesis evolutiva en común. El problema reside en que para muchos taxones todavía no están resueltas sus relaciones evolutivas, o existe más de una hipótesis de relación para un mismo taxón a la hora de construir un cladograma general de áreas (Cracraft 1988 en Flores-Villela y Goyenechea 2001, Morrone y Carpenter 1994 en Flores-Villela y Goyenechea 2001).

Una forma alternativa para realizar un análisis parsimonioso de distribución de taxones es aquel indicado por Rosen y Smith (1988), Morrone y Crisci (1995) y Escalante y Morrone (2003), llamado “análisis de parsimonia de endemismos” PAE (por sus siglas en inglés). El reconocimiento de este último método como parte de la biogeografía histórica ha sido cuestionado (Brooks y van Veller 2003), principalmente por no incluir información filogenética de los taxones utilizados y porque el uso de un algoritmo de parsimonia no es suficiente para catalogar al PAE como un método histórico (Flores-Villela com pers.). La información filogenética queda suplida por la inclusión de taxones supraespecíficos (Morrone y Crisci 1995). Con respecto al enraizamiento del árbol resultante, se asume un grupo externo codificado con ceros (Escalante y Morrone 2003), y de no incluirse varios grupos externos, es imposible diagnosticar la verdadera monofilia de las áreas de estudio. Al usar en la raíz hipotética únicamente ceros, la presencia de cualquier taxón, en especial aquellos cosmopolitas se interpreta como una sinapomorfia, lo cual puede llevar a la conformación de grupos sostenidos por caracteres que realmente son plesiomorfias; por lo cual, sería conveniente buscar un área que bajo el mismo análisis de parsimonia de endemismos identifique uno de esas áreas o grupos externos incorporados al análisis como

un área externa existente y que aquellos taxones que en ella aparezcan puedan servir para polarizar a los demás taxones usados para unir las áreas de estudio.

Utilizando la distribución cruda de los taxones, y sólo a recientes fechas, el análisis de la fauna del continente americano, en especial de México, ha sido procesado por regionalización de endemismos (García-Trejo 2002; Rojas-Soto *et al.* 2003, Navarro *et al.* en prensa), generando una nueva visión natural de las áreas de endemismo en el país; aunque esa metodología ha sido aplicada también a la flora y a otros grupos zoológicos (Morrone 1998; Morrone *et al.* 1999; Luna y Alcántara 2001) de áreas del mismo continente, así como a otras porciones insulares (Bisconti *et al.* 2001).

De todos los grupos de vertebrados existentes, las aves son el grupo mejor conocido (Mayr 1986, del Hoyo *et al.* 1992, Navarro y Benítez 1993). Las aves presentan ventajas para los estudios biogeográficos, debido a tres factores principalmente: sus relaciones evolutivas se conocen relativamente bien; los patrones geográficos de variación morfológica han sido estudiados exhaustivamente; y finalmente, sus distribuciones en gran parte del mundo han sido plasmadas en mapas de una manera correcta, gracias a la popularidad que estos seres poseen y una relativa mayor facilidad de identificación (Newton 2003). El conocimiento de la avifauna es tal que formar bases de datos computarizadas que recopilan la información de colecciones científicas y museos de historia natural en varios países, de manera confiable, es hoy posible. El manejo de datos de dichas bases fundamentadas en registros puntuales de aves, en combinación con sistemas de información geográfica y modelos predictivos abren la posibilidad para que una serie de estudios tanto ecológicos (Ríos-Muñoz 2002, Nakazawa 2003) como biogeográficos (García-Trejo 2002, Rojas-Soto *et al.* 2003, Sánchez-González en prep.), puedan realizarse (Navarro *et al.* 2003).

Con respecto a la fauna del Nuevo Mundo, en particular las aves de las Antillas y el Caribe, éstas maravillaron a los primeros colonizadores y exploradores europeos que llegaron al continente Americano. Aunque la exploración y colecta ornitológica en varias de esas islas inició a mediados del Siglo XVIII, la transición de recuentos ornitológicos

basados en una historia natural meramente descriptivos a una biología formal, se da gracias a la sistematización de los estudios sobre las aves de la región con los numerosos trabajos de Bond (1934-1987) desde los años 30's hasta mediados de los 80's. Gracias a sus aportaciones, sumadas a las de otros expedicionarios, colectores y científicos, hoy en día se tienen vastos inventarios de ejemplares y listados de especies muy completos en colecciones y museos del mundo (e.g. Bond 1956 y AOU 1983). En la pasada década y a principios de ésta, varias de las guías de campo que describen la avifauna de la zona han sido elaboradas (e.g. French 1991, Raffaele *et al.* 1998, Garrido y Kirkconnell 2000), recopilando tanto importantes datos puntuales, como valiosas aportaciones ecológicas, biológicas y de conservación.

Respecto a los patrones biogeográficos de la avifauna caribeña y antillana, pocos trabajos se han realizado (Garrido *et al.* 1997, Lovette *et al.* 1999, Hunt *et al.* 2001, Williams y Steadman 2001). Más aún, ninguno considera a la avifauna de forma global, y los métodos por los cuales se han analizado sus patrones no han sido capaces de explicar de una forma parsimoniosa y contundente las afinidades biogeográficas del conjunto de islas.

Una prueba que considere a la avifauna y que proporcione un análisis de sus áreas de endemismo se hace necesaria para el área antillano-caribeña, debido a que no existe ningún tratamiento similar hasta el momento sobre la fauna de la zona, salvo la aproximación florística reciente de la familia Orchidaceae (Trejo-Torres y Ackerman 2001), donde se predice un resultado similar entre orquídeas y aves.

El trabajo que aquí se presenta pretende analizar las afinidades avifaunísticas de las islas de las Antillas y el Caribe con base en la información recopilada de la literatura, por medio de biogeografía de islas y análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tanto con un grupo externo hipotético como un grupo externo existente, y comparar sus resultados con otras regionalizaciones de la zona, estudios de otros autores con respecto a la geología del Caribe, y filogenias resueltas de grupos taxonómicos típicos de la región para tratar de derivar las causas históricas de la distribución actual de la avifauna de esa zona.

ANTECEDENTES

Ornitología de las Antillas

Con respecto a las Antillas en general, James Bond hizo el recuento, listado y análisis de toda la avifauna en “*The Check-list of the birds of the West Indies*” (Bond 1940, Bond 1950a), y sus suplementos.

Con respecto a Cuba, Garrido y Kirkconnell (2000), mencionan a M.A. Vigors, Miguel Rodríguez Ferrer y Juan Gundlach como los precursores del estudio de la aves en dicha isla. Los reportes de Bangs y Zappey (1905), Todd (1917), Wetmore (1930), Bond (1950b), Garrido y Schwartz (1969), Garrido (1975) y (Garrido 1980) documentan varias expediciones ornitológicas en ella.

Con respecto a La Española, según Bond (1974) “es la más desconocida de las Antillas Mayores”. Sólo han estado al alcance los reportes Wetmore y Lincoln (1931) y López-Medrano y Rodríguez-Contreras (com. pers.). Komar *et al.* (en prensa) han estudiado en República Dominicana el Virus del Nilo en aves neotropicales y neárticas migrantes.

Para Puerto Rico, Biaggi (1974) destaca los trabajos de André Pierre Ledru, Gundlach, Stejneger, Richmond, Wetmore, Bowdish, Worthington, Anthony, Allen, Peters, Struthers, Potts, Danforth y Bond.

En relación con la avifauna de Jamaica, solo fue posible consultar el trabajo de Sclater (1910).

Para Trinidad y Tobago, French (1991) presenta una vasta recopilación histórica de la ornitología de ellas. Bond (1970a) publicó un panfleto de todas las aves nativas y residentes de invierno de Tobago.

Con respecto a las islas de la costa norte de Sudamérica, Hilty (2003) destaca las primeras notas científicas del Barón Joseph Jacquin de Holanda y su hijo, Alexander von Humboldt y varios naturalistas y expedicionarios norteamericanos.

Trabajos descriptivos, taxonómicos, biogeográficos y filogenéticos.

La descripción de las especies de aves colectadas en la Antillas y en las islas costeras de Centro y Sudamérica fueron realizadas por Linneo (1758), Buffon (1749), Vieillot (1805, 1834) y Voisin y Voisin (2001, 2002).

Del continente sudamericano, Cory (1913), Bond (1934a), así como Phelps y Phelps (1958), sólo por mencionar algunas. Wetmore (1960) hizo recuentos de las aves fósiles (Raffaele 1989).

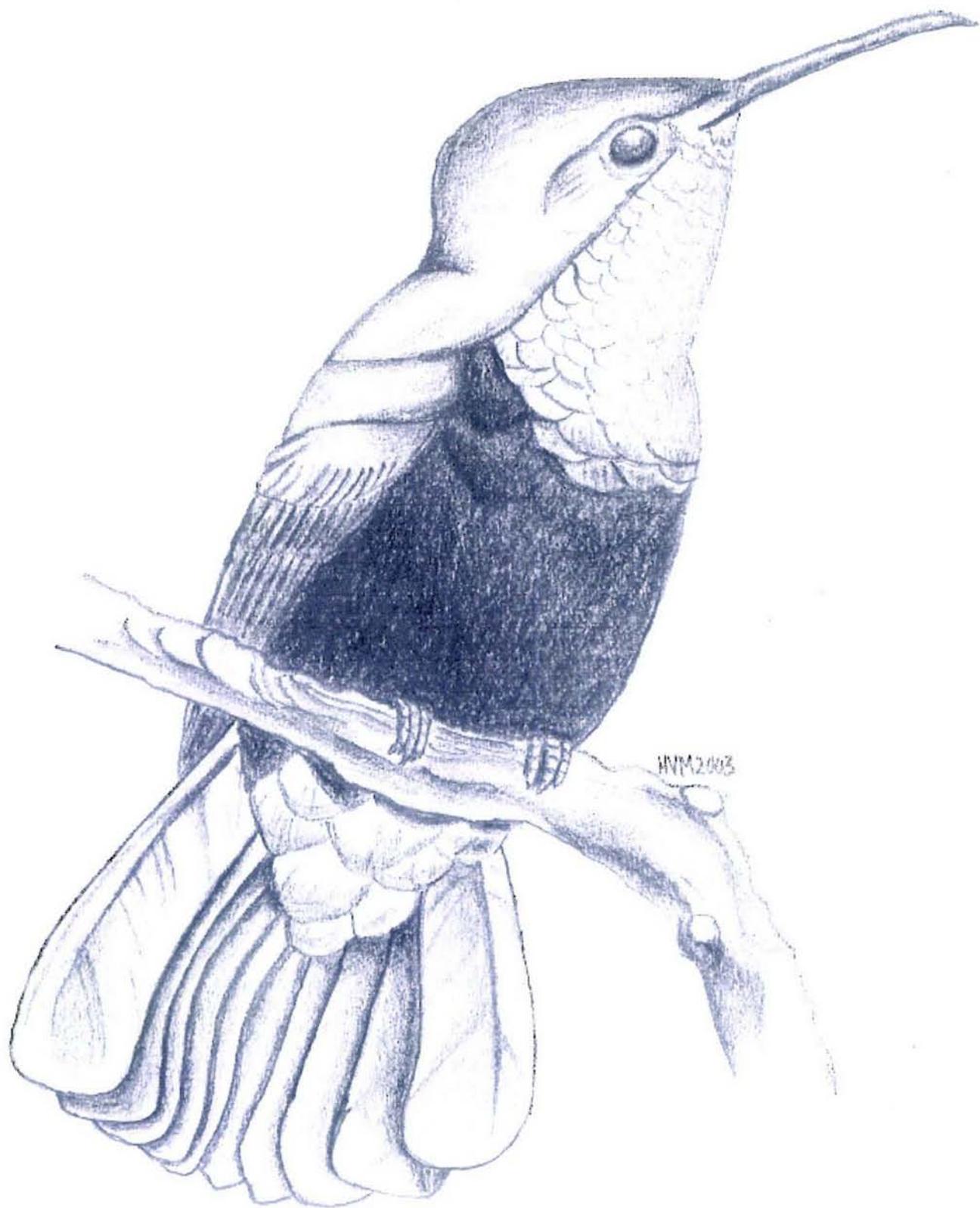
Las revisiones de las afinidades de la avifauna de las Antillas fueron analizadas por Bond (1934b, 1948 y 1963a), y Mayr (1946).

Existen publicaciones que hacen referencia a ciertos grupos de aves, como los trabajos de Marien y Koopman (1955), Garrido y García-Montaña (1967a, 1967b y 1968), Garrido y Kreisel (1972), Bond (1934c, 1943, 1944 y 1950c), Garrido *et al.* (1997), Ricklefs y Bermingham (2001), Hunt *et al.* (2001), Omland *et al.* (1999), Lovette *et al.* (1999), Russello y Amato (2004) y Joseph *et al.* (en prensa).

Las guías de campo para la avifauna del neotrópico, son el resultado final de todas las colectas de ejemplares, expediciones, descripciones de historia natural y análisis taxonómicos y distribucionales (Bond 1956, Phelps y Meyer de Schauensee 1978, Raffaele 1981, National Geographic Society 1983, French 1991, Howell y Webb, 1995, Stotz *et al.* 1996, AOU 1998, Raffaele *et al.* 1998, Garrido y Kirkconnell 2000 y Hilty 2003).

OBJETIVOS

- a) Generar una base de datos basada en la distribución de la avifauna total de las Antillas e Islas Caribeñas, a partir de la bibliografía especializada.
- b) Analizar los valores de riqueza de especies a los modelos de tamaño del área y distancia al continente sugeridos por la biogeografía de islas.
- c) Reconocer las relaciones biogeográficas avifaunísticas de cada grupo de islas con las zonas continentales cercanas, por medio de un análisis de parsimonia de endemismos.
- d) Comparar las agrupaciones de áreas de endemismos resultantes con grupos externos hipotéticos y existentes.



MATERIAL Y MÉTODOS

Delimitación del área de estudio

La zona de las Antillas y el Caribe (Figura 1), situada entre las coordenadas geográficas (9° 50' N, 50° 40' W y 20° 40' N, 80° 52' W), comprende un conjunto de 115 islas, que van desde vastas masas insulares, medianas hasta muchas pequeñas islas, cayos e islotes; pertenecientes a diferentes estados internacionales o bien otras forman repúblicas independientes. Para efectos prácticos, en este estudio, las islas de las Antillas y el Caribe quedan comprendidas por: las Bahamas, Antillas Mayores, Antillas Menores e islas de la cuenca caribeña (Cuadro 1).

Unidades de estudio

La subregión del Caribe (Morrone 2000) fue dividida en 69 unidades (Figura 1), incluyendo todas las Antillas Mayores, sin tomar en cuenta las pequeñas islas adyacentes pertenecientes a cada demarcación política; las Islas Caimán; las Islas Vírgenes; las Antillas Menores sin tomar en cuenta bancos arrecifales; las islas Bahamas y las Bahamas británicas; Antillas holandesas; islas de la costa norte de Sudamérica; Trinidad y Tobago, islas caribeñas cercanas a Centroamérica; y finalmente se tomaron grupos externos como los países centroamericanos, Península de Yucatán, Florida, Bermudas y las Islas Galápagos (Cuadro 1)

Dado que la Tierra y la biota evolucionan juntas (Croizat 1958), las barreras geográficas son la principal causa de la fragmentación de un área geográfica y por resultado, del aislamiento reproductivo y formación de nuevas especies (Espinosa-Organista *et al.* 2001). Si las avifaunas de las Antillas Mayores en un tiempo pasado fueron un conjunto y se separaron por eventos vicariantes, es probable que las especies características de un hábitat de una isla en particular estén estrechamente relacionadas a las típicas de un hábitat homólogo en otra isla. Por lo tanto, con base en el Figura 1, las Antillas Mayores, la Península de Yucatán y Venezuela fueron divididas por sus principales cadenas montañosas y sus tierras bajas en entidades independientes (Cuadro 1), conformados y delimitados por regiones naturales (Cuadro 1). Las divisiones se hicieron de

la siguiente forma: las regiones que aparecen en colores claros corresponden a tierras bajas y las tierras altas corresponden a colores oscuros (Figura 1), y los registros para cada tierra alta o baja de cada isla se separaron y capturaron en la base de datos, conforme a los mapas de distribución para cada especie contenidos en la literatura especializada de cada área (Cuadro 1). Quedó excluido de una división altitudinal, es decir en tierras bajas y altas, todo Centroamérica, por la falta de literatura especializada de las distribuciones particulares de las aves de cada país o de sus mapas; y Florida, ya que bajo el criterio altitudinal, se le puede considerar como un área homogénea. Todas las demás islas que conforman la Antillas y el Caribe, por su tamaño, no fueron divididas a una escala menor.

Cuadro 1. División del área de estudio. La columna “Área” hace referencia a una agrupación tradicional dentro de la subregión del Caribe o una adscripción política. La columna “Unidades” hace referencia a los países o dependencias políticas en las que las áreas están tradicionalmente divididas. La columna “División” hace referencia a la fragmentación de unidades muy grandes que se usó para este estudio. La columna “Rango” hace referencia a las porciones geográficas que se incluyeron en cada división. La columna “Codificación” hace referencia a cómo es representada la unidad de estudio en los análisis de parsimonia de endemismos. La columna “Literatura” hace referencia a la fuente de donde se obtuvieron los registros de distribución y estatus de residencia de las aves de las Antillas y el Caribe. El símbolo # corresponde al número de las unidades en el mapa del área de estudio (Figura 1)

Área	Unidades	División	Rango	#	Codificación	Literatura
<i>Antillas Mayores</i>						
	Cuba					
		Montañas del Oeste	Sierra de los Órganos y Sierra del Rosario	1	CubaMonW	Garrido y Kirkconnell 2000.
		Montañas del Centro	Sierra de Trinidad	2	CubaMonC	Garrido y Kirkconnell 2000.
		Montañas del Este	Sierra Maestra, Sierra de Nipe, Sierra del Cristal y Sierra del Purial	3	CubaSicMae	Garrido y Kirkconnell 2000.
		Tierras bajas	Península de Zapata y resto de la isla	4	CubaBajas	Garrido y Kirkconnell 2000.
		Isla de Pinos	Isla de Pinos	5	Pinos	Garrido y Kirkconnell 2000.
	Española					
		Montañas del Sur	Masif du Sud, Masif de la Hotte y Sierra de Bahoruco	6	EspMonSur	Raffaele <i>et al.</i> 1998
		Montañas del Centro	Cordillera Central y	7	EspMazCen	Raffaele <i>et al.</i> 1998

		Cordillera Septentrional	8	EspBajas	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Jamaica	Tierras bajas			
		Tierras altas	9	JamaicaA	Raffaele <i>et al.</i> 1998
		Tierras bajas	10	JamaicaB	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Puerto Rico				
		Tierras altas	11	PuertoRicoA	Raffaele <i>et al.</i> 1998
		Tierras bajas	12	PuertoRicoB	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Islas Caimán</i>					
	Islas Caimán	Grand Cayman, Little Cayman y Cayman Brac	13	Cayman	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Islas Virgenes</i>					
	Estados Unidos	Santa Cruz	14	StCroix	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Reino Unido	Anegada	15	Anegada	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Antillas Holandesas del Norte</i>					
	San Martín	San Martín	16	StMartin	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Saba	Saba	17	Saba	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Eustaquio	San Eustaquio	18	StEus	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Antillas Holandesas del Sur</i>					
	Aruba	Aruba	19	Aruba	Stotz <i>et al.</i> 1996 y Voous 1983
	Bonaire	Bonaire	20	Bonaire	Stotz <i>et al.</i> 1996 y Voous 1983
	Curaçao	Curaçao	21	Curacao	Stotz <i>et al.</i> 1996 y Voous 1983
<i>Antillas Menores</i>					
	Anguilla		22	Anguilla	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Bartolomeo		23	StBart	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Cristóbal y Nevis	San Cristóbal (Saint Kitts) y Nevis	24	StCrisNevis	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Antigua		25	Antigua	Raffaele <i>et al.</i>

	Barbuda		26 Barbuda	<i>al. 1998</i> Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Guadalupe		27 Guadalupe	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Montserrat		28 Montserrat	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Dominica		29 Dominica	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	29 Martinica		30 Martinica	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Santa Lucía		31 StaLucia	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Barbados		32 Barbados	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Vicente y las Granadinas	San Vicente	33 StVicente	Raffaele <i>et al.</i> 1998
		Las Granadinas	34 Granadinas	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Granada		35 Granada	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Bahamas</i>				
	Grand Bahama	Grand Bahama	36 Grand	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Andros	Andros	37 Andros	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Abaco	Abaco	38 Abaco	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	New Providence	New Providence	39 NewProvidence	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Archipiélago de la islas Bimini	Todas las islas del archipiélago de las Bimini	40 Bimini	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	40 Eleuthera	Eleuthera	41 Eleuthera	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Long Island	Long	42 Long	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Cat Island	Cat	43 Cat	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Grand Exuma	Grand Exuma	44 Exuma	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Salvador	San Salvador	45 SanSalvador	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Crooked Island	Crooked	46 Crooked	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Mayaguana	Mayaguana	47 Mayaguana	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	Grand Inagua	Grand Inagua	48 Inagua	Raffaele <i>et al.</i> 1998
<i>Bahamas británicas</i>				
	Turks y Caicos	Grand Turk, Little Turk, Caicos Island	49 TurkCaicos	Raffaele <i>et al.</i> 1998

Trinidad y Tobago

	Trinidad		50	Trinidad	French 1991
	Tobago		51	Tobago	French 1991
<i>Centroamérica</i>					
	Guatemala		52	Guatemala	Stotz <i>et al.</i> 1996
	Belice		53	Belice	Stotz <i>et al.</i> 1996
	El Salvador		54	El Salvador	Stotz <i>et al.</i> 1996
	Honduras		55	Honduras	Stotz <i>et al.</i> 1996
	Nicaragua		56	Nicaragua	Stotz <i>et al.</i> 1996
	Costa Rica		57	Costa Rica	Stotz <i>et al.</i> 1996
	Panamá		58	Panamá	Stotz <i>et al.</i> 1996
<i>México</i>					
	Península de Yucatán				
	Tierras altas	Sur de Campeche y Norte de Chiapas.	59	YucatánA	Howell y Webb 1995
	Tierras bajas	Planicie de la península	60	YucatánB	Howell y Webb 1995
	Cozumel		61	Cozumel	Howell y Webb 1995
<i>Venezuela</i>					
	Tierras bajas	Delta Amacuro, Orinoco, Guárico, Apure, Bolívar y Amazonas	62	VenezuelaB	Phelps y Meyer de Schauensee 1978 y Hilty 2003
	Tierras altas	Sierra de Perijá, Sierra de Táchira, Cordillera de Mérida, Cordillera de la Costa, Sierra de Monagas y Sucre	63	Andes	Phelps y Meyer de Schauensee 1978 y Hilty 2003
	Isla Margarita		64	Margarita	Phelps y Meyer de Schauensee 1978 y Hilty 2003
<i>Estados Unidos</i>					
	Florida	Estado de Florida	65	Florida	National Geographic Society 1983
<i>Bermudas</i>					
	Islas Bermudas	Archipiélago de las Islas Bermudas	66	Bermudas	National Geographic Society 1983

<i>Ecuador</i>	Islas Galápagos	Archipiélago de las Islas Galápagos	67 Galápagos	Lira-Noriega 2003
<i>Colombia</i>	Providencia		68 Providencia	Raffaele <i>et al.</i> 1998
	San Andrés		69 SanAndres	Raffaele <i>et al.</i> 1998

Cuadro 1. Cont...

Obtención de datos

Los registros de la avifauna de la zona se obtuvieron de los listados y guías de campo publicados para ella (Cuadro 1), basados en el concepto biológico de especie manejado por la AOU (1998) y su última actualización (Banks *et al.* 2003). Para los registros de Sudamérica y las islas en su costa norte, la taxonomía manejada es la de Stotz *et al.* (1996). Con el objetivo de homogenizar datos y evitar redundancias taxonómicas, ante las eventuales discrepancias entre las dos taxonomías se dio preferencia a la AOU (1998). Se utilizaron únicamente aves terrestres y dulceacuículas, de aquí en adelante mencionadas como aves terrestres, excluyendo los siguientes órdenes: Procellariiformes, Gaviiformes, Podicipediformes, Pelecaniformes, Charadriiformes y Anseriformes. El uso únicamente de aquellas aves terrestres que sean residentes, sugerido por Rojas-Soto *et al.* (2003) sirve para evitar posibles redundancias y responden a otros patrones de distribución, como es la migración (Morrone 2001) y a la vez que la distribución de aves marinas está determinada por la productividad primaria del océano y por la acción de las corrientes marinas (Newton 2003).

Procesamiento y captura de datos

La conformación de una base de datos y matriz de presencia-ausencia se realizó en el Programa MS Excel Versión 2000 (Microsoft Corporation 1999). Las columnas correspondieron a las unidades de estudio y las filas a las especies. En la matriz se codificaron las presencias en "1" las ausencias como "0" (Escalante y Morrone 2003) y las posibles ocurrencias como "?", en casos donde existe duda acerca de la presencia de un

registro, como por ejemplo varias especies reportadas por Gaumer en Cozumel (Griscom 1926, Bond 1961a). De manera conjunta, a cada registro de presencia en una celda anexa se le otorgó un estatus de residencia, basado en la literatura ornitológica para cada unidad (Cuadro 1), homogenizada con los criterios generales usados por Navarro y Benítez (1993) de la siguiente forma: P (especie que tiene una residencia permanente en la unidad de estudio, equivalente a la residencia todo el año), T (especie que tiene una residencia temporal en la unidad de estudio, la cual conjunta visitantes de verano, reproductores de verano, visitantes de invierno y transitorios) y V (especie que tiene un estatus accidental o de vagancia en la unidad de estudio, usualmente atribuido a eventos climáticos, como huracanes o tormentas). Para las especies de residencia permanente, se indicó adicionalmente en una celda anexa cuáles de ellas son endémicas a una determinada isla o demarcación política, dependiendo el caso, con la categoría de E. Los registros de especies introducidas por el hombre en las unidades de estudio fueron eliminados del análisis. El motivo de homogenizar dichos estatus de residencia atiende a la falta de información particular para los registros temporales en los países centroamericanos, debido a que en Stotz *et al.* (1996) no existe distinción entre migrantes de verano, de invierno, o transitorios.

Análisis de riqueza de aves terrestres conforme la Biogeografía de Islas

Para cada una de las islas, se obtuvo el número de especies de aves terrestres, incluyendo residentes permanentes, temporales, accidentales y endémicas, en conjunto con información geográfica relevante a cada una de ellas (Cuadro 2). Adicionalmente, en el programa ArcView Ver. 3.2 (ESRI 1999) con un tema y un mapa “*shape*” mundial, se hizo un acercamiento a la zona del Caribe y con la herramienta de regla se midió la distancia más corta en kilómetros de cada una de las islas al continente (Cuadro 2). La superficie en kilómetros cuadrados (Cuadro 2) se tomó de un diccionario geográfico especializado (Nuevo Espasa Ilustrado 2003). Con esos datos se hicieron 8 regresiones lineales, las cuatro primeras para comprobar si el número de especies está en razón al tamaño de la isla (Figuras 3-6), y las cuatro últimas para analizar el papel de la distancia al continente de una isla (Figuras 7-10). Para las dos primeras regresiones de cada grupo (Figuras 3, 4, 7 y 8) se utilizaron los datos crudos y para las dos últimas (Figuras 5, 6, 9 y 10) de cada grupo se

usaron escalas logarítmicas. La primera y tercera regresiones de cada grupo (Figuras 3, 5, 7 y 9) usaron los números de avifauna terrestre total y la segunda y cuarta regresiones del segundo grupo (Figuras 4, 6, 8 y 10) utilizaron los valores de especies endémicas, haciendo una distinción entre dos categorías; endémica a un país, para los casos en que dos islas forman parte de una entidad política, como el caso de Cuba y la isla de Pinos, y Península de Yucatán y Cozumel en el caso de México; o endémica a una sola isla, en cuyo caso, las especies endémicas compartidas entre Cuba y las isla de Pinos fueron eliminadas, así como las endémicas compartidas entre la Península de Yucatán y Cozumel. Los análisis estadísticos se hicieron en el programa JMP Versión 3.2.1 (SAS Institute Inc, 1997) y la representación gráfica en el programa MS Excel Versión 2000 (Microsoft Corporation 1999).

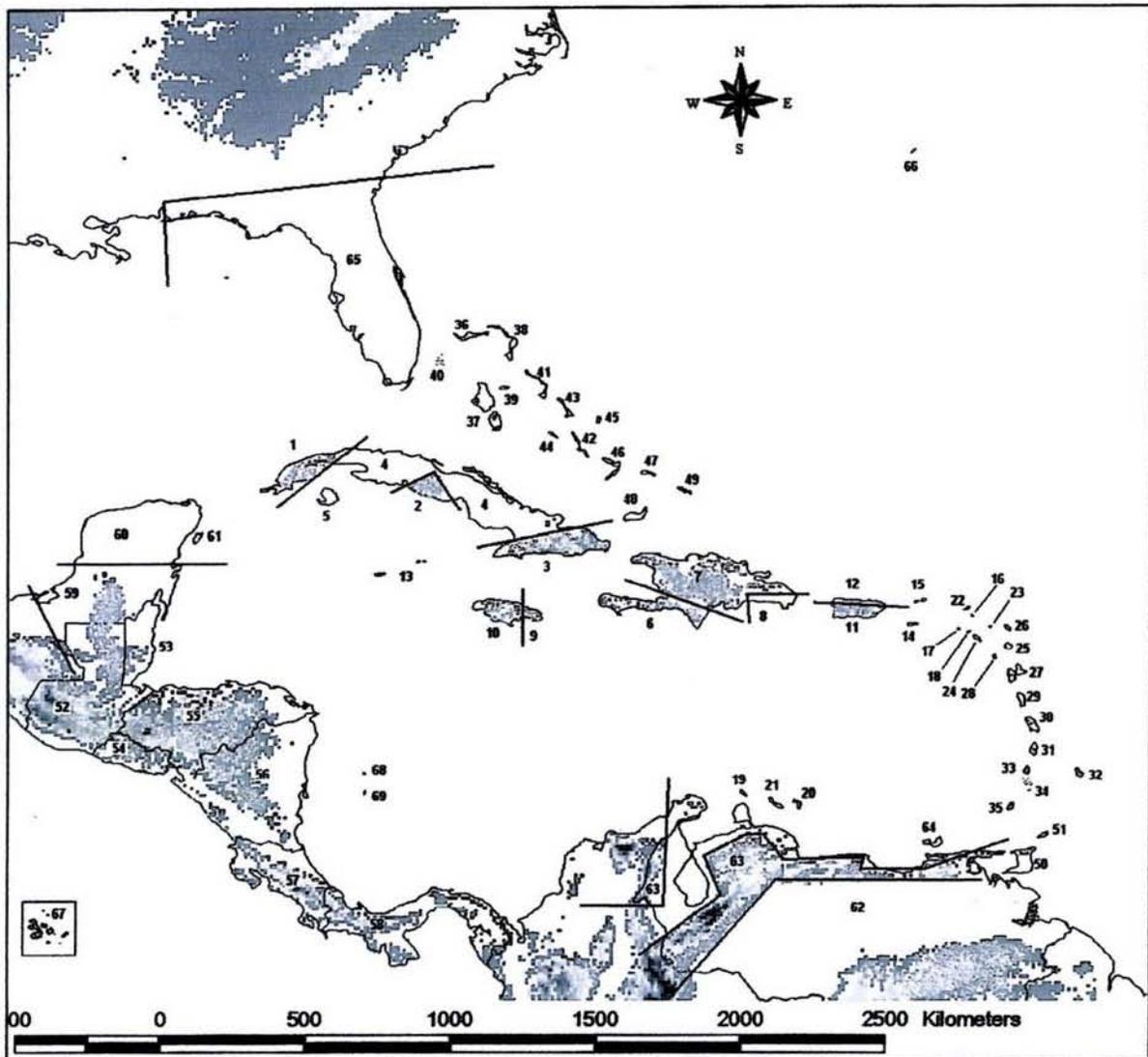


Figura 1. División de la subregión de las Antillas y el Caribe en 69 unidades de estudio. Los números en el mapa corresponden a la columna con el símbolo “#” del Cuadro 1. Las áreas sombreadas separadas por líneas negras indican los elementos montañosos que se ocuparon para hacer las divisiones propuestas.

Transformación de la matriz

La matriz, debido a la posición vertical de captura de datos del programa Excel, fue transpuesta de forma horizontal en el programa JMP Versión 3.2.1 (SAS Institute Inc, 1997) y transformada en formato Nexus en un archivo de texto.

Análisis de Parsimonia de Endemismos

Para encontrar las afinidades avifaunísticas entre las islas de las Antillas y el Caribe, se usó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés). Este método de la biogeografía histórica une áreas, de manera análoga a los taxones en cladística, con base en los taxones que comparten, análogo a los caracteres (Morrone 1994, 1998, Costa *et al.* 2000, Bisconti *et al.* 2001, De Grave 2001, Goldani *et al.* 2002), de acuerdo con la solución más parsimoniosa (García-Trejo 2002). La identificación de áreas de endemismo es sugerida por varios autores (Cavieres *et al.* 2002, Rojas-Soto *et al.* 2003) como la virtud automática del PAE, con la posibilidad de hacer inferencias históricas si las áreas de endemismo encontradas por el análisis corresponden a resultados obtenidos por biogeografía cladística (Silva y Oren 1996, Costa *et al.* 2000).

Se usaron las 69 unidades de estudio (Cuadro 1, Figura 1) con los registros para género y especie de aves distribuidas en las Antillas, islas del Caribe y zonas continentales cercanas. Dos de esas 69 unidades, las islas Bermudas y las islas Galápagos, no están consideradas tradicionalmente como parte de la subregión del Caribe. Su inclusión se hizo para probar la monofilia de las islas de las Antillas y el Caribe tradicionalmente reconocidas.

Inicialmente, se corrieron tres análisis de parsimonia de endemismos, el primero para los registros sólo a nivel de especie, el segundo sólo a nivel de género y el tercero a nivel de género y especie en conjunto. Todos los análisis se corrieron utilizando el programa NONA ver.2.0. (Goloboff 1993) por medio del visor WinClada ver.0.9.99 (Nixon 2000). Para enraizar los árboles se agregó un área hipotética codificada en ceros (Escalante y Morrone 2003).

La estrategia óptima de búsqueda del árbol más parsimonioso es la búsqueda exhaustiva (Morrone 2001). Existe el problema que para un conjunto de más de 20 taxones el número de árboles posibles crece exponencialmente (Kitching *et al.* 1998), por lo que

deben usarse métodos heurísticos (Morrone 2001); y la permutación global de ramas (*branch swapping*) por corte y reconexión de árbol (TBR por sus siglas en inglés) es el más recomendado (Morrone 2001). Una alternativa al método anterior, también heurístico, es la parsimonia de matraca (*island ratchet*), la cual utiliza un muestreo aleatorio en las diferentes islas de árboles posibles con un porcentaje pequeño de caracteres seleccionados, con la propiedad de generar árboles parsimoniosos en tiempos muy cortos, en especial con juegos de caracteres grandes (Nixon 1999).

Se utilizaron ambos métodos, para la permutación de ramas se le pidió al programa que salvara máximo 1000 árboles, 100 réplicas y 100 árboles iniciales; y para la parsimonia de matraca o de salto de islas se hicieron 200 iteraciones por réplica, con retención de un árbol y con muestreo en el 10% de los caracteres. Los árboles encontrados por parsimonia de matraca arrojaron los mismos resultados que los obtenidos por búsqueda heurística por lo que no son presentados. A los árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en cada análisis se les aplicó un consenso estricto. Posteriormente se jugó con la polarización de caracteres con base en un área externa existente, ya que el grupo externo más relacionado robustece la monofilia del análisis (Morrone 1994, Kitching *et al.* 1998) y con un área externa existente se eliminan las especies cosmopolitas que sólo oscurecen los patrones subyacentes. El área que resultó el grupo externo existente a las unidades utilizadas en este estudio fue las islas Galápagos (Figuras 11, 14 y 17), por lo que se repitieron los tres análisis para los diferentes tipos de datos (especies, géneros y los dos en conjunto), eliminando el grupo externo hipotético y reemplazándolo por las islas Galápagos. De los árboles obtenidos para cada análisis se les volvió a aplicar un consenso estricto y en esta ocasión también un consenso de mayoría.

El consenso de mayoría de los cladogramas obtenidos para los niveles taxonómicos de especie y género en conjunto (Figura 19), es el resultado de la inclusión de información filogenética reciente (nivel de especie), con información antigua (nivel de género), bajo el supuesto de que los géneros aparecieron antes de las especies (Morrone *com pers.*); por lo que fue el elegido para regionalizar la zona del Caribe en un mapa (Figura 2) en donde se

señalaron las diferentes afinidades avifaunísticas resultantes del análisis de parsimonia de endemismos.

RESULTADOS

Análisis de la riqueza de especies en aves terrestres.

Para la zona del Caribe, se registraron un total de 695 géneros y 2226 especies, distribuidas en las 69 unidades de estudio (Cuadro 1).

Cuadro 2. Datos de relación para las islas de las Antillas y el Caribe. Número de especies de aves terrestres (spp), especies endémicas por país (sppend), especies endémicas a cada isla (sppend2), superficie (km²) y distancia más corta de la isla al continente (km).

Isla	spp	sppend	sppend2	Superficie	Distancia
Abaco	159	0	0	1681	209.6
Andros	156	0	0	5957	209.61
Anegada	110	1	0	64	866.99
Anguilla	48	0	0	96	823.3
Antigua	82	0	0	280	693.77
Aruba	106	0	0	193	26.78
Barbados	91	0	0	430	362.68
Barbuda	66	0	0	160.6	757.44
Bermuda	189	0	0	53	1044.36
Bimini	146	0	0	23	82.44
Bonaire	109	0	0	290	89.72
Cat	147	0	0	388	462.52
Caimán	137	2	2	259	488
Cozumel	162	8	3	477.856	15.56
Crooked	126	0	0	241	671.81
Cuba	231	21	8	108436	200.83
Curaçao	112	0	0	444	65.04
Dominica	98	2	2	750	498.2
Eleuthera	153	0	0	484	343.78
Española	179	25	25	77387	578.03
Exuma	145	0	0	290	476.7
Granada	80	1	1	311	141.24
Granadinas	79	0	0	59.2	190.39
Grand Bahama	165	0	0	1373	104.75
Guadalupe	94	1	1	1433.6	579.98
Inagua	131	0	0	1551	830.31
Jamaica	190	27	27	10991	628.94
Long	144	0	0	596	545.91
Margarita	128	0	0	1071	26.5

Martinica	91	1	1	1128	426.28
Mayaguana	128	0	0	285	803.2
Montserrat	60	1	1	98	657.76
New Providence	154	1	1	207	275.63
Pinos	151	13	0	2398	375.82
Providencia	39	0	0	18	222.19
Puerto Rico	162	13	12	9086	737.72
Saba	53	0	0	13	764.36
San Andrés	63	1	1	26	191.76
San Bartolomé	71	0	0	21	789.08
San Eustaquio	40	0	0	20.7	743.63
San Martín	64	0	0	82	802.33
San Salvador	146	0	0	163	600.53
Santa Lucía	96	4	4	617	345.55
San Vicente	86	2	2	346.4	277.16
San Cristobal y Nevis	71	0	0	269.4	715.16
Santa Cruz	111	0	0	207	798.08
Tobago	135	0	0	300.4	123.07
Trinidad	313	0	0	4820	15.25
Turk y Caicos	129	0	0	430	933.96

Cuadro 2. Cont...

De esta forma, con los datos de riqueza y geográficos (Cuadro 2) se hicieron ocho regresiones lineales (Figuras 3-10)

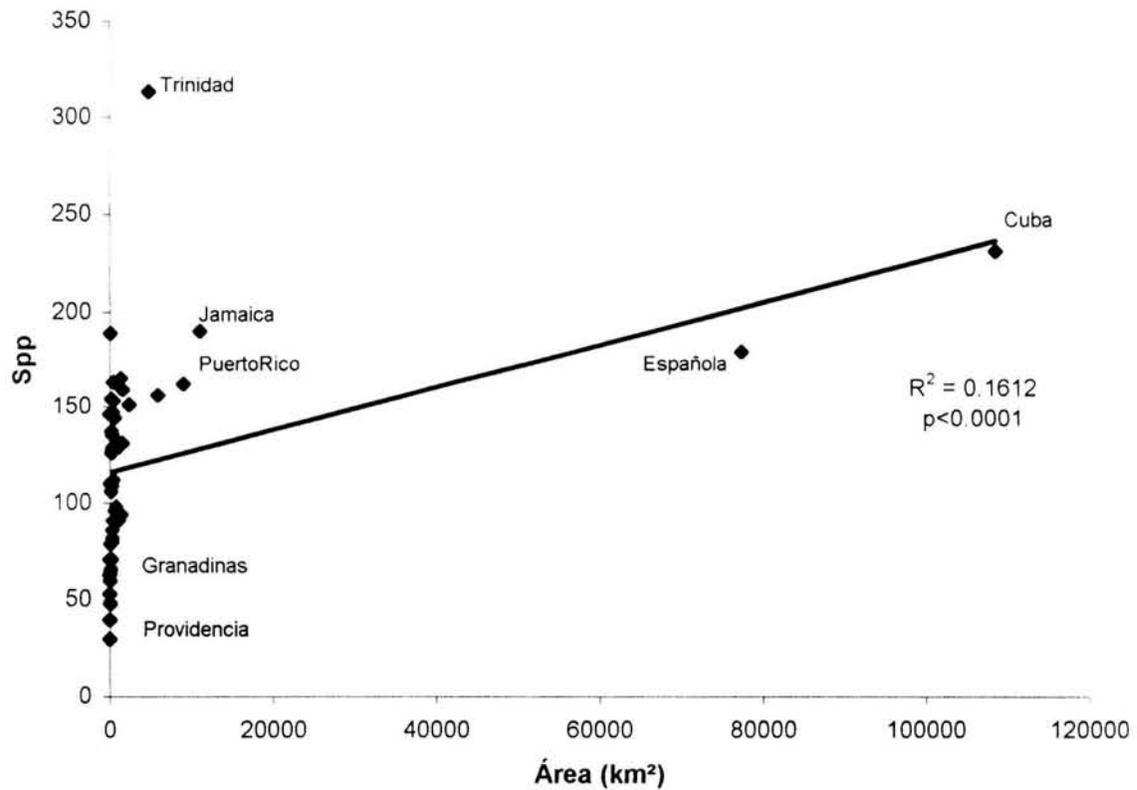


Figura 3. Relación entre número de especies de aves terrestres (spp) y superficie de la isla (área), en las Antillas y el Caribe. La superficie está dada en kilómetros cuadrados (km²). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión.

En números crudos, para la avifauna terrestre total en islas de las Antillas y el Caribe, a pesar de que la pendiente obtenida es positiva y existe más de un 99% de confianza, lo cual indica que hay una relación directa y proporcional significativa entre número de especies y tamaño del área, el valor de R^2 indica que sólo el 16% de los datos se ajustan a ese patrón lineal (Figura 3), por lo que el 84% de esas islas deben su riqueza avifaunística a otras variables.

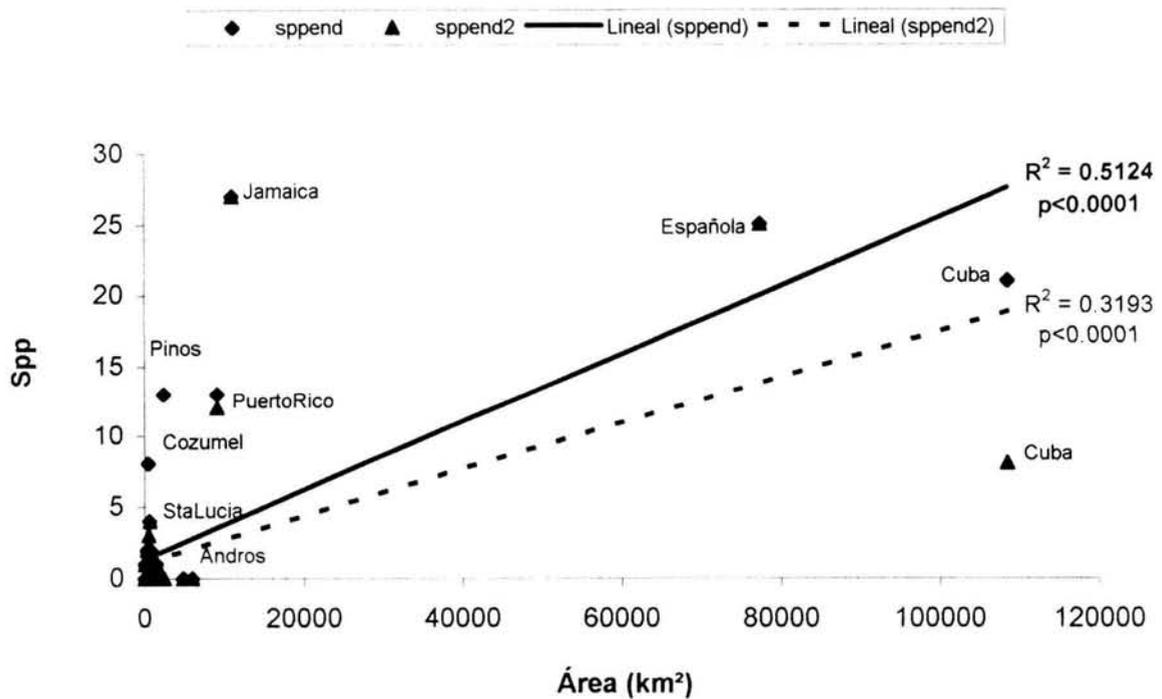


Figura 4. Relación entre el número de especies endémicas (spp) y superficie de la isla (área). Especies endémicas compartidas por país (sppend) color negro. Especies endémicas para cada isla (sppend2) color gris. La superficie está dada en kilómetros cuadrados (km²). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión.

Al considerar únicamente especies endémicas, se puede apreciar que existe una relación directa proporcional entre número de especies endémicas y el área de la isla (Figura 4), ya que la pendiente de la línea de tendencia es positiva y existe una minúscula probabilidad de error. Sin embargo, tanto para especies endémicas compartidas por país como únicas, los valores de R^2 son bajos, 51% y 31% respectivamente, por lo cual la cantidad de especies endémicas no se ajustan a un modelo lineal de incremento con respecto al tamaño del área, por lo que la riqueza de especies de aves endémicas no depende del área de una isla.

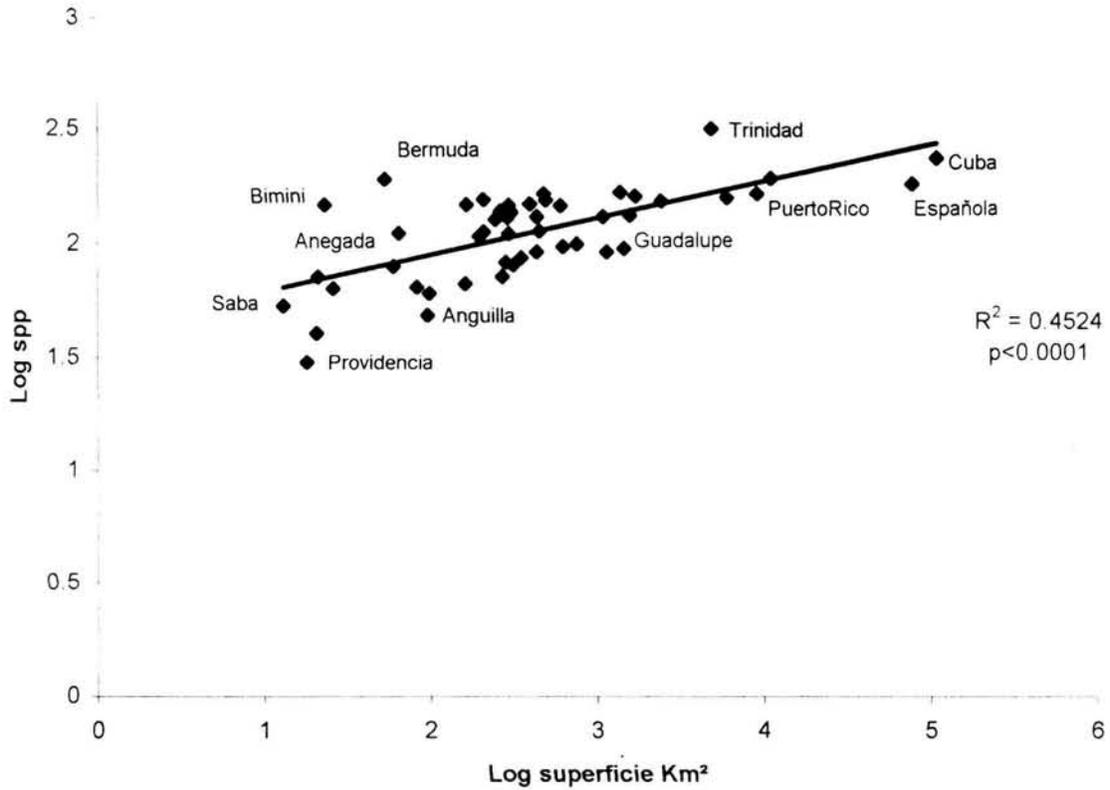


Figura 5. Relación entre el número de especies (spp) y superficie de la isla (área), en una escala logarítmica. La superficie está dada en kilómetros cuadrados (km²). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión y a un modelo logarítmico.

En el caso de la avifauna y el tamaño de la isla, sigue existiendo una relación directa y proporcional significativa con un modelo logarítmico (Newton 2003, Figura 5). Sin embargo, aunque el valor de R^2 es mayor que al usar datos crudos (Figura 3), el ajuste a la regresión sigue siendo bajo, ya que sólo se ajustan el 45% de los datos. La elevación del valor de R^2 puede deberse al igualar con una escala logarítmica la extraordinarias proporciones de la isla más grande (Cuba, Cuadro 2), en comparación con la mas pequeña (Saba, Cuadro 2).

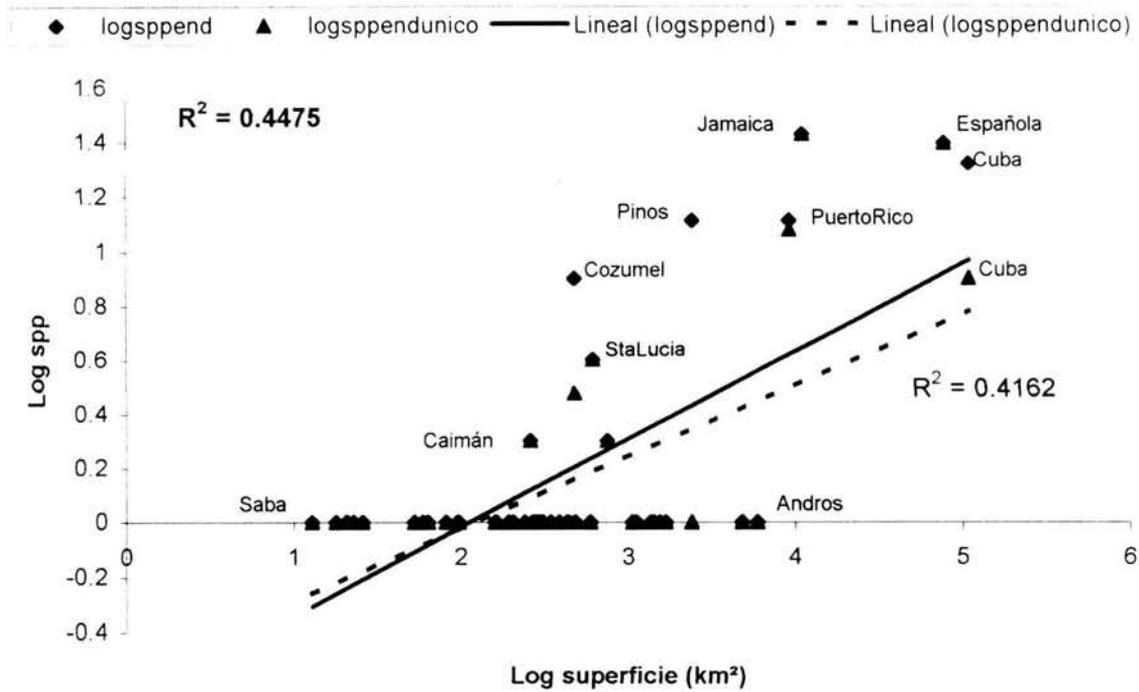


Figura 6. Relación entre el número de especies endémicas (spp) y superficie de la isla (área) en una escala logarítmica. Especies endémicas compartidas por país (sppend) color negro. Especies endémicas para cada isla (logsppendunica) color gris. La superficie está dada en kilómetros cuadrados (km²). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión y a un modelo logarímico.

Cuando se ajustan los números de especies endémicas y área de la isla a una escala logarítmica, se observa una relación directa y proporcional significativa por la pendiente de la línea de tendencia (Figura 6). En este caso, el valor de R² en relación con el de los datos en escala normal (Figura 4), se reduce para las especies endémicas compartidas por país y se eleva para el caso de las especies endémicas únicas. En ambas regresiones, los valores de R² siguen siendo bajos (Figura 6), lo cual indica que no existe una relación significativa entre el número de especies de aves endémicas y el tamaño de la isla.

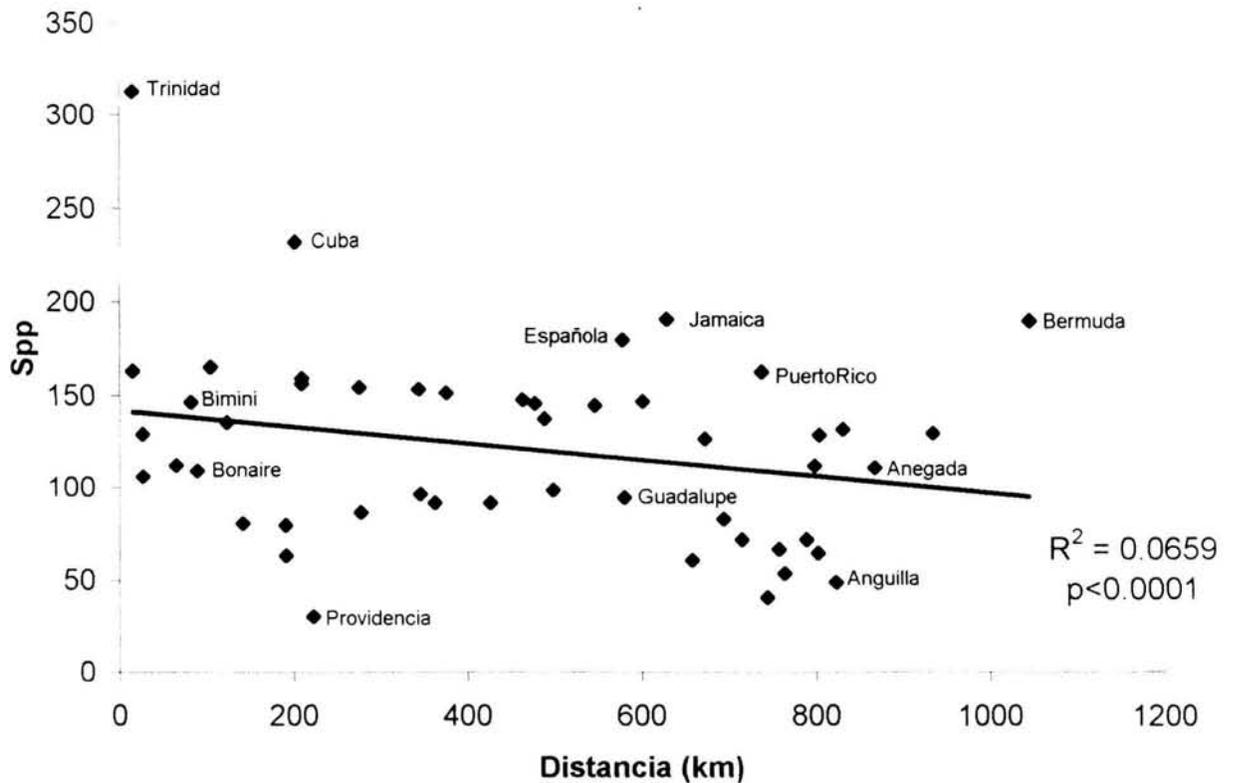


Figura 7. Relación entre el número de especies (spp) y distancia más corta de la isla al continente (distancia). La distancia está dada en kilómetros (km). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión.

Utilizando datos crudos, se aprecia que la pendiente es significativamente negativa y por lo tanto, inversamente proporcional para el número de especies y distancia de la isla al continente (Figura 7), lo cual posiblemente indique que a mayor distancia del continente menor número de especies. Al revisar el valor de R^2 , se puede observar que el ajuste de los datos a un modelo lineal es muy bajo, y sólo un 6% de ellos siguen ese patrón, por lo que el número de aves para cada isla no está en función de su separación del continente.

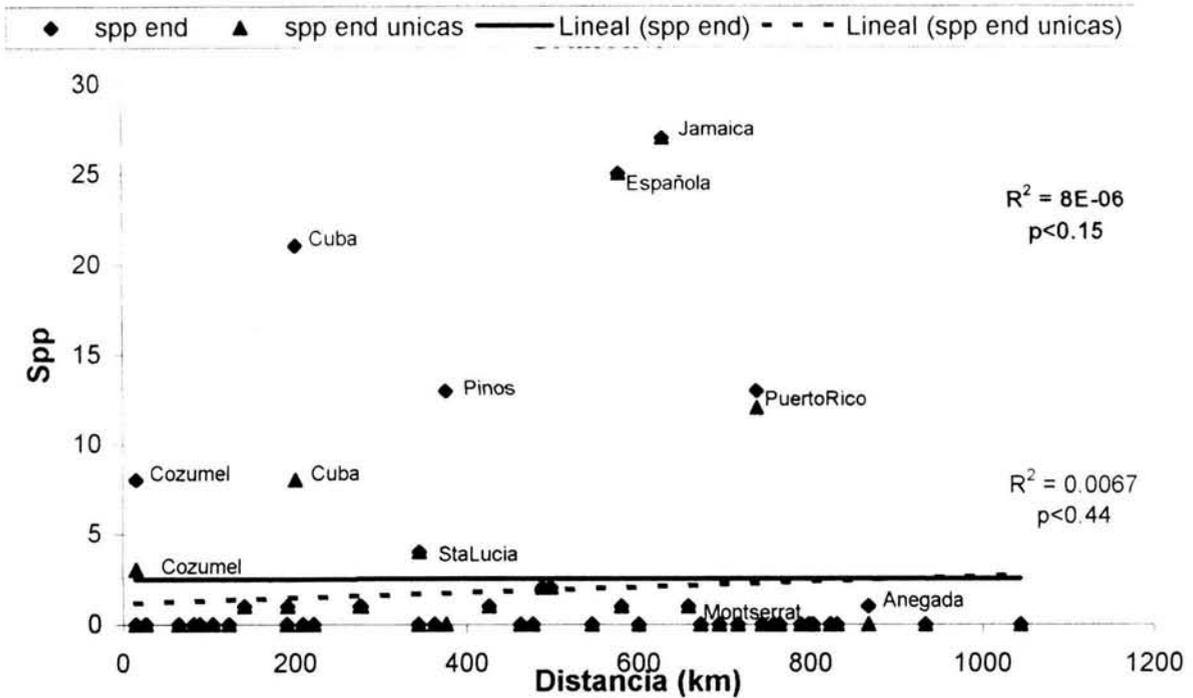


Figura 8. Relación entre el número de especies endémicas (spp) y distancia más corta de la isla al continente (distancia). Especies endémicas compartidas por país (spp end) color negro. Especies endémicas para cada isla (spp end unicas) color gris. La distancia está dada en kilómetros (km). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión.

Tomando en cuenta sólo las especies endémicas compartidas y las especies endémicas únicas con respecto a la distancia (Figura 8), la pendiente del ajuste a un modelo lineal en el caso de las especies endémicas compartidas es ligeramente negativa y en el caso de las especies endémicas únicas es positiva. Los valores de R^2 para ambos casos no son significativos y la representación de los datos en el modelo lineal es realmente bajo, por lo que el número de especies de aves endémicas en cada isla no está en función de su distancia con el continente.

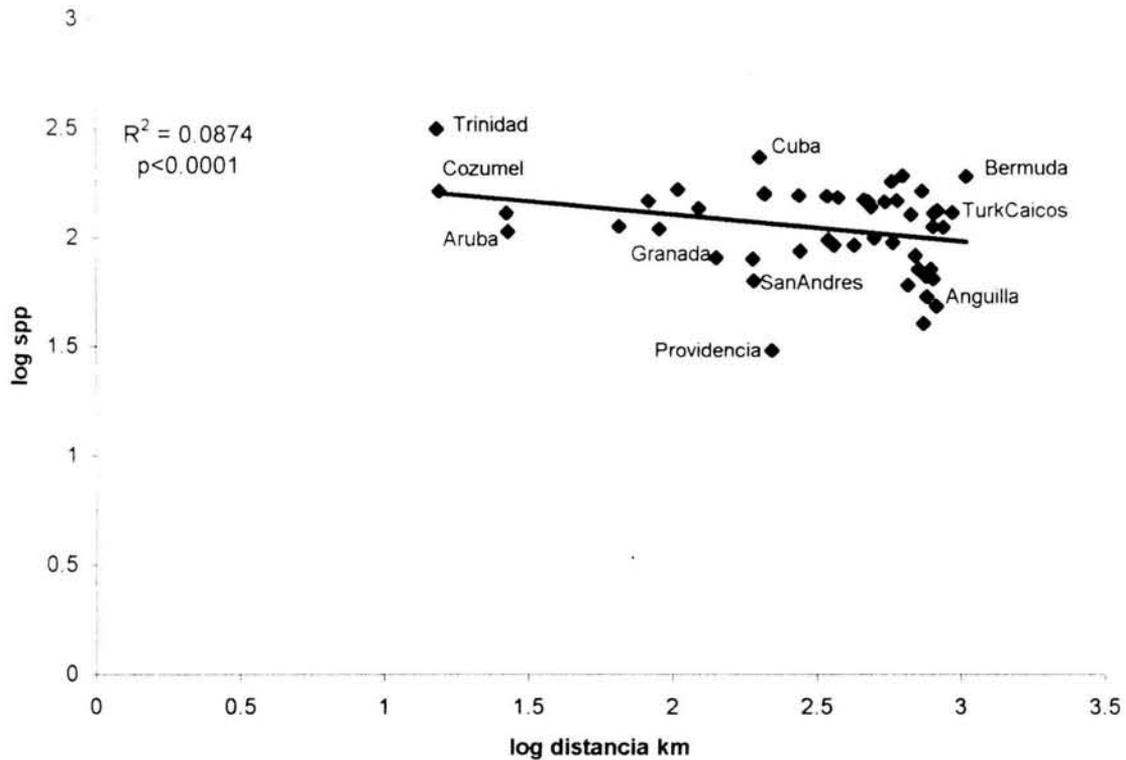


Figura 9. Relación entre el número de especies (spp) y distancia más corta de la isla al continente (distancia) en una escala logarítmica. La distancia está dada en kilómetros (km). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión y a un modelo logarítmico.

Al someter los datos a una escala logarítmica, se puede apreciar que la pendiente de la línea de ajuste es significativamente negativa, por lo cual existiría una relación inversamente proporcional entre el número de especies de aves y la distancia del continente (Figura 9). Sin embargo, el valor de R^2 es bajo, aunque es ligeramente mayor que aquel obtenido por datos crudos (Figura 7); por lo que solo el 8% de los datos se ajustan a dicho modelo. En este caso particular, no existe relación significativa entre el número de especies de aves terrestres en cada isla y su distancia con el continente.

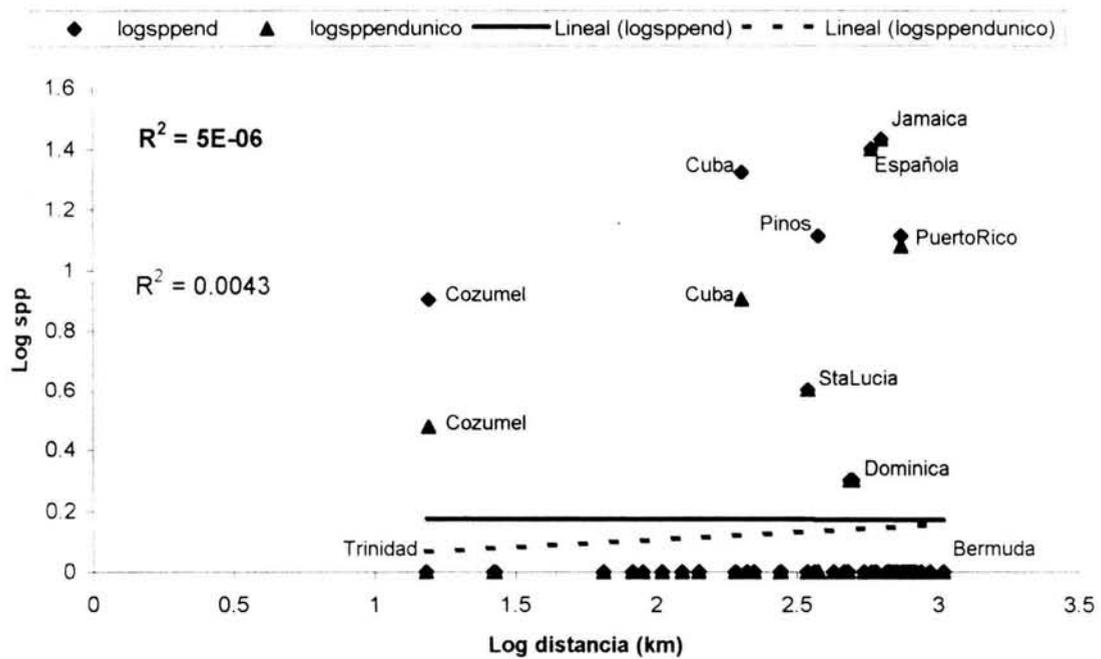


Figura 10. Relación entre el número de especies endémicas (spp) y distancia más corta de la isla al continente (distancia) en una escala logarítmica. Especies endémicas compartidas por país (logspend) color negro. Especies endémicas para cada isla (logspendunico) color gris. La distancia está dada en kilómetros (km). La línea en el gráfico representa el ajuste a la regresión y a un modelo logarítmico.

Considerando a las especies de aves endémicas y su relación con la distancia al continente, no se aprecia ningún patrón para las especies endémicas compartidas, ya que la línea de tendencia es paralela al eje de las X's (Figura 10). Con respecto a las especies endémicas únicas existe una relación directamente proporcional dada por la pendiente positiva de su línea de tendencia. Aunque los valores de R^2 son ligeramente mayores a los obtenidos por datos en escala normal (Figura 8), siguen siendo no significativos por lo que no existe una relación significativa entre el número de especies de aves endémicas terrestres de cada isla y su distancia con el continente.

Revisando todas las regresiones lineales (Figuras 3-10) con los datos del Cuadro 2, puede concluirse que a pesar de que la distancia y el área de una isla están en relación significativa con el número de especies de aves terrestres que albergan, no alcanzan a explicar la totalidad de la riqueza en las Antillas e islas del Caribe. Sin embargo el 40% aproximadamente de las especies endémicas si está en función del tamaño del área.

Análisis de parsimonia de endemismos.

En total se hicieron seis análisis de parsimonia de endemismos, de los cuales se obtuvieron nueve cladogramas. El cladograma para el nivel de especie con un grupo externo hipotético codificado con ceros (Figura 11) es el consenso estricto de ocho árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud (L) de 4159 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.48, un índice de retención (RI) de 0.74 y 1294 caracteres informativos de 2026 totales.

Los cladogramas para el nivel de especies con las islas Galápagos como grupo externo (Figura 12 y 13) son, el primero, el consenso estricto de 676 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 4140 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.48, un índice de retención (RI) de 0.74 y 1289 caracteres informativos de 2026 totales. El segundo es el consenso de mayoría con los mismos valores que el árbol anterior. El número de caracteres informativos baja en comparación con el cladograma inicial (Figura 11).

El cladograma para el nivel de géneros con un grupo externo hipotético codificado con ceros (Figura 14) es el consenso estricto de 570 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 1760 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.39, un índice de retención (RI) de 0.76 y 538 caracteres informativos de 695 totales.

Los cladogramas para el nivel de género con las islas Galápagos como grupo externo (Figura 15 y 16) son, en primer lugar, un consenso estricto (Figura 15) de 747 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 1737 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.40, un índice de retención (RI) de 0.76 y 532 caracteres informativos de 695 totales; y en segundo lugar es un consenso de mayoría (Figura 16) con una longitud (L) de 1737 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.40, un índice de retención (RI) de 0.76 y 532 caracteres informativos de 695 totales. El número de caracteres informativos baja en comparación con el cladograma inicial (Figura 14).

El cladograma para los niveles de género y especie con un grupo externo hipotético codificado con ceros (Figura 17) es el consenso estricto de 84 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 5990 pasos, un índice de consistencia de (CI) de 0.45, un índice de retención (RI) de 0.74 y 1832 caracteres informativos de 2721 totales.

Los cladogramas para los niveles de género y especie con las islas Galápagos como grupo externo (Figuras 18 y 19) son, el primero, el consenso estricto de 24 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 5945 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.45, un índice de retención (RI) de 0.74 y 1821 caracteres informativos de 2721 totales. El segundo es el consenso de mayoría (Figura 19), con los mismos valores que el anterior. El número de caracteres informativos baja en comparación con el cladograma inicial (Figura 17).

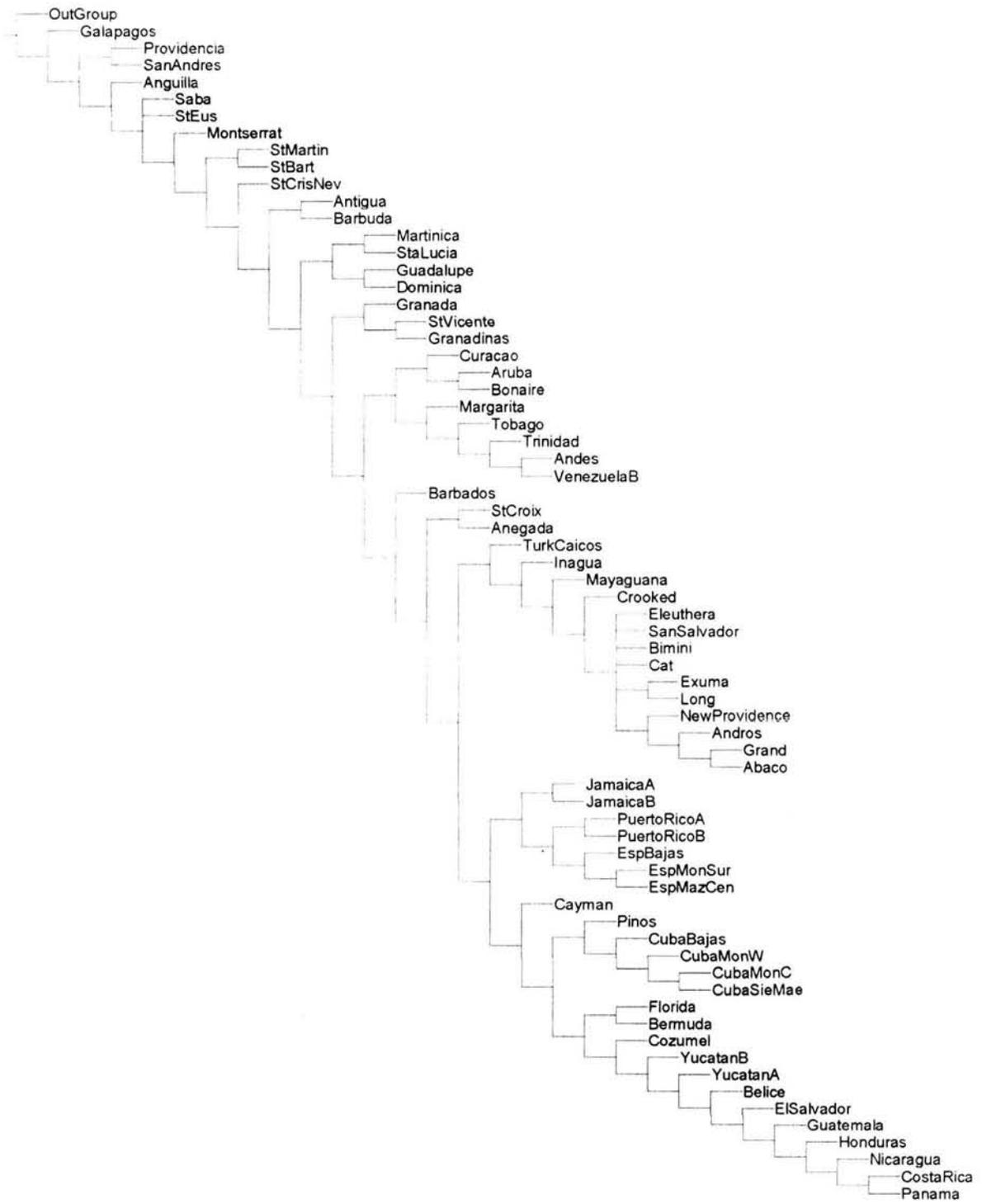


Figura 11. Cladograma de la avifauna total a nivel de especie con grupo externo hipotético.

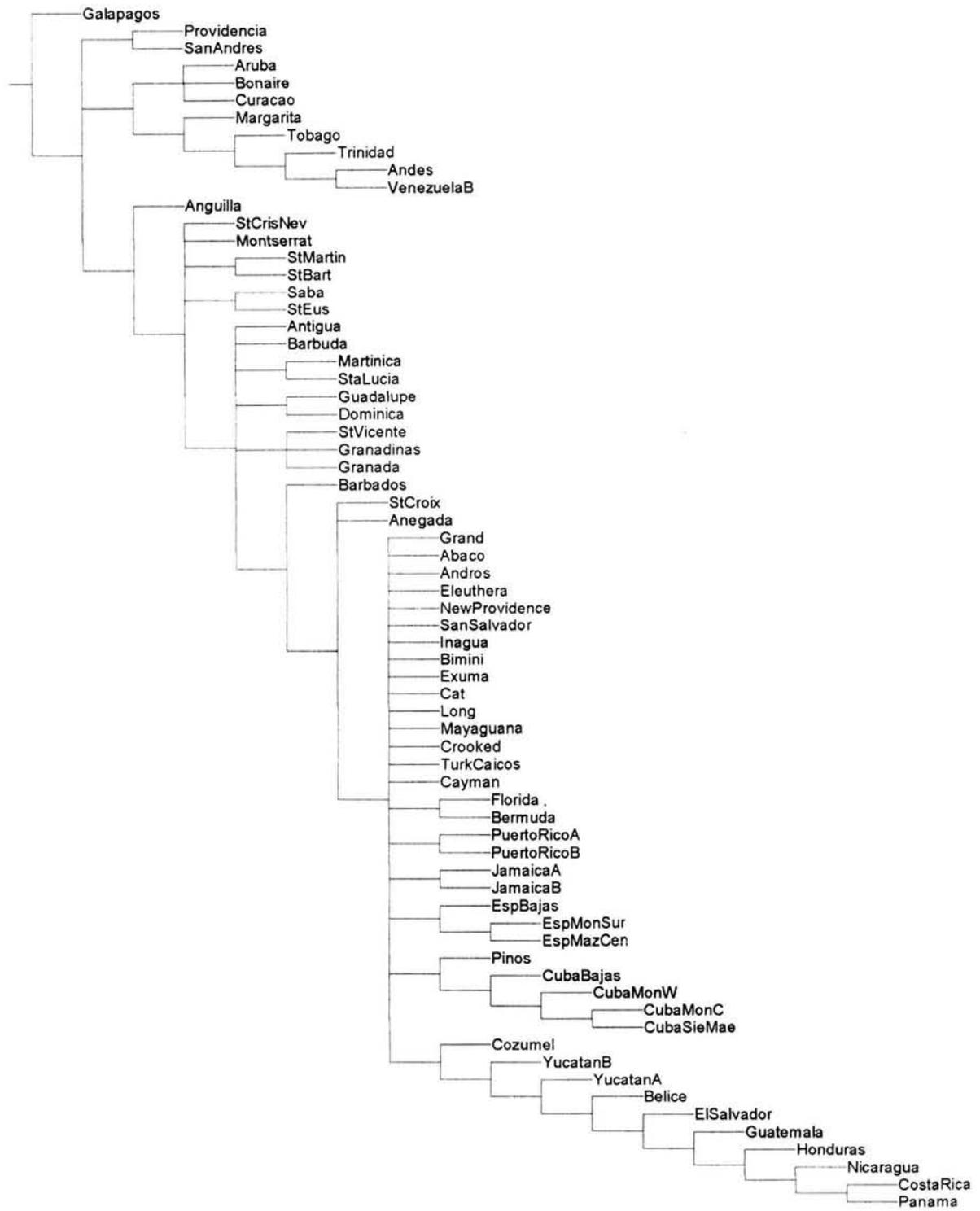


Figura 12. Cladograma de la avifauna total a nivel de especie con las islas Galápagos como grupo externo.

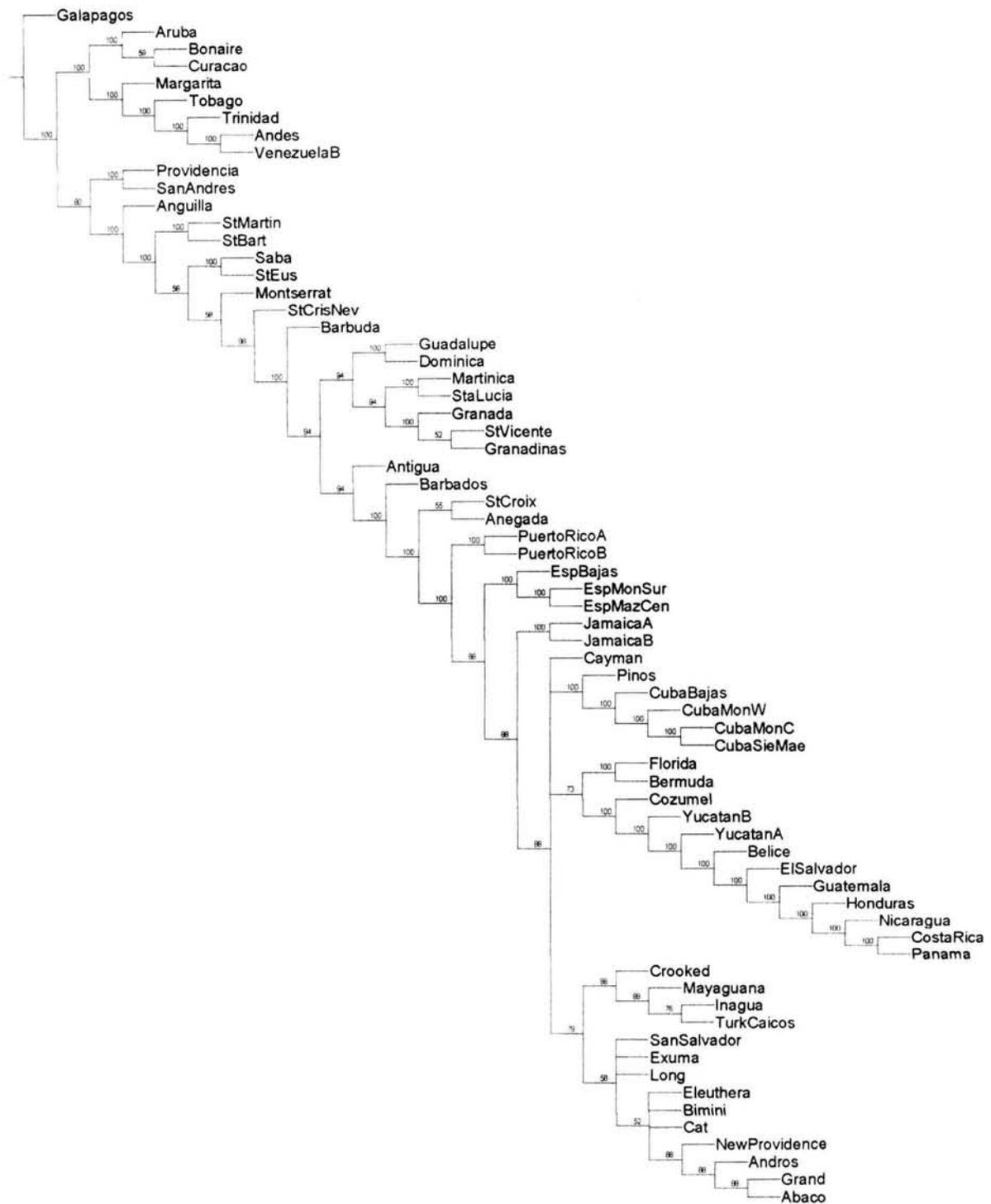


Figura 13. Cladograma de la avifauna total a nivel de especie con las islas Galápagos como grupo externo. El valor del nodo es el % de árboles del consenso de mayoría con dicha resolución.



Figura 14. Cladograma de la avifauna total a nivel de género con grupo externo hipotético.

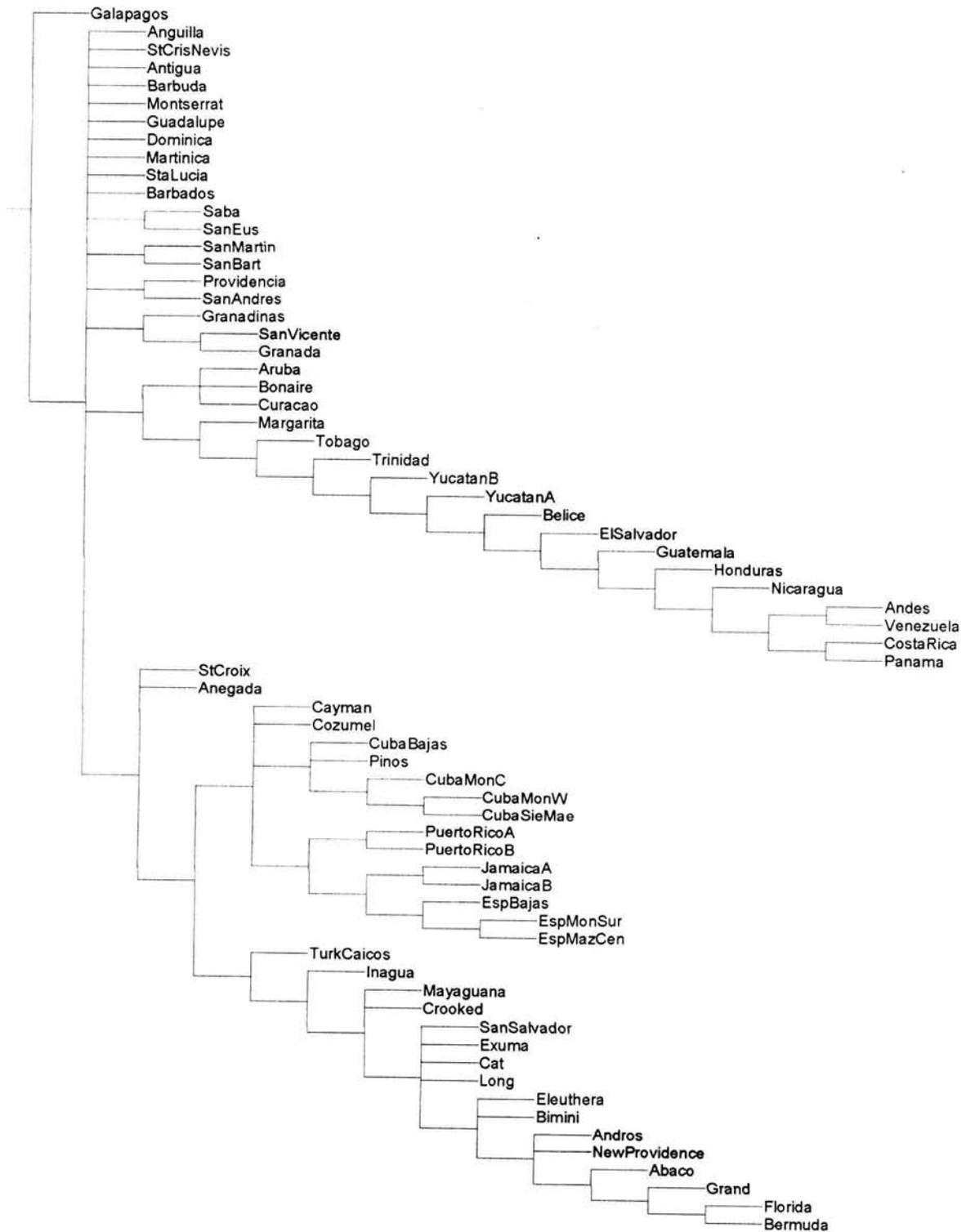


Figura 15. Cladograma de la avifauna total a nivel de género, con las islas Galápagos como grupo externo.

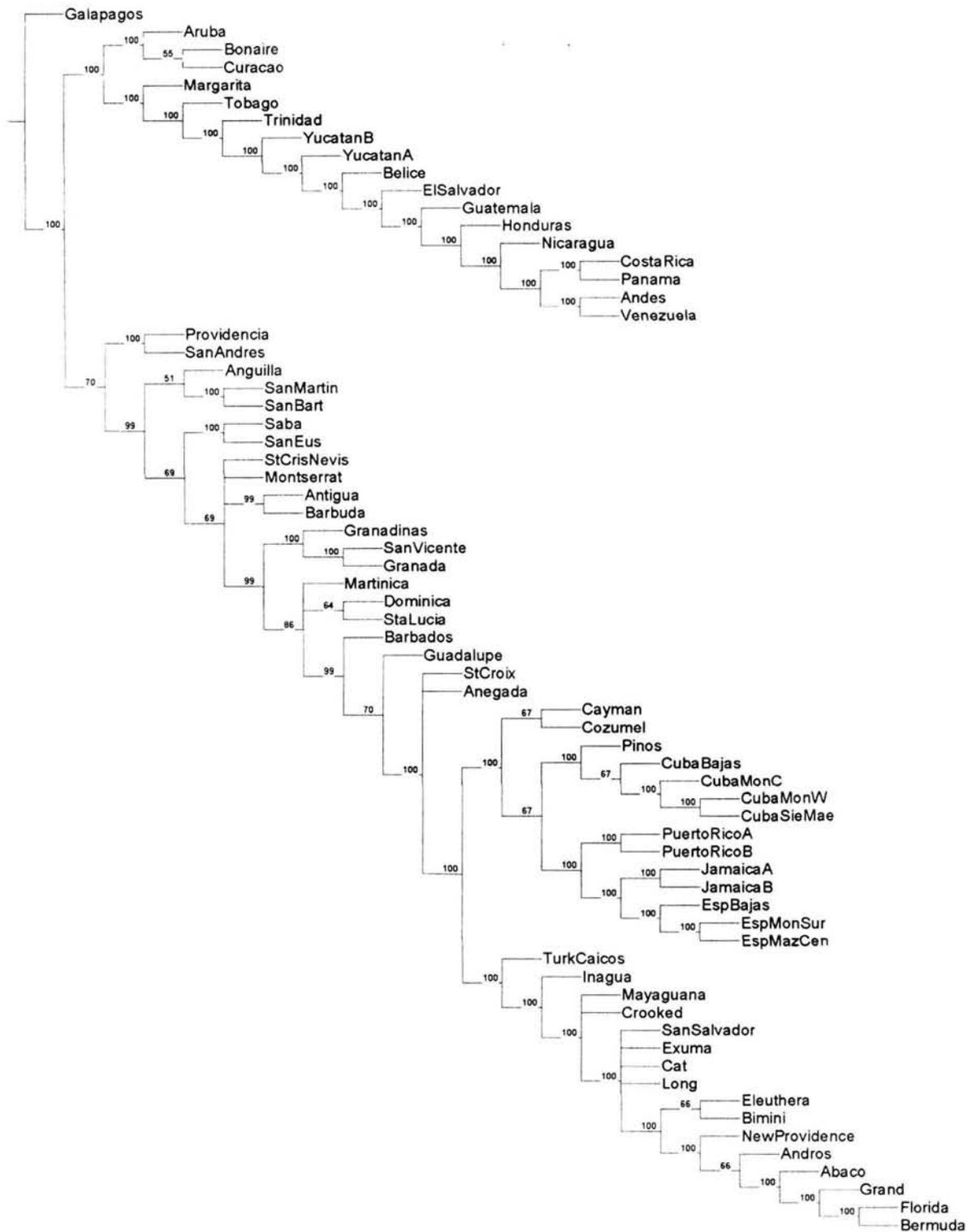


Figura 16. Cladograma de la avifauna total a nivel de género con las islas Galápagos como grupo externo. El valor del nodo es el % de árboles del consenso de mayoría con dicha resolución.

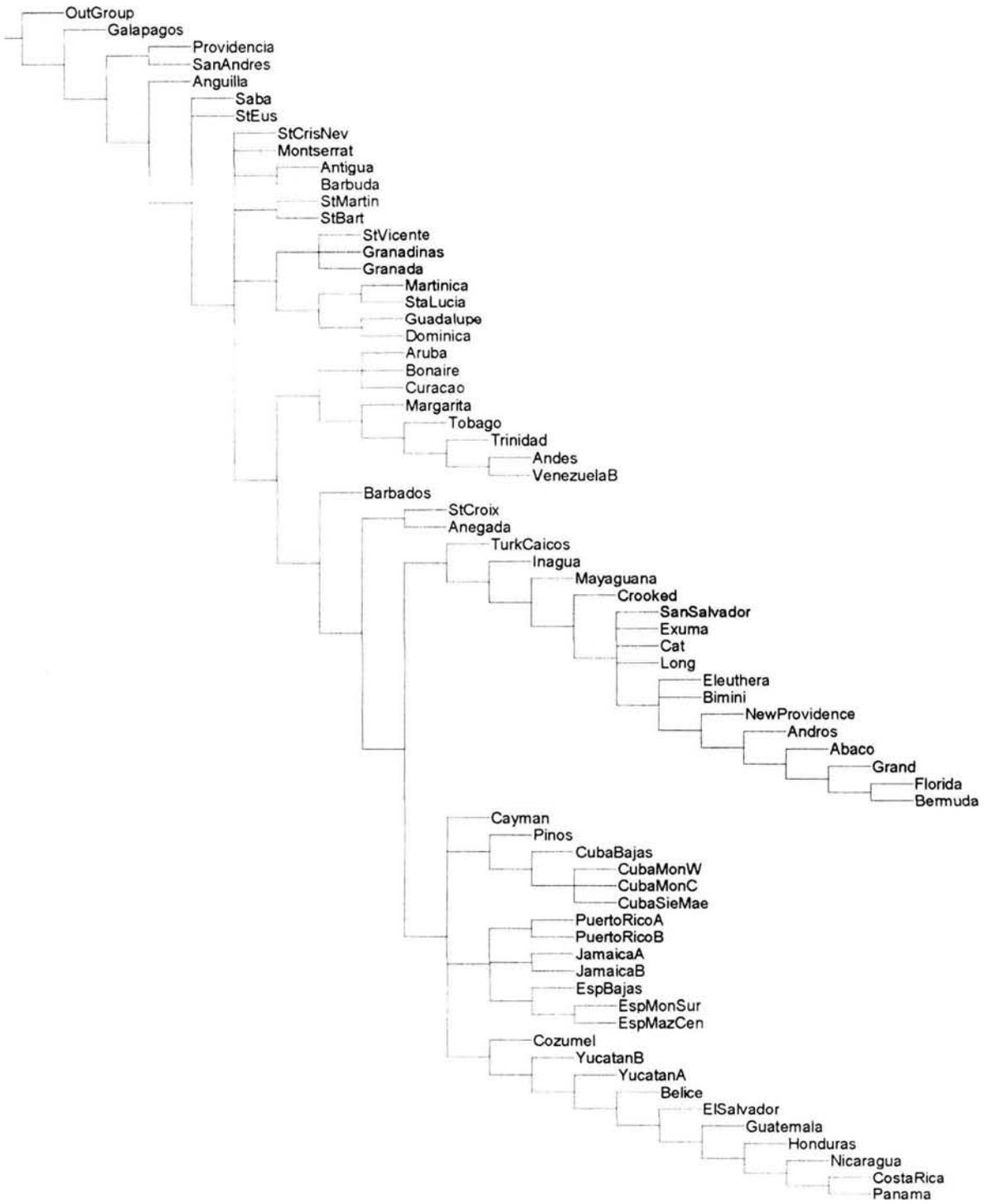


Figura 17. Cladograma de la avifauna total a nivel de género y especie con grupo externo hipotético.

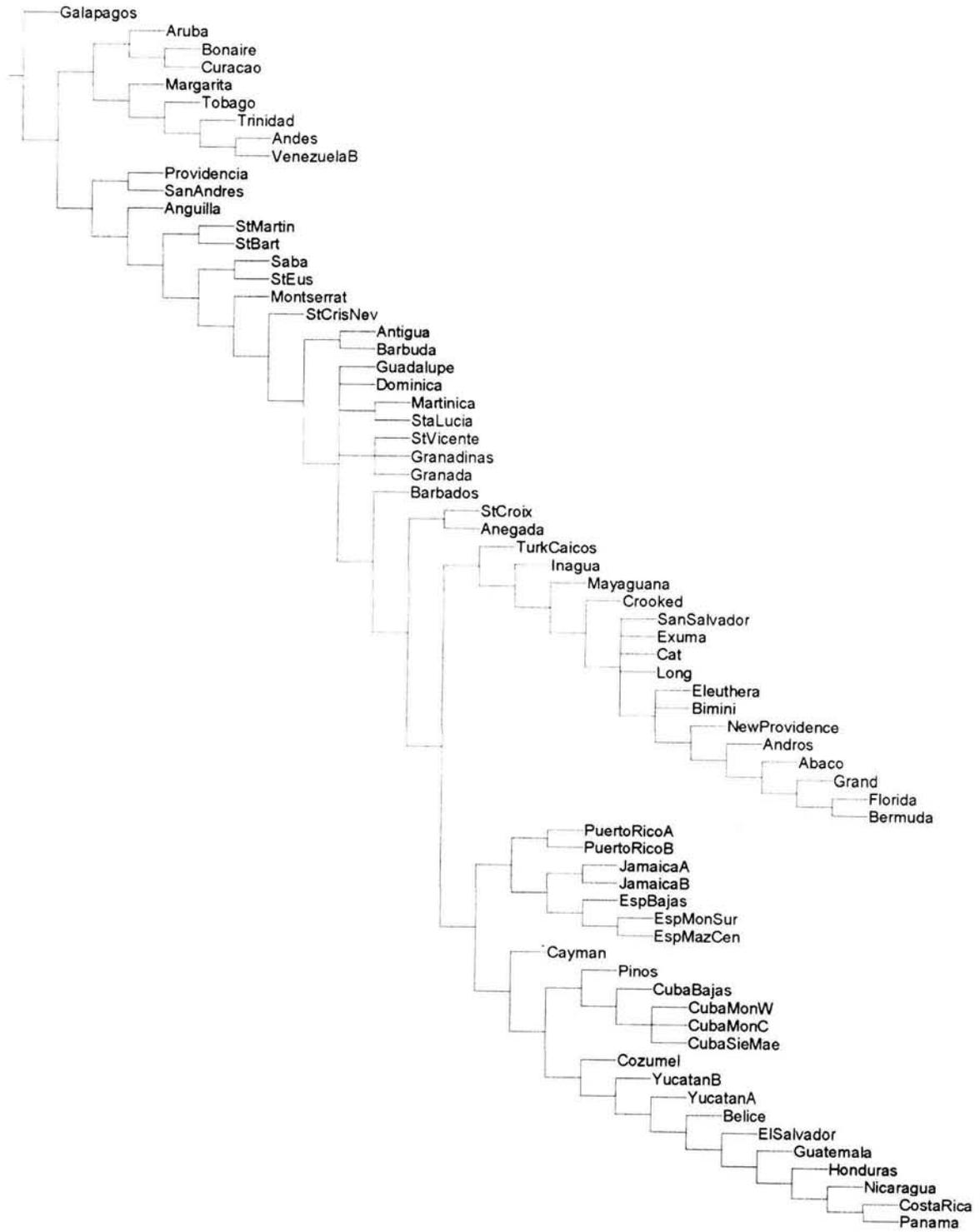


Fig. 18. Cladograma de la avifauna total a nivel de género y especie con las islas Galápagos como grupo externo.

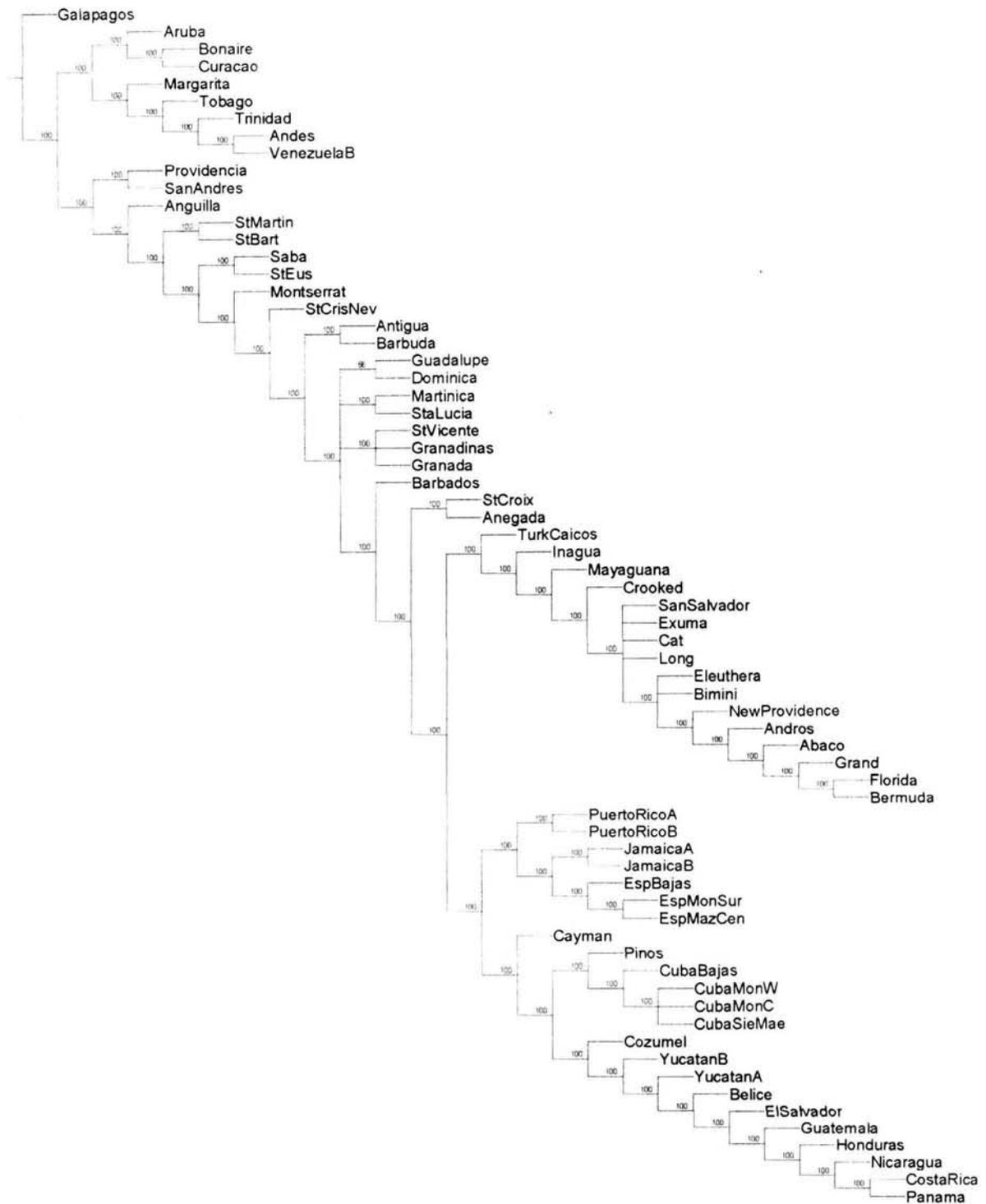


Fig. 19. Cladograma de la avifauna total a nivel de género y especie con las islas Galápagos como grupo externo. El valor del nodo es el % de árboles del consenso de mayoría con dicha resolución.

Para todos los análisis de parsimonia elaborados (Figuras 11-19), la primer área que se desprende son las Galápagos. Usando el grupo externo hipotético (Figuras 11,14 y 17) a todos niveles se observan tres grupos; las Antillas Menores parafiléticas en la base; Sudamérica y sus islas de la costa norte; y Centroamérica, Antillas Mayores, Bahamas y Florida. Usando el grupo externo existente (Figuras 12,15 y 18), se observan dos grupos a todos niveles Sudamérica y Norteamérica.

Para la figura 11 son monofiléticas las Bahamas; Jamaica, la Española y Puerto Rico; Islas Caimán, Cuba, Florida, Bermuda y Centroamérica. Guadalupe, Dominica, Martinica, Santa Lucía y el clado de Granada con San Vicente son parafiléticos en la base del cladograma. La mayoría de los grupos no quedan resueltos en la figura 12; para dicho análisis, son monofiléticos Cozumel y Centroamérica, las Antillas Mayores cada una por separado; y Florida y Bermuda. En ambos cladogramas, Sudamérica es monofilética.

La figura 14, solo muestra monofiléticas a las Antillas Mayores y a las Bahamas con Florida y Bermuda; también presenta más politomías que la figura 15. En esa última, un clado monofilético sostiene a las Islas Vírgenes como politomía en la base, a otro clado, con un grupo monofilético sostenido por el género *Spindalis* con las Antillas Mayores, Islas Caimán y Cozumel; y en otro grupo monofilético a las Bahamas con Florida y Bermuda. El clado de las Antillas Mayores está sostenido por los géneros *Mellisuga* y *Todus*.

La figura 17 presenta a Guadalupe, Dominica, Martinica, Santa Lucía, Granada, San Vicente y las Granadinas como un grupo monofilético. Centroamérica, Islas Caimán, Cuba y las Antillas “medianas” (Jamaica, La Española y Puerto Rico) son politomías. En la figura 18 Guadalupe, Dominica, Martinica, Santa Lucía, Granada, San Vicente y las Granadinas forman una politomía; son monofiléticas las Antillas “medianas” , y un clado con islas Caimán, Cuba y Centroamérica. Para las dos figuras las Bahamas, Florida y Bermuda son monofiléticas.

Regionalización.

Usualmente, los métodos que se emplean para comparar biotas dentro de un área y dividirla en regiones provienen de la biogeografía cuantitativa y la macroecología (Murguía y Rojas 2001, Arita y Rodríguez 2001). Al usar un método basado en un índice, los datos aportados por los taxones endémicos y sus relaciones evolutivas, se pierden; lo que ha llevado a optar por soluciones alternativas históricas y que incorporen la mayor información posible.

El análisis de parsimonia de endemismos brinda una alternativa para buscar las relaciones entre áreas y como consecuencia la regionalización, (Luna y Alcántara 2001, Cavieres *et al.* 2002), en especial si se utiliza información de taxones supraespecíficos en conjunto con el nivel de especie (Morrone y Crisci 1995), las cuales deben observarse como hipótesis hasta no ser corroboradas por filogenias resueltas.

De los análisis de parsimonia obtenidos, el que reúne tanto información antigua como reciente y utiliza un grupo externo existente (Figura 18) fue usado para la regionalización (Figura 2 y Figura 20), debido a que contiene más información, tanto pasada, basado en el principio que los géneros son más antiguos que las especies como más reciente por las especies; es el único que contiene información filogenética (Cracraft 1991, Morrone y Crisci 1995) y salva la crítica al PAE más fundamentada, y es un consenso estricto; además, cuan mayor cantidad de caracteres disponibles para un análisis, más robusta es la hipótesis cladística.

Basados en los endemismos que presenta la avifauna terrestre total de las islas de las Antillas y el Caribe, así como de las zonas continentales adyacentes, se propone la siguiente regionalización (Figura 2 y Figura 20):

Dominio Sudamericano.

Taxones: *Chrysolampis mosquitus*, *Chlorostilbon mellisugus*, *Tachycineta albiventer*, *Icterus icterus* e *Icterus nigrogularis*.

>Antillas holandesas. Taxones: no hay taxones endémicos

Aruba

Curaçao y Bonaire

Continente Sudamericano

Taxones: *Amazona amazonica*, *Amazilia tobaci*, y *Platycichla flaviceps*.

> Isla Margarita

> Tobago

> Trinidad

>Tierra firme

Andes venezolanos y tierras bajas de Venezuela

Taxones: e.g *Tinamus tao*, *Dromococcyx pavoninus*, *Aegolius harrisi*, *Colibri coruscans*, *Aulacorhynchus calorhynchus*, *Grallaricula nana*, *Pipra filicauda*, *Tangara cyanoptera*, *Gymnomystax mexicanus*, y los géneros *Rupicola*, *Pipraeidea* y *Catamenia*

Dominio Norteamericano. Taxones: no hay taxones endémicos

>Providencia y San Andrés

Taxones: no hay taxones endémicos

>Anguilla

Taxones: no hay taxones endémicos

>San Martín y San Bartolomé

Taxones: no hay taxones endémicos

>Saba y San Eustaquio

Taxones: no hay taxones endémicos

>Montserrat

Taxones: *Icterus oberi*

>San Cristóbal y Nevis

Taxones: no hay taxones endémicos

>Antigua y Barbuda

Taxones: no hay taxones endémicos

>Guadalupe y Dominica

Taxones: *Dendroica plumbea*

>Martinica y Santa Lucía

Taxones: *Ramphocinclus brachyurus* y *Cinclocerthia gutturalis*

>San Vicente, las Granadinas y Granada

Taxones: *Myiarchus mugator*

>Barbados. Taxones: no hay taxones endémicos

Islas Virgenes. Taxones: no hay taxones endémicos

>Santa Cruz y Anegada

Indias Occidentales del Norte. Taxones: *Calliphlox evelynae* y *Dendroica kirtlandii*.

>Bahamas

>Florida y Bermuda

Indias Occidentales del Oeste

>Antillas Medianas. Taxones: *Mellisuga minima*

Puerto Rico

Jamaica y la Española . Taxones: *Myiarchus stolidus*

>Neomesoamérica. Taxones: no hay taxones endémicos

Isla de Pinos y Cuba

Taxones: *Starnoenas cyanocephala*, *Aratinga euops*, *Ara tricolor*, *Gymnoglaux lawrencii*, *Glaucidium siju*, *Mellisuga helenae*, *Priotelus temmurus*, *Todus multicolor*, *Xiphidiopicus percussus*, *Vireo gundlachii*, *Teretistris fernandinae*, *Agelaius assimilis* y los géneros *Starnoenas*, *Gymnoglaux*, *Xiphidiopicus* y *Teretistris*.

Islas Caimán

Centroamérica

Taxones: *Ortalis vetula*, *Crax rubra*, *Laterallus ruber*, *Megascops guatemalae*, *Camptostoma imberbe*, *Tachycineta albilinea*, *Melanoptila galbistrostris*, *Dendroica graciae*, *Sporophila torqueola* y los géneros *Nyctiphrynus* y *Melanoptila*.

Cozumel

Centroaméricacontinental

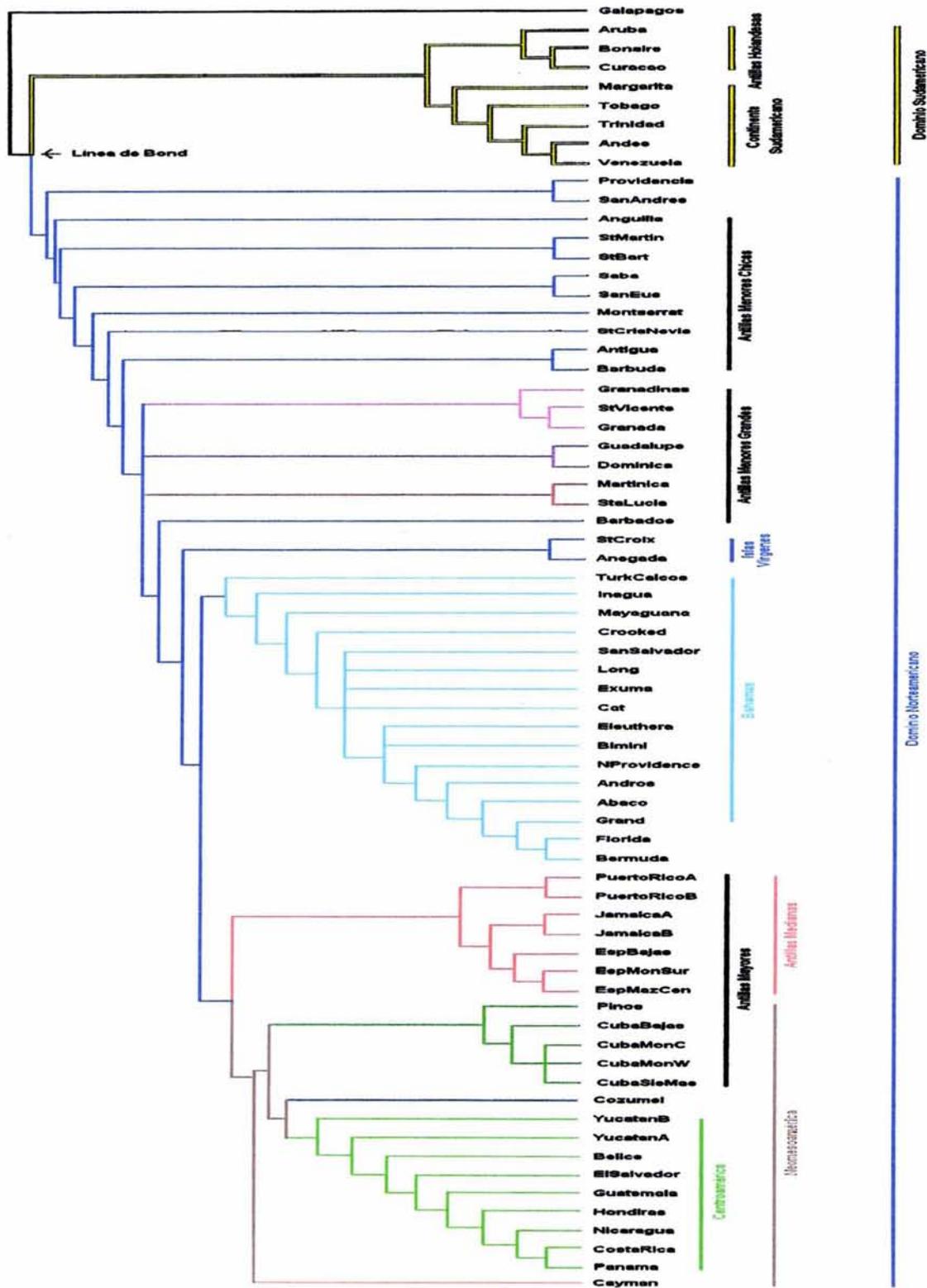


Figura 20. Cladograma de regionalización del Caribe con base en su avifauna. Los colores corresponden a las agrupaciones de áreas monofiléticas (Figura 2) La topología corresponde a la Figura 18.

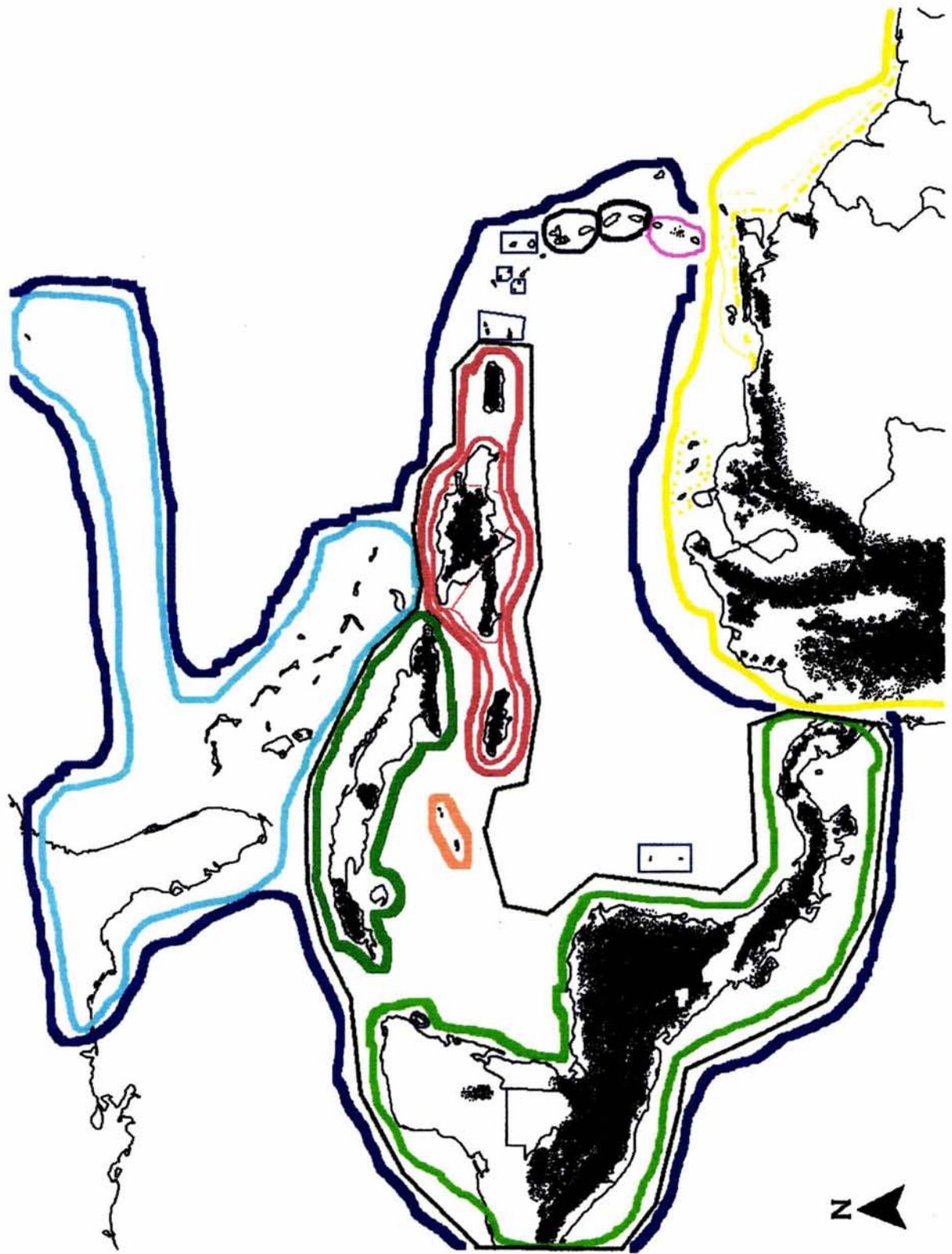
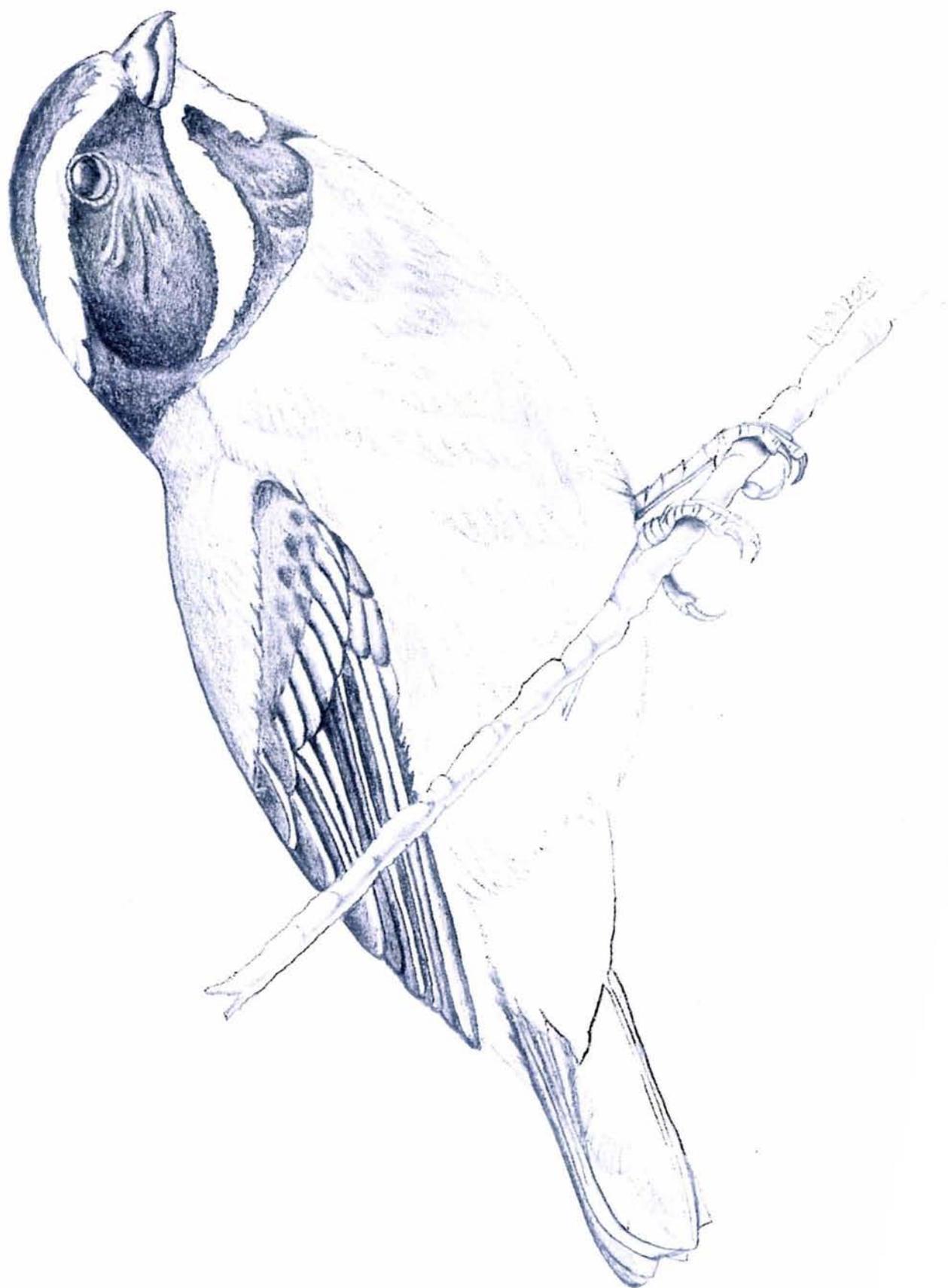


Figura 2. Regionalización del Caribe en base a su avifauna terrestre total. Los colores corresponden a la Figura 20.



DISCUSIÓN

El tamaño y distancia de una isla con respecto a su avifauna

Es aceptado en general, que el número de especies que un isla puede albergar está determinado por varios factores, como son el tamaño de la isla, su distancia al continente como la fuente proveedora de especies, la tasa de colonización, la tasa de extinción, la diversidad de hábitats que contenga la isla, entre otros.

La relación especie – área es evidente en las Antillas Menores, según Ricklefs y Lovette (1999) y Newton (2003). Considerando los datos que se obtuvieron de la base construida para este estudio no se pudo encontrar un buen ajuste a la relación entre tamaño del área y número de especies para todas las islas de las Antillas y el Caribe en conjunto (Figuras 3-6). Si se considera a todo el conjunto de islas antes mencionado, es fácil observar la gran disparidad entre las áreas; al tener islas relativamente pequeñas, como Trinidad, con el mayor número de especies e islas tan grandes como Cuba, con un número mediano, el porqué de un mal ajuste a la regresión es evidente, ya que existen islas grandes con relativamente pocas especies, áreas relativamente pequeñas con gran número de ellas, y todas las combinaciones posibles; incluso, una corrección de los datos por aplicación de logaritmos no ayudó a ajustar los datos a dicho modelo, por lo que probablemente la riqueza avifaunística de esas islas esté en función de otros factores, y el tamaño de la isla realmente influye poco en esa riqueza. Al usar valores de riqueza de especies endémicas, los datos se ajustaron con una proporción mayor (aproximadamente la mitad), aunque no lo suficiente para considerar al área como uno de los ejes primarios explicatorios de la riqueza; sin embargo es un factor que podría considerarse como contribuyente.

La relación entre número de especies de aves y distancia al continente, presente en las islas del mar Mediterráneo (Newton 2003), tampoco pudo encontrarse para las islas de las Antillas y el Caribe (Figuras 6-10). Ocurre un caso parecido al de la relación entre riqueza y área; ya que existen islas cercanas al continente con pocas especies, como Providencia, e islas alejadas del continente con un número mayor de especies, como

Anguilla. Los valores obtenidos para la avifauna terrestre total, a pesar de ser significativos, no pudieron ajustar a un modelo linear la gran mayoría de los datos, tanto los datos crudos como corregidos por logaritmos mostraron un ajuste inferior a la décima parte, por lo cual si el área no es factor preponderante en la riqueza avifaunística de una isla, con mayor razón su distancia con el continente no lo es. La teoría de la biogeografía de islas predice que tanto el tamaño del área como la distancia de la fuente de colonización tendrán efectos positivos para especies endémicas para el área como para la radiación adaptativa para la distancia (MacArthur y Wilson 1967). Del uso de los números de especies endémicas el ajuste a una regresión linear con respecto a la distancia fue en todos los casos no significativa, por lo cual el número de especies aves endémicas de una isla no responde a la distancia del continente, para el caso particular de las Antillas e islas del Caribe. MacArthur y Wilson (1967) comentan que la relación entre distancia e insectívoros en las Antillas Mayores es una de las excepciones a la regla; aparentemente, con los datos de este estudio, se haya encontrado otra excepción a dicha regla. Probablemente, por la gama y disparidad de tamaños en esas islas, alguna de ellas hagan las veces de continente, como podría ser el caso de Cuba, pero eso solo se lograría probar obteniendo otros datos, como la distancia mínima entre una isla y otra. Ambos factores, distancia y área, contribuyen en cierta medida a la riqueza de aves en las islas de las Antillas y el Caribe, pero no bastan para explicarla toda.

Ricklefs y Lovette (1999) encontraron que con respecto a las aves terrestres en las Antillas Menores (de Guadalupe a Granada, considerando algunas Granadinas), existen correlaciones positivas para la riqueza de especies y las siguientes características insulares: área, elevación, hábitat, área con hábitat, y responde independientemente a la diversidad de hábitats y área. Cabe mencionar que tanto los datos para el área de las islas obtenidos de la literatura (Nuevo Espasa Ilustrado 2003) y los de Ricklefs y Lovette (1999), no varían significativamente; los datos que presentan diferencias son los de riqueza de especies por isla. Los datos obtenidos por Ricklefs y Lovette (1999) provienen de Bond (1956; suplementos) y los usados en este estudio de Raffaele *et al.* (1998), los cuales están más actualizados, por lo que ambos análisis están hechos de una manera diferente y descartar cualquiera de los dos sin más consideraciones sería un error. Desafortunadamente, no se

tienen datos de altitud ni diversidad de hábitat, por lo que hacer un análisis de correlación para todas las islas de las Antillas y el Caribe en conjunto sería complicado a corto plazo.

El análisis de parsimonia de endemismos

El uso de diferentes grupos externos, un grupo hipotético (Figuras 11, 14 y 17) y las islas Galápagos (Figuras 12, 13, 15, 16 18 y 19) arrojan resultados diferentes entre ellos pero similares a los tres niveles para cada análisis (especies, géneros y ambos). ¿cuál de los grupos externos es el correcto para realizar el análisis?

La cladística es la ciencia que se encarga del estudio de la diversidad orgánica a través del reconocimiento de las relaciones genealógicas entre los organismos, las que se reflejan en la clasificación natural de los mismos (Wiley 1981 *en* Morrone 2001). En una reconstrucción filogenética, es necesario definir los taxones que serán las unidades de estudio, los caracteres que brindarán evidencia sobre las relaciones genealógicas de los taxones analizados y plasmarlos en un cladograma (Morrone 2001). En la polarización de caracteres, necesaria para poder establecer estados de carácter, se utilizan generalmente dos criterios, el ontológico y la comparación con el grupo externo.

Si el análisis de parsimonia de endemismos es una analogía del método descrito anteriormente, los taxones corresponden a las áreas, los caracteres a los taxones, pero ¿Cómo se hace la polarización, y se reconoce un grupo externo, si no se conoce cuál puede ser el área ancestral a las que uno desea estudiar? Una forma puede ser la de incluir áreas adicionales que estén relativamente cercanas geográficamente. Probablemente *a priori* es difícil saberlo para taxones, pero en áreas es relativamente sencillo saber si un área está cercana geográficamente o no, bastaría con observar un mapa. La sistemática filogenética busca grupos naturales, es decir, monofiléticos, por lo que probar la monofilia del grupo de taxones que se desea investigar debe ser el primer objetivo de un análisis cladístico. El introducir varios taxones al análisis ayuda a observar realmente si el grupo de taxones es monofilético o no. Si se corre el análisis de parsimonia con áreas “adicionales” puede

comprobarse la monofilia del grupo de áreas que se está investigando o refutarse. Como *a priori* no se sabe si un área es externa a un conjunto de otras áreas, es absolutamente indispensable el usar un grupo externo hipotético; pero, si se encuentra que una de esas áreas “adicionales” es realmente externa, y bajo la premisa de que el grupo externo más próximo es el que resuelve de mejor manera las relaciones entre el grupo interno, ¿Por qué no usar esa área externa existente comprobada por el mismo método como una entidad aparte, como un verdadero grupo externo que permita polarizar caracteres, definir estados de carácter y resolver las relaciones entre las áreas del grupo interno?

De los seis análisis de parsimonia de endemismos corridos para los niveles taxonómicos únicos o combinados para las aves terrestres de las Antillas y el Caribe, se pueden separar dos tipos de resultados; aquellos con un grupo externo hipotético (Figuras 11, 14 y 17) y los que tienen un grupo externo existente (Figuras 12, 13, 15, 16, 18 y 19). Las principales diferencias entre esos grupos de cladogramas son: para los primeros (Figuras 11, 14 y 17) para todos los niveles (especies, géneros y ambos) las islas Galápagos se separan primero, Providencia, San Andrés y varias de las Antillas Menores forman un grupo parafilético en la base de un clado que une a Sudamérica con Norteamérica, formado por Centroamérica, las Antillas Mayores, Bahamas, Florida y Bermudas. Para los segundos (Figuras 12, 13, 15, 16, 18 y 19) lo primero que se separa es todo Sudamérica y sus islas de la costa norte (Antillas Holandesas, Margarita, Trinidad y Tobago).

Un cambio tan drástico en la topología de los cladogramas variando el grupo externo de uno hipotético a uno existente no es una cuestión trivial, lo que lleva a otra pregunta fundamental ¿Cuál es la mejor opción?

En primer lugar, el número de caracteres informativos; aunque bajan por usar un grupo externo existente, un número mayor de caracteres informativos debe estar forzosamente conformado por taxones ampliamente distribuidos, los cuales al ser polarizados por el grupo externo existente indican que varias de las asociaciones de área pueden estar fundamentadas por taxones que realmente no son informativos. En segundo lugar para los análisis a nivel de especie y ambas categorías (Figuras 12, 13, 18 y 19) los

dos continentes quedan monofiléticos y quedan cada uno sostenidos por homologías (el nodo de los árboles que unen a Sudamérica y Norteamérica (Figuras 11 y 17) con un grupo externo hipotético no está sostenido por ninguna homología). En tercer lugar al nivel de género con el grupo externo existente quedan unidos Centro y Sudamérica con Norteamérica, en la cual quedan en un grupo monofilético las islas Vírgenes, las islas Caimán y Cozumel con todas las Antillas Mayores como grupo hermano y unido a todas las áreas anteriores el grupo formado por las Bahamas, Bermudas y Florida (Figuras 15 y 16). En cambio con un grupo hipotético las relaciones de la mayoría de las Antillas Menores, las islas Caimán, Cozumel y las islas Vírgenes no quedan resueltas, solo tres grupos se observan definidos, las Antillas Mayores, Bahamas con Florida y las Bermudas, y un grupo que une a Centroamérica con Sudamérica y sus islas de la costa norte (Figura 14).

Según las dos hipótesis más aceptadas de la historia geológica del Caribe (Rosen 1975, Iturralde-Vinent y MacPhee 1999), las Antillas Mayores hace cientos de millones de años estuvieron integradas con la parte sur de México y norte de Centroamérica, en un archipiélago llamado Proto Antillas (Rosen 1975) o en una masa continua de tierra que unía lo que hoy son Antillas Mayores y la Cresta de Aves, originadora de las Antillas Menores, llamada GAARlandia (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Cualquiera que sea la opción más plausible, tanto Cuba como la isla Española (Haití y República Dominicana), Jamaica y Puerto Rico estuvieron unidas y sufrieron una fragmentación posterior. En especial, los sistemas montañosos de Cuba, la Española y Puerto Rico formaron una cadena en común hace 35 millones de años aproximadamente (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Esto tiene varias implicaciones en cuanto a la vicarianza geográfica y por lo tanto biológica. Si las cadenas montañosas que estuvieron unidas hace millones de años tuvieron un origen en común, tal vez las biotas que en ellas se encuentran puedan tener ese mismo origen. Una forma de probar lo anterior, sin tener a la mano filogenias de las aves endémicas a esas islas, es probarlo con sus distribuciones, partiendo de que por lo general, si dos sitios comparten una o más especies, es probable que tengan un origen en común.

Esas dos propuestas (Rosen 1975, Iturralde-Vinent y MacPhee 1999) tienen argumentos a favor y en contra. El que las Antillas Mayores hayan formado una unidad y que por eventos vicariantes se hayan separado de Centroamérica a finales del Jurásico es una idea que parece tener bastantes argumentos (Rosen 1975), en especial sobre una explicación dispersionista (Hedges 1992). La unión de GAARlandia a un puente de tierra formado por la Cresta de Aves que conectara a las Antillas actuales con Sudamérica (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999) es improbable, ya que a pesar de que esa parece ser la explicación más plausible para la presencia de mamíferos extintos, como perezosos; no resulta importante para organismos que pueden sortear distancias volando.

Si lo que concluye Rosen (1975) es cierto, Sudamérica no aportó nada a la formación geológica de las Antillas, por lo que si la fauna que se encuentra en las Antillas es producto de eventos vicariantes, los cuales desprendieron a las Proto-antillas de Centroamérica, su biota debería estar relacionada con ella y no debería estarlo con Sudamérica. Las relaciones entre áreas obtenidas para la avifauna terrestre a niveles de género y especie (Figuras 18 y 19) muestran a las Antillas Mayores como grupo hermano de Centroamérica, incluso Cuba, está más relacionado con Centroamérica que con el resto de las Antillas Mayores. Las Antillas Menores de esta forma quedan incluidas y más relacionadas a todo Norteamérica, por lo que es más probable que la relación encontrada con un grupo externo existente apoye más la posibilidad de que las Antillas Menores sean un grupo parafilético sin afinidades claras con Sudamérica o Norteamérica (Figura 17). Tradicionalmente, Trinidad y Tobago se consideran partes continentales que se desprendieron de Sudamérica, y tanto en el caso del uso de un grupo externo hipotético (Figura 17) como en el de un grupo externo existente (18 y 19), es clara la asociación de todas las islas de la costa norte de Sudamérica a ese continente. Rosen (1975) menciona también que Cuba fue la primera isla de las Antillas Mayores en separarse. Probablemente ello se pueda ver en el análisis con el grupo externo existente más relacionado con Centroamérica y en el análisis con grupo externo hipotético no esté resuelta la politomía entre las islas Caimán, Cuba, resto de las Antillas Mayores y las Bahamas. De hecho, hoy en día, Cuba está aislada de las demás Antillas como una parte de la Placa Norteamericana al norte del Paso de las Caimán (Rosen 1975).

Los análisis a nivel de género (Figuras 14, 15 y 16) agrupan a Centroamérica y a Sudamérica juntos, en especial a Costa Rica y Panamá con los Andes venezolanos y las tierras bajas de Venezuela; esto puede deberse, a que las relaciones entre géneros son más antiguas que relaciones entre especie y a que una vez que estuvieron separadas las Proto-antillas del continente, un nuevo archipiélago cerró la unión entre Norte y Sudamérica, permitiendo un recambio de faunas entre los dos continentes, por lo que la fauna de las Proto-antillas es hoy parte de una fauna centroamericana ancestral. Si lo anterior es correcto, el clado que contiene a las Antillas Mayores (Figuras 14, 15 y 16) puede considerarse como una evidencia de que las Proto-antillas existieron. Si lo que se mencionó anteriormente es cierto, deben existir remanentes de faunas muy antiguas en las Antillas. Tomando en cuenta lo anterior, es posible pensar que tanto *Dulus dominicus* (Dulidae) y *Loxia megaplaga* (Fringillidae) sean pruebas claras de esas avifaunas antiguas, por su origen holártico. Su ausencia en el resto de las Antillas puede deberse a la extinción, por lo que las tierras altas de la Española pudieron formar un refugio para dichas especies (Raffaele *et al* 1998).

En las Antillas Menores, aunque existen especies endémicas a la gran mayoría de ellas, como por ejemplo *Orthorhynchus cristatus*, *Eulampis holosericeus*, *Eulampis jugularis* (Trochilidae) *Margarops fuscus* y *Cinlocerthia ruficauda* (Mimidae) sólo algunas de esas islas probaron ser unidades monofiléticas, como las Antillas Menores grandes (Figura 20), por lo que lo más probable es que por la cercanía entre todas las Antillas Menores los recambios de fauna sean relativamente recientes. Esto es comprobado por Ricklefs y Bermingham (2001), los cuales mencionan que la avifauna en dichas islas dista mucho de estar en un equilibrio *sensu* MacArthur y Wilson (1963), y que la colonización de ellas, no ocurre de una manera homogénea y más bien está moldeada por una colonización masiva o por un evento de extinción en masa del 90% hace por lo menos 550,000 años.

Con respecto a los mímidos endémicos de las Antillas Menores, se encuentran las mismas conclusiones (Hunt *et al.* 2001), donde los géneros endémicos *Ramphocinclus*,

Margarops y *Cinlocerthia* se encuentran en un clado monofilético con *Dumetella* y *Melanoptila* como grupos externos, quedan como grupos externos al clado anterior *Mimus* y *Melanotis*. Los grupos externos más relacionados son especies que se distribuyen en Centroamérica y México, por lo que las relaciones entre el Continente Norteamericano y las Antillas tiene otra prueba más a favor. Los grupos monofiléticos encontrados por Hunt *et al.* (2001) no corresponden a los del análisis de parsimonia de endemismos (Figura 20), lo cual puede deberse a colonizaciones individuales y posteriores al surgimiento de las Antillas Menores.

La única forma de corroborar esto o desechar la hipótesis sería con las filogenias de las otras especies endémicas de esas islas. Las filogenias de Omland *et al.* (1999) y Lovette *et al.* (1999) sobre el género *Icterus*, a pesar de sus diferencias, con respecto a las especies endémicas (*Icterus oberi*, *Icterus laudabilis* e *Icterus bonana*) muestran los mismos resultados, sólo *Icterus laudabilis* e *I. oberi* son monofiléticos, mientras que *Icterus bonana* está más relacionada con otras especies del mismo género presentes en Centro y Norteamérica, y la topología del clado Santa Lucía-Montserrat no corresponde a lo encontrado por los análisis de parsimonia de endemismos (Figuras 17 y 20). Pudiera ser que las especies de *Icterus* endémicas de las Antillas Menores comparten un último ancestro de origen norteamericano y que la falta de correspondencia entre la filogenia y el PAE pueda deberse a la extinción de especies de *Icterus* en las otras islas de las Antillas Menores, y que las especies que hoy se encuentra ahí son supervivientes. Ese hecho podría probarse hoy en día, por la erupción del Volcán *Soufriere Hills* de Montserrat en 1995, que ha llevado a *Icterus oberi* al borde de la extinción (Lovette *et al.* 1999).

Con respecto al género *Spindalis*, distribuido en todas las Antillas Mayores, Garrido *et al.* (1997) separan a ese género tradicionalmente reconocido como monoespecífico en por lo menos cuatro especies diferentes: *Spindalis portoricensis*, *Spindalis nigricephala*, *Spindalis dominicensis* y *Spindalis zena*, esta última distribuida en Cuba, las Bahamas, las islas Caimán y Cozumel, con varias subespecies típicas de cada isla, las cuales, presentan características distintivas que de analizarse aún más a fondo, podrían llevar al reconocimiento de más especies.

Con respecto a las especies del género *Myiarchus*, Joseph *et al.* (en prensa) encontraron que las especies endémicas de dicho género están relacionadas con aquellas que se encuentran en Centro y Norteamérica. Dichas especies endémicas pertenecen a dos linajes diferentes, uno mayoritariamente norteamericano dentro del complejo *Myiarchus tyrannulus*, el cual contiene a casi todas las especies endémicas de las Antillas Mayores y Menores; y el segundo, que contiene a *Myiarchus barbirostris* de Jamaica, la cual está relacionada con especies del complejo *Myiarchus tuberculifer* de distribución centro y norteamericana incluidas en un clado mayoritariamente sudamericano. *Myiarchus nugator*, endémica de Granada, San Vicente y las Granadinas está estrechamente relacionado con las poblaciones de *Myiarchus tyrannulus* del norte de Sudamérica. A pesar que las topologías de los cladogramas de Joseph *et al.* (en prensa) y las de este estudio no son idénticas, sugieren de una manera general el mismo resultado, separación de especies de afinidades norteamericanas y sudamericanas (Figuras 13 y 19), con excepciones individuales, lo cual podría explicarse con una especiación inicial por vicarianza y por lo menos dos posteriores colonizaciones individuales para *Myiarchus barbirostris* y *Myiarchus nugator*.

La filogenia del género *Amazona* (Rusello y Amato 2004) provee la siguiente evidencia: todas las especies endémicas de las Antillas Mayores (*A. leucocephala* de Cuba, *A. ventralis* de La Española, *A. vittata* de Puerto Rico; *A. agilis* y *A. collaria*, las dos últimas de Jamaica) forman un grupo monofilético con la especie centroamericana *Amazona albifrons*, de la misma forma que el análisis de parsimonia usado en este estudio (Figura 19). Las especies endémicas de Cuba, la Española y Puerto Rico forman un grupo monofilético con relaciones internas no resueltas, con *Amazona collaria* de Jamaica como grupo hermano, y *Amazona agilis* queda como grupo hermano del grupo monofilético formado por las demás especies de las Antillas Mayores y *Amazona albifrons*. Lo anterior puede explicarse por especiación vicariante para *Amazona leucocephala*, *Amazona vittata*, *Amazona ventralis* y *Amazona collaria*, con una colonización posterior de *Amazona agilis* a Jamaica. Las especies endémicas de las Antillas Menores tienen por lo menos dos orígenes; el primero, formado por *Amazona arausiaca* y *Amazona versicolor*, de Dominica y Santa Lucía respectivamente son un grupo monofilético, emparentado con especies de

distribución tanto centroamericana como sudamericana; y el segundo, un grupo parafilético formado por *Amazona guildingii* y *Amazona imperialis*, de San Vicente y Dominica respectivamente, en un grupo monofilético con dos especies sudamericanas, *A. amazonica* y *A. brasiliensis*; por lo que Dominica fue colonizado dos veces por el género *Amazona*. El que las islas que conforman las Antillas Menores presenten especies endémicas de diferentes orígenes apoya la idea de que su avifauna puede explicarse como una serie de colonizaciones independientes, en vez de una historia vicariante en común.

Las filogenias moleculares obtenidas por Burns (1997) y Yuri y Mindell (2002) a pesar de ser diferentes, indican cierta relación para los géneros de tangaras antillanas; para los géneros *Phaenicophilus* y *Nesospingus*, (Burns 1997) los encuentra monofiléticos y en su conjunto parafiléticos con el género *Spindalis* y con respecto de las demás tangaras. Según Yuri y Mindell (2002) los géneros *Phaenicophilus* y *Spindalis* son monofiléticos y forman un grupo parafilético con el género centroamericano *Chlorospingus*. Las relaciones supraespecíficas difieren bastante en los dos estudios, y las relaciones entre ellas no aclaran de una manera contundente las relaciones filogenéticas de las especies de tangaras antillanas ni de cualquier otra especie relacionada, por lo que es necesario un estudio que considere a todas las especies de las Antillas para poder discutir apropiadamente al respecto.

Saber si realmente las especies de aves endémicas de las Antillas están más relacionadas con taxones centroamericanos que sudamericanos solo podrá saberse resolviendo sus filogenias. Sin embargo, cinco de las siete filogenias hasta la fecha resueltas para aves de las Antillas comentadas anteriormente y el uso de un grupo externo existente en el análisis de parsimonia de endemismos parecen ajustarse a las predicciones hechas por el modelo de Rosen (1975), por lo que el investigar acerca de las relaciones evolutivas de las aves de las Antillas, y otros grupos zoológicos y botánicos es absolutamente necesario.

Con respecto a otros grupos zoológicos, los sapos endémicos de las Antillas Mayores pertenecientes al género *Bufo* (Anura: Bufonidae) demostraron ser monofiléticos,

y quedan como grupo hermano de todas las especies distribuidas en el continente americano, el cual tiene a las especies de Centroamérica hermanas a las de Norteamérica, con todo Sudamérica como el grupo hermano del clado anterior (Pramuk *et al.* 2001). En un análisis filogeográfico del género *Cyclura* (Reptilia: Iguanidae), los taxones muestreados son monofiléticos y de distribución en las Bahamas, Cuba, islas Caimán, Anegada, la isla Mona (Puerto Rico), Española y Jamaica (Malone *et al.* 2000). El patrón filogeográfico que aparece sugiere que Puerto Rico se separó antes de todas las demás islas en el Oligoceno medio y que Cuba y la Española se mantuvieron unidas por varios millones de años más (Burke 1988, Lewis and Draper 1990, Pindell and Barrett 1990 en Malone *et al.* 2000). Por la topología encontrada en el análisis y la polifilia de la Española, tal vez el pensar en Cuba, Jamaica y la Española como centros de endemismo y que la llegada del género *Cyclura* a las Bahamas, islas Vírgenes e isla Mona fue por dispersión.

Trejo-Torres y Ackerman (2001) predijeron que sus resultados con orquídeas serían similares a los de taxones con grandes posibilidades de dispersión, lo cual no ocurre en el caso de las aves utilizadas en este estudio.

Vicarianza y Dispersión

Como se ha demostrado (Figura 20), la avifauna terrestre de las Antillas y el Caribe tiene congruencia con el modelo vicariancista de Rosen (1975). Sin embargo, existen conjuntos de especies que no se pueden explicar por sólo vicarianza, como es la presencia de *Amazona leucocephala* de Cuba en las islas Caimán, Great Inagua y Abaco, *Saurothera merlinii* de Cuba en Andros, Eleuthera y New Providence, la presencia de *Margarops fuscatus* en Puerto Rico, la presencia de *Calliphlox evelynae* y *Geothlypis rostrata* en Florida, la presencia de *Myadestes genibarbis* en las Antillas Menores, sólo por citar algunos ejemplos, solo podría explicarse por dispersión, en especial en islas muy cercanas; por lo que ambos procesos, vicarianza en una mayor escala, y dispersión en una menor escala están implícitos en la conformación de la avifauna de las Antillas y el Caribe. La presencia de elementos antillanos en las islas Caimán y Cozumel aparentemente es más fácil explicarlas por dispersión que por una fragmentación de un área ancestral de la cual

ambas islas fueran parte. El que Cuba esté más relacionada con Centroamérica que con el resto de las Antillas Mayores (Figura 20) puede deberse a la dispersión de especies de aves y de otros taxones en un tiempo reciente del continente y otras islas hacia Cuba y viceversa. Salvo la monofilia probada para los clados que forman Guadalupe y Dominica, Martinica y Santa Lucía; y de San Vicente con Granada y las Granadinas (Figura 20); el resto de las Antillas Menores puede considerarse como un mosaico entre colonización y extinción de las especies endémicas de esas islas, como son *Cinlocerthia ruficauda* y *Eulampis jugularis*. Zink *et al.* (2000) reconocieron que ambos procesos, vicarianza y dispersión, forman parte fundamental de los procesos biogeográficos que modelan la distribución de varios grupos de aves norteamericanas, con una proporción aproximada de 3 a 1 a favor de la vicarianza, lo cual es similar sin comparar proporciones a lo estipulado en este estudio.

Bond y el PAE

La regionalización obtenida por medio del análisis de parsimonia de endemismos (Figura 2, Figura 20), coincide con la conclusión a la que llegó Bond (1936, 1948, 1963) sobre el origen norteamericano de la avifauna antillana. Él postuló que por lo menos el 80% de la avifauna que en esas islas ocurre es de origen norteamericano y que llegó por dispersión, debido a que para la época, la idea de vicarianza era nueva. Con respecto a las islas de la costa norte de Sudamérica, él concluye que sus avifaunas están estrechamente relacionadas con ese continente. A pesar de su enfoque enteramente dispersionista, la coincidencia entre las afinidades de la avifauna de las Antillas e islas del Caribe determinadas por Bond y las analizadas (Figura 20), apoyada por diversos estudios (Garrido *et al.* 1997, Omland *et al.* 1999, Lovette *et al.* 1999, Hunt *et al.* 2001), parecen reflejar que las conclusiones de afinidades avifaunísticas de las Antillas con Norteamérica son correctas.

Con respecto a la fitorregionalización del Caribe (Samek *et al.* 1988), la zona queda dividida en tres “subregiones” : 1) centroamericana, 2) sudamericana y 3) antillana; de la cual, a excepción de las provincias conformadas por Centramérica, y de la unión de las Islas Caimán con Jamaica en una provincia dentro de la “subregión” antillana, queda

establecido una regionalización de la Subregión del Caribe bastante similar, en especial, por la inclusión de Bahamas, Florida y Bermuda en una misma provincia. Cabe mencionar que Cuba no queda reunida en la misma “subregión” de Centroamérica.

La línea de Bond

Es claro que existen elementos sudamericanos que no llegan a las Antillas y elementos norteamericanos que no llegan a Sudamérica. Bond (1974) menciona a David Lack y un comunicado que le envió en el cual le comentaba la gran impresión que le causaban las diferencias entre la avifauna de Tobago y las Antillas Menores, y que Lack sugería que una línea “a manera de la Línea de Wallace” se pudiera aplicar. Bond (1974) remarca, “ Si eso es posible, espero que el nombre sea uno impersonal, Línea Caribeña, sería lo apropiado”. En el caso de la avifauna terrestre de las Antillas y el Caribe, con libertad puede trazarse una línea entre la sección amarilla y la azul (Figura 2). Tal vez el nombre más apropiado, según varios autores, podría ser la Línea de Bond, ya que él fue el primero en hablar de dicha separación. Dos barreras naturales pueden delimitar el paso de esa línea, los Andes y el estrecho entre Granada y Tobago. Cabe mencionar que los dos tipos de avifauna no están completamente aislados uno del otro, sino que comparten elemento comunes (e.g. *Bubulcus ibis*, *Falco sparverius*, *Falco migratorius*, *Setophaga ruticilla*) y sus zonas transicionales, comparten muchísimas especies; simplemente, existen otros elementos (e.g. la familia Steatornithidae, el género *Chrysolampis* en Sudamérica) que permiten caracterizar las dos biotas como diferentes.

Áreas de endemismo y conservación

Para hacer un uso correcto y sustentable de la biodiversidad, así como una conservación apropiada de la misma, es necesario valorarla y desarrollar programas que documenten los patrones de distribución de los seres vivos a diferentes escalas (Morrone 2001). Los métodos de biogeografía histórica no sólo tienen aplicaciones relaciones histórica y evolutivas entre áreas y caracterizaciones de biotas, sino también son una

poderosa herramienta para elegir áreas prioritarias para la conservación (Cavieres *et al.* 2002).

De antemano, como las islas que integran las Antillas y el Caribe forman en su gran mayoría entidades políticas independientes entre sí, lo ideal sería conservarlas a todas ellas, bajo el supuesto de que cada país debería hacerse responsable de su propia biodiversidad. Bajo el esquema aquí presentado, utilizando el análisis de parsimonia se pueden seleccionar aquellas islas que representen los diferentes anidamientos de endemismos (Figura 20), basados en los datos más altos de riqueza total y riqueza de especies endémicas (Cuadro 2) para cada anidamiento. Las regiones continentales, por su complejidad y cantidad de endemismos, debería de someterse a análisis más finos para poder seleccionar áreas prioritarias dentro de ellas, debido al burdo manejo de sus números en este estudio.

Del Dominio Sudamericano, la isla de Curaçao es la que tiene mayor número de especies (112) en la Provincia de las Antillas holandesas; la isla de Trinidad es aquella que cuenta con el mayor número de especies de aves (313) de todas las islas de la cuenca del mar Caribe. Ninguna de esas islas presenta especies endémicas únicas, por lo que la determinación de la prioridad de conservación entre el número de especies totales y especies endémicas es irrelevante en este particular punto.

Del Dominio Norteamericano, San Andrés tiene un número mayor que Providencia de especies totales y una especie endémica *Vireo caribaeus*. San Bartolomé tiene un mayor número de especies que San Martín. Montserrat tiene una especie endémica *Icterus oberi*. Antigua tiene un mayor número de especies que Barbuda y existen reportes de *Melanerpes herminieri* endémico de Guadalupe. Dominica tiene más especies totales que Guadalupe, así como endémicas. Santa Lucía tiene más especies que Martinica, tanto totales como endémicas. San Vicente tiene más especies totales y endémicas que Granada y las Granadinas. De las Islas Vírgenes, Santa Cruz tiene una especie más que Anegada, pero existen reportes en esa última de *Saurothera vieilloti*. De las Bahamas, la isla que más especies tiene es Grand Bahama; sin embargo, New Providence es la única isla de ellas que tiene una especie endémica *Chlorostilbon bracei*, la cual está extinta. El dar prioridad a

sólo una isla de las Antillas medianas sería dejar desprotegidas a muchas especies endémicas, ya que de todas las islas de las Antillas y el Caribe, son aquellas que concentran el mayor número de endemismos. Sin embargo, dentro de ellas, Jamaica presenta el mayor número de especies tanto totales como endémicas. Para las islas de Neomesoamérica, Cuba por obvias razones es un área prioritaria de conservación dejando fuera a la isla de Pinos, ya que es aquella con el mayor número de especies endémicas como totales.

Las islas como áreas de endemismo *per se*

Un área de endemismo puede definirse como la superposición de dos o más áreas de distribución de taxones endémicos (Morrone 2001b). Bajo ese concepto, aquellas islas o regiones de una misma isla donde ocurran al menos dos especies endémicas pueden considerarse como auténticas áreas de endemismo. En el caso de las Antillas y el resto de las islas del Caribe, por medio de las autapomorfias encontradas por el análisis de parsimonia de endemismos considerando únicamente aves terrestres, sin tomar en cuenta la topología del cladograma ni los datos de riqueza (Cuadro 2), es posible caracterizar a una isla de manera aislada, es decir, por sí misma, como área de endemismo.

San Andrés, al sólo contar con *Vireo caribaeus*, no formaría un área de endemismo. Ocurre lo mismo con Montserrat, Granada, Martinica, New Providence y las islas Caimán, ya que sólo cuentan con una especie endémica, *Icterus oberi*, *Leptotila wellsi*, *Icterus bonana*, *Chlorostilbon bracei* y *Turdus ravidus*, respectivamente. El resto de las islas que conforman las Bahamas, aunque en algunas de ellas existe *Geothlypis rostrata*, no tienen especies endémicas únicas a cada una de ellas, al igual que Providencia, Anguilla, Saba, San Eustaquio, San Martín, San Bartolomé, San Cristóbal, Nevis, Antigua, Barbuda, las Granadinas, Aruba, Bonaire, Curaçao, Margarita, Tobago, Trinidad, Barbados, Santa Cruz y Anegada, por lo que no pueden conformar áreas de endemismo. En el caso muy particular de la isla de Guadalupe, su única especie endémica, *Melanerpes herminieri*, ha sido reportada en Antigua, además al ser sólo una especie, no podría ser considerada como un área de endemismo.

De las Antillas Menores, San Vicente es un área de endemismo por la presencia de *Amazona guildingii* y *Catharopeza bishopi*. Santa Lucía comparte dicha característica con San Vicente, aquí gracias a *Amazona versicolor*, *Leucopeza semperi*, *Melanospiza richardsoni* e *Icterus laudabilis*. Dominica a su vez, presenta la misma cualidad por *Amazona arausiaca* y *Amazona imperialis*.

Cozumel es un área de este tipo, ya que en ella se distribuyen *Chlorostilbon forficatus*, *Vireo bairdi* y *Toxostoma guttatum*.

La isla de Pinos por sí sola no forma un área de endemismo, debido a que sus especies endémicas son compartidas con Cuba, pero Cuba como una sola unidad sí forma un área de endemismo, ya que cuenta con *Accipiter gundlachi*, *Tiaris canora*, *Dives atrovioleacea* y *Torreornis inexpectata*. Las tierras altas de Cuba no tienen una sola especie endémica exclusiva a ellas, por lo que no se les podría considerar a ellas solas como un área de endemismo. Sin embargo, las tierras bajas de Cuba, en especial la Ciénaga de Zapata se podría considerar como área de endemismo, al contar con dos especies endémicas en dicha demarcación (*Cyanolimnas cerverai* y *Ferminia cerverai*)

Si Jamaica es considerada como unidad, es por sí misma un área de endemismo al tener una vasta riqueza específica endémica: *Patagioenas caribaea*, *Geotrygon versicolor*, *Amazona collaria*, *Amazona agilis*, *Saurothera vetula*, *Pseudoscops grammicus*, *Anthracothorax mango*, *Trochilus polytmus*, *Todus todus*, *Melanerpes radiolatus*, *Myiopagis cotta*, *Contopus pallidus*, *Myiarchus barbirostris*, *Pachyramphus niger*, *Vireo modestus*, *Vireo osburni*, *Corvus jamaicensis*, *Turdus jamaicensis*, *Turdus aurantius*, *Dendroica pharetra*, *Spindalis nigricephala*, *Euphonia jamaica*, *Loxipasser anoxanthus*, *Euneornis campestris* y *Nesopsar nigerrimus*. Al considerar tanto sus tierras bajas como a las altas como unidades separadas, no conformarían áreas de endemismo independientes, ya que en las primeras sólo existe *Siphonorhis americanus*, mientras que en las segundas sólo *Hyetornis plumialis*. Sin embargo, el uso de una taxonomía alternativa basada en conceptos de especies evolutivos (Raffaele *et al.* 1998, Navarro y Peterson en prep.) validarían la separación de *Trochilus polytmus* (AOU 1998) en *Trochilus polytmus* y *Trochilus scitulus*,

donde la primera constituiría a las tierras bajas de Jamaica como un área de endemismo por sí misma y la segunda conferiría la misma característica a las tierras altas.

Puerto Rico, considerada como unidad, al igual que Jamaica, es un área de endemismo, debido a la presencia de *Amazona vittata*, *Anthracothorax viridis*, *Chlorostilbon maugaeus*, *Todus mexicanus*, *Melanerpes portoricensis*, *Vireo latimeri*, *Dendroica angelae*, *Nesospingus speculiferus*, *Spindalis portoricensis*, *Loxigilla portoricensis* y *Agelaius xanthomus*. Debido a que las tierras altas de Puerto Rico, atraviesan justo en medio la isla, las tierras bajas quedan rodeando a su contraparte altitudinal. La falta de especies endémicas exclusivas para cada una de esas regiones altitudinales, y una distribución prácticamente igual de las especies endémicas de Puerto Rico (algunas especies endémicas son más frecuentes en alguna de las dos zonas altitudinales, sin embargo, han sido encontradas en ambas, según Raffaele 1989), anulan la posibilidad de que tanto tierras bajas como altas formen áreas de endemismo por separado.

Con respecto a la Española, realmente es un área de endemismo al considerársele como unidad, gracias a la existencia de *Buteo ridgwayi*, *Aratinga chloroptera*, *Amazona ventralis*, *Saurothera longirostris*, *Hyetornis rufigularis*, *Tyto glaucops*, *Chlorostilbon swainsonii*, *Priotelus roseigaster*, *Todus subulatus*, *Todus angustirostris*, *Nesoctites micromegas*, *Melanerpes striatus*, *Dulus dominicus*, *Phaenicophilus palmarum* y *Spindalis dominicensis*.

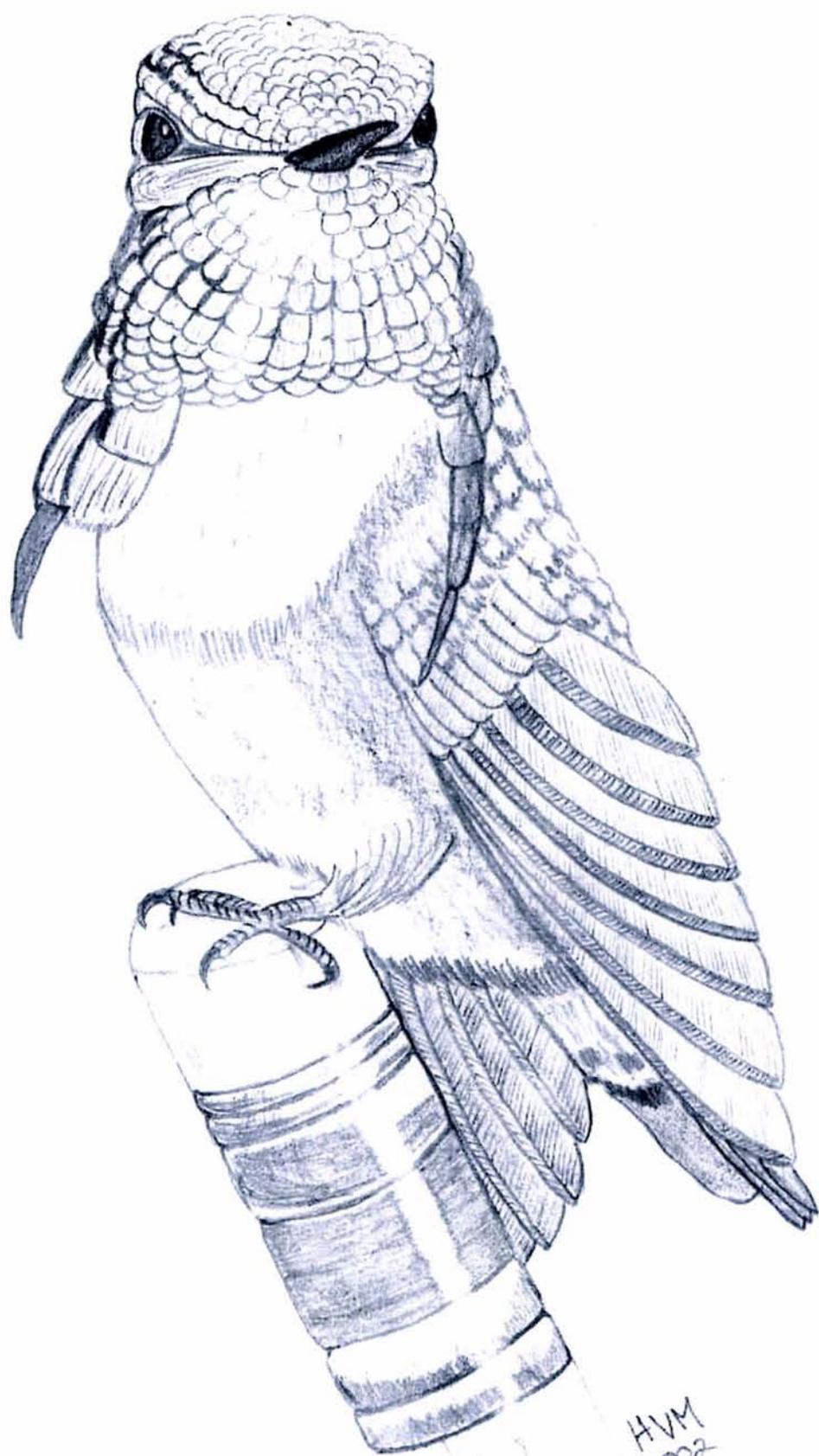
Las tierras bajas de la Española, al no tener siquiera, una especie endémica única, no son consideradas un área de endemismo. Las tierras altas de la Española, al contar con *Microligea palustris*, *Xenoligea montana*, *Calyptophilus frugivorus* y *Carduelis dominicensis* pueden considerarse a su vez como área de endemismo. Cabe mencionar que las tierras altas que conforman el Macizo del Sur tienen dos especies endémicas, *Phaenicophilus poliocephalus* y *Calyptophilus tertius*, lo cual le confieren también la misma cualidad. En el mismo caso se encuentran las tierras altas que conforman el Macizo Central, debido a que en él se distribuyen *Siphonorhis brewsteri* y *Vireo namus*.

De las regiones continentales, las únicas dos que no forman áreas de endemismo son Florida y Bermuda, ya que a pesar de tener especies únicas en los análisis de PAE (Figuras 17, 18 y 19), dichos taxones son de amplia distribución en Norteamérica (National Geographic Society 1983). Tanto Centroamérica, la península de Yucatán, los Andes venezolanos y las tierras bajas de Venezuela, ya sea por división política o geográfica, son vastas áreas de endemismo. De hecho, en avifauna, ninguna otra región del planeta se acerca al Neotrópico en ese tipo de diversidad (Stotz *et al.* 1996, Newton 2003).

Casi todas las islas que conforman a las Antillas y el Caribe tienen subespecies endémicas, y algunas de ellas presentan diferencias significativas en coloración, tamaño, vocalizaciones y estructura genética (Garrido *et al.* 1997, Raffaele *et al.* 1998), como por ejemplo *Saurothera merlinii merlinii*, de Cuba *Saurothera merlinii decolor* de la Isla de Pinos, *Saurothera merlinii andria* de la isla Andros, *Saurothera merlinii bahamensis* de New Providence y Eleuthera (Bond 1940) presentan características muy diferentes como la amplitud de las bandas negras y blancas de la punta de las rectrices, la coloración de las primarias y su aislamiento geográfico pudieran separarlas como unidades evolutivas diferentes y por lo tanto, podrían considerarse más áreas de endemismo en las Antillas e islas del Caribe, como los estudios realizados en aves de México bajo conceptos de especie alternativos (Peterson y Navarro 1999, Navarro y Peterson *en prep.*).

CONCLUSIONES

- Para los datos analizados, aunque existe relación significativa entre la riqueza de especies de aves terrestres de las islas de las Antillas y el Caribe con el tamaño del área de cada isla y con su distancia mínima al continente, no son factores que puedan explicar toda la riqueza específica.
- La afinidad de la avifauna terrestre de las Antillas Mayores, Menores, islas Vírgenes, Providencia, San Andrés, Cozumel, Bahamas y Bermuda es norteamericana.
- Según su avifauna terrestre, las islas de las Antillas y el Caribe, muestran dos tipos de afinidades: las que están en la costa norte de Sudamérica muestran una afinidad sudamericana y el resto de las islas una afinidad con la avifauna norteamericana, la cual incluye a Centroamérica.
- Existe una clara distinción entre las avifaunas terrestres de Norte y Sudamérica.
- Para las divisiones altitudinales hechas, cada una de las islas de las Antillas Mayores es monofilética.
- El análisis de parsimonia de endemismos debe reconocerse como una herramienta de la biogeografía histórica, del que se pueden derivar causas históricas.
- Respecto al debate de grupo externo hipotético y grupo externo existente, es necesario hacer más estudios que comprueben o refuten la aparente veracidad de los resultados obtenidos por la segunda opción.



LITERATURA CITADA.

- American Ornithologists' Union. 1998. Checklist of North American Birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Arita H y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y Macroecología. 63-80 pp. En. Llorente-Bousquets J., y J.J. Morrone (eds). Introducción a la biogeografía de Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones. Las prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Banks R.C., C. Cicero, J.L. Dunn, A.W. Kratter, P.C. Rasmussen, J.V. Remsen, Jr., J.D. Rising, y D.F. Stotz. 2003. Forty-fourth supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *Auk* 120(3): 923-931.
- Biaggi V. 1974. Las aves de Puerto Rico. 2da edición. Editorial Universitaria. Universidad de Puerto Rico. Barcelona.
- Bisconti M., W. Landini, G. Bianucci, G. Cantalamessa, G. Carnevale, L. Ragiani y G. Valleri. 2001. Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analyses of endemism based on, reptiles, land birds and Scalesia land plants. *Journal of Biogeography*. 28: 495-510.
- Bond J. 1934a. A new lizard cuckoo from the Dominican Republic with remarks on the Saona palm tanager. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 85: 369 pp.
- Bond J. 1934b. The Distribution and Origin of the West Indian Avifauna. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 73(5): 341-349.
- Bond J. 1934c. The systematic position of *Lawrencia* and *Laletes*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 86: 399-402.
- Bond J. 1943. Nidification of the passerine birds of Hispaniola. *Wilson Bulletin* 55: 2, 115-125.
- Bond J. 1940. Checklist of the birds of the West Indies. Philadelphia Academy of Natural Sciences. Philadelphia.
- Bond J. 1944. Notes on the Arrow-headed Warbler. *Wilson Bulletin*. 56(3) 172-173.
- Bond J. 1948. Origin of the bird fauna of the West Indies. *Wilson Bulletin*. 60 (4): 207-229.
- Bond J. 1950a. Checklist of the birds of the West Indies. 2nd ed. Philadelphia Academy of Natural Sciences. Philadelphia.
- Bond J. 1950b. Results of the Catherwood-Chaplin West Indies Expedition, 1948, Part II. Birds of Cayo Largo (Cuba), San Andrés and Providencia. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Volume CII: 43-68 pp.

- Bond J. 1950c. Some remarks on West Indian Icteridae. *Wilson Bulletin*. 62: 4, 216-217.
- Bond J. 1951. First supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1952. Second supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1956. Checklist of the birds of the West Indies. 4th Edition. Philadelphia Academy of Natural Sciences.
- Bond J. 1958. Third supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1959. Fourth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1960. Fifth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1961a. Notes on birds of Cozumel island, Quintana Roo, Mexico. *The Caribbean Journal of Science* Vol.1 No. 2. Institute of Caribbean Studies. University of Puerto Rico. Mayaguez.
- Bond J. 1961b. Sixth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1962. Seventh supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1963a. Derivation of the antillean avifauna. *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 115(4): 79-98.
- Bond J. 1963b. Eighth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1964. Ninth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1965. Tenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Bond J. 1966. Eleventh supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1967. Twelfth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1968. Thirteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1969. Fourteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1970a. Native and winter resident birds of Tobago. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1970b. Fifteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1971. Sixteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1972. Seventeenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1973. Eighteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1974. Nineteenth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1976. Twentieth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1977. Twenty-first supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1978. Twenty-second supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1980. Twenty-third supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1982. Twenty-fourth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1984. Twenty-fifth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

Bond J. 1986. Twenty-sixth supplement to the Checklist of the birds of the West Indies. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

- Bond J. 1987. Twenty-seventh supplement to the Checklist of the birds of the West Indies Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Brooks, D. R. y M. G. P. Van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*. 30: 819-825.
- Brown J.H y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- Buffon, G.L 1749. *Histoire Naturelle*. Vol. I-XXXVI. L' Imprimerie Royale. Paris.
- Cavieres L.A , M T.K. Arroyo , P. Posadas , C. Marticorena , O. Matthei, R. Rodriguez , F. A. Squeo y G. Arancio. 2002. Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity and Conservation*. 11: 1301-1311.
- Clavijero F.J. 1780. *Historia Antigua de México*. 5ta edición. Editorial Porrúa S. A. 1976. México DF.
- Cracraft J. 1991. Patterns of Diversification Within Continental Biotas: Hierarchical Congruence Among Areas of Endemism of Australian Vertebrates. *Australian Systematic Botany*. 4: 211-227.
- Cory C.B. 1913. Descriptions of twenty-eight new species and subspecies of neotropical birds. *Field Museum of Natural History. Ornithological Series*. 1:7. Publication 167. Chicago.
- Costa L.P., Y.L.R. Leite, G.A.B. da Fonseca y M. Tavares de Fonseca. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*. 32 (4b): 872-881.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor. Caracas.
- Darlington P.J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. Wiley. New York.
- Darwin C. R. 1859. *El origen de las Especies*. Editorial Sarpe, 1983. Madrid.
- De Grave S. 2001. Biogeography of Indo-Pacific Pontoniinae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography*. 28: 1239-1253.
- del Hoyo J., A. Elliott y J. Sargatal. eds. 1992. *Handbook of the Birds of the World*. Vol 1. Lynx Edicions. Barcelona.
- Encyclopaedia Britannica Inc., 1974. *Atlas Universalis*. Encyclopaedia Universalis France, Paris.

Espinosa-Organista D.; C. Aguilar-Zúñiga; T. Escalante. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En: Llorente-Bousquets J., y J.J. Morrone (eds). Introducción a la biogeografía de Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones. Las prensas de Ciencias, UNAM, México DF.

Escalante T., y Juan J. Morrone. 2003 ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? 167-172 pp. En: Morrone J.J. y J. Llorente-Bousquets (eds). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. Las Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. México DF.

ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. ArcView GIS, V. 3.2. ESRI Inc. California, USA.

Fernández de Oviedo, G. 1996, Sumario de la Natural Historia de las Indias. Biblioteca Americana. Fondo de Cultura Económica. México. 275 pp.

Fernández de Oviedo, G. 1999. Bestiario de Indias Fondo 2000. Fondo de Cultura Económico. México.

French R. 1991. A guide to the birds of Trinidad & Tobago. 2da ed. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press, Ithaca.

Flores-Villela O. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. 171-181 pp. En: Johnson J.D., R.G. Webb, O.A. Flores-Villela. Mesoamerican herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation. The University of Texas at El Paso.

García-Barros E. Pilar Gurrea, M.J. Luciáñez, J.M. Cano, L.M. Munguira, J.C. Moreno, H. Sainz, M.J. Sanz y J.C. Simón. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). Journal of Biogeography. 29: 109-124.

García-Trejo E. A. 2002. Análisis de los patrones del endemismo de aves en el oeste de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México DF.

Garrido O.H. y F. García Montaña. 1967a. Nueva *Oceanodroma* (Aves: Hydrobatidae), para las Antillas. Museo "Felipe Poey" de la Academia de Ciencias de Cuba. Trabajos de divulgación No. 48. La Habana.

Garrido O.H. y F. García Montaña. 1967b. Nueva subespecie de tordo (Turdidae, Aves) para Cuba. Museo "Felipe Poey" de la Academia de Ciencias de Cuba. Trabajos de divulgación No. 49. La Habana.

Garrido O.H. y F. García Montaña. 1968. Nuevos reportes de aves para Cuba. Torreia. Nueva Serie No. 4. Dirección Nacional de Zoológicos y Acuarios. Consejo Nacional de Cultura. La Habana.

Garrido O.H. y A. Schwartz. 1969. Anfibios, Reptiles y Aves de Cayo Cantiles. Poeyana Serie A: 67. La Habana.

Garrido O.H. y H. Kreisel. 1972. Primer hallazgo de un Somormujo, *Gavia immer* (Brunnich), en las costas de Cuba. Serie Poeyana No. 98. Instituto de Zoología. Academia de Ciencias de Cuba. La Habana.

Garrido O.H. 1975. Anfibios, Reptiles y Aves de Cayo Real. Poeyana. Serie No. 119. La Habana.

Garrido O.H. 1980. Los Vertebrados Terrestres de la Península de Zapata. Poeyana. No. 203. La Habana.

Garrido O.H., K.C. Parkes, G.B. Reynard, A. Kirkconnell and R. Sutton. 1997. Taxonomy of the stripe-headed tanager, Genus *Spindalis* (Aves: Thraupidae) of the West Indies. Wilson Bulletin. 109(4): 561-594.

Garrido O.H. and Arturo Kirkconnell. 2000. Field guide to the birds of Cuba. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press, Ithaca.

Gerbi A. 1992. La naturaleza de las Indias Nuevas. Fondo de Cultura Económica. México DF.

Goldani Â., A. Ferrari, G. Silva-Carvalho y A.J. Creão-Duarte. 2002. Análise de parcimônia de endemismo de membracidaeos neotropicais (Hemiptera, Membracidae, Hoplophorionini). Revista Brasileira de Zoologia. 19 (suppl. 2): 187-193.

Griscom L. 1926. The Ornithological results of the Mason-Spinden Expedition to Yucatan. Partes I y II. American Museum Novitates. 235 y 236. The American Museum of Natural History. Nueva York.

Goloboff P.L. 1993. Nona ver.2.0. Publicado por el autor.

Hedges S.B., C.A. Hass y L.R. Maxson. 1992. Caribbean biogeography: Molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA. 89: 1909-1913.

Hedges S.B. 1966. Historical Biogeography of West Indian vertebrates. Annual review of Ecology and Systematics. 27: 163-196.

Hedges, S.B. 2001. Biogeography of the West Indies: An Overview. 15-34 pp. En: C. A. Woods, F.E. Sergile (eds). Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives. 2nd ed. CRC Press. Boca Raton.

Hilty S.L. 2003. Birds of Venezuela. Second Edition. Princeton University Press, Princeton.

- Howell S.N.G. and S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, Nueva York.
- Hunt J.S., E. Bermingham, y R.E. Ricklefs 2001. Molecular Systematics and Biogeography of Antillean Thrashers, Tremblers and Mockingbirds (Aves: Mimidae). *Auk*. 118 (1): 35-55.
- Iturralde-Vinent M.A. y R.D.E. MacPhee. 1999. Paleogeography of the caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. No. 238. American Museum of Natural History. Nueva York.
- Joseph L., T. Wilke, E. Bermingham, D. Alpers, R. Ricklefs. En prensa. Towards a phylogenetics framework for the evolution of shakes, rattles and rolls in *Myiarchus* tyrant-flycatchers (Aves: Passeriformes: Tyrannidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Kitching I.J., P.L. Forey, C.J. Humphries and D.M. Williams. 1998. Cladistics, the theory and practice of parsimony analysis. 2nd ed. The systematics association publication No. 11. Oxford Science Publications. Nueva York.
- Komar, O., M. B.Robbins, K. Klenk, B. J. Blitvich, N. L. Marlenee, K. L. Burkhalter, D. J. Gubler, G. González, C. J. Peña, A. T. Peterson, and N. Komar. En prensa. Evidence of West Nile virus transmission in resident birds in the Dominican Republic. *Emerging Infectious Diseases*.
- Linné, C. V. 1758. *Systema Naturae*. Editio decima, reformata. Holmiae, 823 pp.
- Lira-Noriega A. 2003. Relaciones históricas y biogeográficas de las avifaunas de las Islas del Pacífico de Mesoamérica. Póster. VII Congreso de Ornitología Neotropical. Puyehue, Chile. 5-11 Octubre.
- Llorente J., N. Papavero y A. Bueno. 2001. Síntesis histórica de la biogeografía. 1-14 pp. En Llorente B.J. y J.J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Lovette I, E. Bermingham y R.E. Ricklefs. 1999. Mitochondrial DNA Phylogeography and Conservation Of Endangered Lesser Antillean *Icterus* Orioles. *Conservation Biology*. 13 (5): 1088-1096.
- Luna I. y O. Alcántara. 2001. Análisis de simplicidad de endemismos (PAE) para establecer un modelo de vicarianza preliminar del bosque mesófilo de montaña mexicano. 273-277 pp. En Llorente-Bousquets J., y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía de Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México.
- MacArthur R.H. y E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*. 17: 373-387.

- MacArthur R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton.
- Malone, C.L., T. Wheeler, J. F. Taylor, and S. K. Davis. 2000 Phylogeography of the Caribbean Rock Iguana (*Cyclura*): Implications for Conservation and Insights on the Biogeographic History of the West Indies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(2): 269–279.
- Marien D. y K.F. Koopman. 1955. The relationships of the West Indian Species of *Aratinga* (Aves, Psittacidae). *American Museum Novitates*. No. 1712. The American Museum of Natural History. Nueva York.
- Mayr E. 1946. History of the North American Bird Fauna. *The Wilson Bulletin*. 58: 1, 1-68 pp. The Wilson Ornithological Club.
- Mayr E. 1986. The Contribution of Birds to Evolutionary Theory. En. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. Vol. II. 1988. Eds. Henri Ouellet. National Museum of Natural Sciences, Ottawa. 2718-2723 pp.
- Microsoft Corporation 1999. MS Excel Versión 2000. Troy, NY.
- Morrone, J.J. 1994. On the Identification of Areas of Endemism. *Systematic Biology*. 43: 438-441.
- Morrone J. J. 1998. On Udvardy's Insulantartica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Biogeography*. 25: 947-955.
- Morrone J.J. 2000. Toward a cladistic model for the Caribbean Subregion: Delimitation of areas of endemism. *Caldasia*. 23(1): 43-76.
- Morrone J.J. 2001. El lenguaje de la cladística. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Morrone J.J 2001b. Sistemática, Biogeografía y Evolución, los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Las prensas de Ciencias, UNAM, México DF.
- Morrone J.J. y J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26: 373-401.
- Morrone, J.J., D. Espinosa-Organista, C. Aguilar y J. Llorente-Bousquets. 1999. Mexican biogeographic provinces: Preliminary schemes, general characterizations and synonymies. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.). 85: 83-108.
- Murguía M., y F. Rojas. 2001. Biogeografía cuantitativa. 39-47 pp. En. Llorente-Bousquets J., y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía de Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México DF.

Murphy W.J. y G. E. Collier 1996. Phylogenetic relationships within the Aplocheiloid Fish Genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): Implications for Caribbean and Central American Biogeography. *Molecular Biology and Evolution*. 13(5): 642-649.

Nakazawa U.Y.J. 2003. Modelos predictivos como herramienta para el estudio de cambios estacionales del nicho de algunas aves migratorias neotropicales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México DF.

National Geographic Society. 1983. Field Guide to the Birds of North America. National Geographic Society, Washington DC.

Navarro A.G. y H. Benitez D. 1993. Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Ciencias*. No. Especial 7. Facultad de Ciencias, UNAM. México DF.

Navarro A.G., A.T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: the atlas of the birds of Mexico. En: N.J. Collar, C.T. Fisher y C.J. Feare (eds.). *Why Museums Matter: Avian Archives in an Age of Extinction*. *Bulletin of the British Ornithologist's Club*. Vol. 123A: 1-360.

Navarro A.G.; H. A. Garza-Torres; S. López de Aquino; O. Rojas-Soto y L. A. Sánchez-González. (En prensa). Patrones biogeográficos de la avifauna de la Sierra Madre Oriental, México. En: Luna I., J. J. Morrone y D. Espinosa-Organista (Eds). *La Sierra Madre Oriental*. UNAM, México.

Newton I. 2003. *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press. Londres.

Nixon K. 1999. The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. *Cladistics*. 15: 407-414.

Nixon K. 2000. WinClada ver.0.9.99. Publicado por el autor.

Nuevo Espasa Ilustrado. Diccionario geográfico. 2003. Espasa Calpe S.A. España. Madrid.

Omland K.E., S. Lanyon y S.J. Fritz. 1999. A Molecular Phylogeny of the New World Orioles (*Icterus*): The Importance of Dense Taxon Sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 12 (2): 224-239 pp.

Paynter R.A. Jr. 1951. Autumnal trans-Gulf migrants and a new record for the Yucatan Peninsula. *Auk*. 68:113-114.

Paynter R.A. Jr. 1953. Autumnal migrants of the Campeche Bank. *Auk*. 70:338-349.

Paynter R.A. Jr. 1955a. The ornithogeography of the Yucatan Peninsula. *Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.* No. 9. New Haven.

- Paynter R.A. Jr. 1955a. Additions to the ornithogeography of the Yucatan Peninsula. Postilla 22.
- Peterson A. T. y A. G. Navarro. 1999. Alternative Species Concepts as Bases for Determining priority Conservation Areas. *Conservation Biology*. 13 (2): 427-431.
- Phelps W.H. y W.H. Phelps Jr. Descriptions of two new venezuelan birds and distributional notes. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 71: 119-142.
- Phelps W.H. Jr. y R. Meyer de Schauensee. 1978. Una Guía de las Aves de Venezuela. Gráficas Armitaño C.A., Caracas.
- Pramuk J.B., C. A. Hass y S. B. Hedges. 2001. Molecular Phylogeny and Biogeography of West Indian Toads (Anura: Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 20(2): 294-301.
- Raffaele H., 1989. A guide to the birds of Puerto Rico and de Virgin Islands. Princeton University Press, Princeton.
- Raffaele H., Wiley J., Garrido O., Keith A., y Raffaele J. 1998. A guide to the birds of the West Indies. Princeton University Press, Princeton.
- Ricklefs R.E. e I. Lovette. 1999. The role of island per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*. British Ecological Society. 68: 1142-1160.
- Ricklefs R.H. y E. Bermingham 2001. Nonequilibrium diversity dynamics of the Lesser Antillean Avifauna. *Science*. 249: 1522-1524.
- Ríos-Muñoz C.A. 2002. Caracterización geográfica de la familia Psittacidae (Aves) utilizando un modelo predictivo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM.
- Rojas-Soto. O.R., O. Alcántara-Ayala y A.G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*. 30: 449-461.
- Russello M.A. y G. Amato. 2004. A molecular phylogeny of *Amazona*: implications for Neotropical parrot biogeography, taxonomy, and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30: 421-437.
- Samek V. E. del Risco y R. Vandama. 1988. Fitorregionalización del Caribe. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 9 (2): 25-38.
- Slater P.L. 1910. Revised list of the birds of Jamaica. Handbook of Jamaica for 1910. The Institute of Jamaica. Kingston.

Silva J.M.C.D. y D.C. Oren 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59: 427-437.

Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III, D.K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds*. The University of Chicago Press, Londres.

Trejo-Torres J.C. y J.D. Ackerman. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distribution. *Journal of Biogeography*, 28: 775-794.

Trejo-Torres J.C. 2003. Biogeografía ecológica en las Antillas: Ejemplo de las orquídeas y las selvas cársticas. 199-208 pp. En: Llorente B.J. y J.J. Morrone (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.

Vieillot L.J.P 1805. *Histoire naturelle des plus beaux oiseaux chanteurs de la zone torride*. Folio. pp. iv, 112 (recte 114), J.E. Gabriel Dufour. Paris.

Vieillot L.J.P. 1834. *La galerie des oiseaux*. Par L. P. Vieillot et par M. P. Oudart. Carpentier-maricourt. Paris.

Voisin C. y J.F. Voisin. 2001. Liste des types d'oiseaux des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. 9 : Rapaces diurnes (Accipitridés), seconde partie. *Zoosystema*, 23 (3): 619-633.

Voisin C. y J.F. Voisin. 2002. Liste des types d'oiseaux des collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. 12 : Faucons et Caracaras (Falconidae). *Zoosystema*, 24 (2): 471-482.

Voous K.H. 1983. *Birds of the Netherlands Antilles*. De Walburg press.

Wallace A. R. 1881. *Island life*. Harper. Nueva York.

Warren B.R. y B.I. Crother 2001. Métodos en biogeografía cladística: El ejemplo del Caribe. 233-243 pp. En: Llorente-Bousquets J., y J.J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía de Latinoamérica: Teorías, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México DF.

Wegener A. 1915. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Vieweg & Sohn. Braunschweig.

Wetmore A. 1930. *Birds collected in Cuba and Haiti by the Parish-Smithsonian Expedition of 1930*. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 81:2.

Wetmore A. 1960. Pleistocene birds in Bermuda. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 140: 2.

Wetmore A. y F.C. Lincoln. 1931. Additional notes on the birds of Haiti and the Dominican Republic. *Proceedings of the U.S. National Museum*. 82:25.

Williams M.I. y D.W. Steadman. 2001. The historic and prehistoric distribution of parrots (Psittacidae) in the West Indies. 175-190 pp. En. C. A. Woods, F.E. Sergile (eds). *Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives*. 2nd ed. CRC Press. Boca Raton.

Yuri T. y D.P. Mindell. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae: "New World nine-primaried oscines" (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 23: 229–243.

Zink R. M., R.C. Blackwell-Rago, y F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London. B Series*. 267: 497-503.