

Adaptation and diversification on islands

Jonathan B. Losos¹ & Robert E. Ricklefs²

Adaptación y diversificación en islas*

Los viajes de Charles Darwin en el HMS Beagle le enseñaron que las islas son una fuente importante de evidencias sobre la evolución. Debido a que muchas islas son jóvenes y tienen relativamente pocas especies, la adaptación evolutiva y la proliferación de especies es obvia y fácil de estudiar. Por añadidura, el aislamiento geográfico de muchas islas permitió que la evolución siguiera su propio curso, libre de influencias provenientes de otras zonas, lo que dio por resultado faunas y floras fuera de lo común, a menudo diferentes de las que se encuentran en otros sitios. Por estas razones, la investigación en islas brinda valiosas percepciones sobre la especiación y la radiación adaptativa, y sobre la importancia relativa de la contingencia y el determinismo en la diversificación evolutiva.

Cuando Charles Darwin se embarcó en su odisea de cinco años en el HMS Beagle, un barco hidrográfico de la Marina Real británica, era un naturalista de 23 años sin experiencia. Volvió como una de las estrellas científicas en ascenso de su generación. Muchas de las experiencias que Darwin tuvo en este viaje moldearon su manera de pensar, pero ninguna tuvo más influencia que las cinco semanas que pasó en el archipiélago de las Galápagos.

Desde la época de Darwin, las investigaciones en las islas continuaron para hacer que progrese la comprensión del proceso evolutivo. En verdad, los evolucionistas las llegaron a considerar como laboratorios de la evolución, porque su geografía pone ante los investigadores los mecanismos que subyacen en la formación de especies y en la radiación adaptativa. Pero las islas también varían de muchas maneras y la proliferación evolutiva de la vida avanzó mucho más allá en algunas que en otras. Los variados resultados de la evolución en los entornos insulares pueden indicar en gran medida cómo los procesos evolutivos y espaciales edificaron la diversidad biológica a través de la formación y la diferenciación de especies.

En esta reseña discutimos sobre que le enseñó acerca de la evolución el tiempo que Darwin pasó en las Galápagos y exploramos lo que las islas han exhibido desde ese entonces en cuanto a evolución. En particular, el trabajo reciente en estos ambientes demostró la importancia del aislamiento geográfico (alopatría) en los estadios iniciales de la formación de especies, el papel de las interacciones entre especies en la radiación adaptativa y el efecto, tanto de la casualidad histórica como de los factores deterministas, sobre el resultado de la evolución. Además, en estos últimos años se produjo un movimiento generalizado para reconstruir los árboles filogenéticos de cada isla individual, sobre la base de información molecular. Estas

por Jonathan B. Losos y
Robert E. Ricklefs

Traducción:
Daniel Yagolkowski
dyagol@yahoo.com.ar

(*) Este artículo es una traducción del artículo: Adaptation and diversification on islands. Autor Jonathan B. Losos & Robert E. Ricklefs, publicado en *Nature*, 2009, 457: 830-836.

filogenias describen la historia de las biotas de las islas y podrían brindar un modo de sintetizar la evolución y la biogeografía a escalas que permitieran unir islas, archipiélagos y continentes individuales remotos.

Darwin en las islas Galápagos

Tres de las observaciones de Darwin sobre plantas y animales de las islas Galápagos colaboraron para que Darwin comprendiera que las especies no son formas inmutables creadas especialmente. La primera, él vio que las poblaciones cercanamente relacionadas de islas próximas varían en su aspecto, tal como explicó en *El viaje del Beagle (The Voyage of the Beagle)*¹: *...Mi atención se despertó por primera vez al comparar entre sí... los mirlos burlones, cuando, para asombro mío, descubrí que todos los de la isla Floreana pertenecían a una sola especie (Mimus trifasciatus); todos los de la isla Isabela, a M. parvulus; y todos los de las islas Santiago y San Cristóbal... pertenecían a M. melanotis.*

La segunda observación fue que los habitantes de una isla por lo común tienen íntimas afinidades con formas del continente colindante, en vez de tenerlas con las especies que ocupan ambientes similares en otras partes del mundo, esto parecía sugerir que no se las había creado de manera independiente¹: *...Es probable que las islas del grupo de Cabo Verde se asemejen mucho más, en todas sus condiciones físicas, a las Galápagos, que lo que estas últimas se asemejan físicamente al litoral de América y, aun así, los habitantes aborígenes de los dos grupos son totalmente diferentes; los de las islas de Cabo Verde llevan la impresión de África, en tanto que los del archipiélago de Galápagos tienen el sello de los de América.*

La tercera observación fue que, después de regresar a Inglaterra, el ornitólogo John Gould le informó a Darwin que muchas de las especies de pájaros de las Galápagos que parecían pertenecer a diferentes familias eran todas, de hecho, miembros relacionados de una sola familia, hasta ese momento desconocidos para la ciencia y ahora conocidos como pinzones de Darwin. Darwin prontamente comprendió las consecuencias de tal diversidad fenotípica y ecológica¹: *...Cuando se ve esta gradación y diversidad de estructura en un solo grupo pequeño e íntimamente relacionado de pájaros, realmente se podría imaginar que a partir de una escasez original de pájaros en este archipiélago, se tomó una sola especie y se la modificó para diferentes fines.*

Casi dos siglos después, el conocimiento de la fauna y la flora de las Galápagos está más completo. Las observaciones de Darwin sobre sinsontes, tortugas y pinzones se confirmaron y ampliaron enormemente y se han podido demostrar los mismos patrones de ascendencia y diversificación evolutiva de muchos de los

demás taxones de las islas (Figura 1). Más aún: ejemplos similares de diversificación evolutiva se registraron en islas de todo el mundo. Ahora los biólogos reconocen que no son sólo las Galápagos en particular, sino las islas en general, las que presentan un desfile de experimentos de la Naturaleza que tienen gran valor para el estudio de los procesos evolutivos.

Las islas como tubos de ensayo de la naturaleza

¿Qué tienen las islas de especial? Su reducido tamaño, sus límites bien definidos, biotas simplificadas y la abundancia y la mansedumbre de sus habitantes, todo lo cual facilita la observación y la interpretación de patrones de evolución. Más aún, grupos de islas pueden funcionar como copias exactas en las que a patrones evolutivos generales se los puede distinguir de resultados excepcionales.

Dos atributos adicionales que las convierten en puntos centrales para los estudios sobre evolución, su relativa juventud y el aislamiento geográfico, fueron claramente identificados por Alfred Russel Wallace², el coautor de la teoría

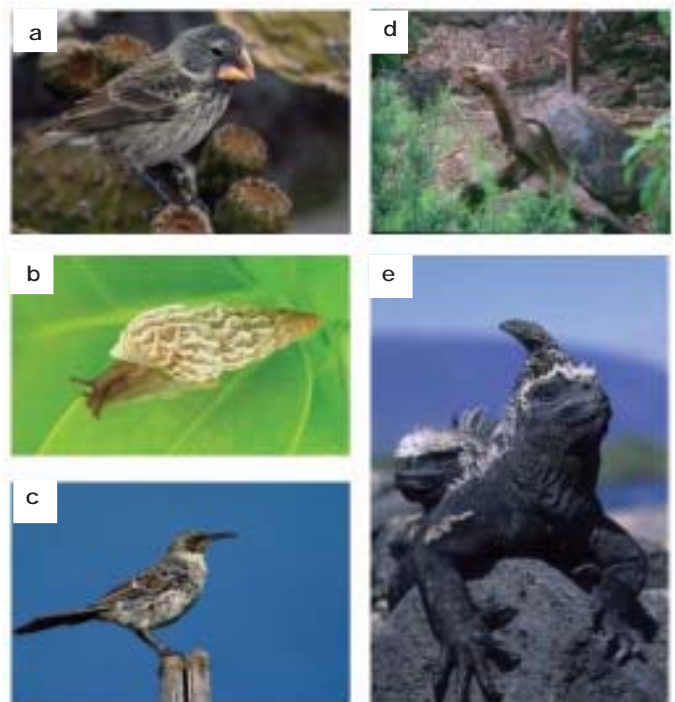


Figura 1. Diversificación evolutiva y radiación adaptativa en las islas Galápagos. Pinzón de Darwin grande, *Geospiza magnirostris* (a), posado sobre un cactus del género *Opuntia*. Tanto *Geospiza* como *Opuntia* se extendieron por radiación sobre las Galápagos, al igual que el caracol del género *Bulimulus* (*Bulimulus reibischi*) (b), produciendo especies diferenciadas en el fenotipo, que se adaptaron a diferentes partes del ambiente. Darwin observó que la variación intraisla de las tortugas de tierra de Galápagos (*Geochelone nigra*)^{*} (c) y de los sinsontes de Galápagos (*Nesomimus parvulus*) (d), pero una variación similar tiene lugar en muchos otros taxones de estas islas, entre ellos las iguanas marinas (*Amblyrhynchus cristatus*, el lagarto más grande) y las lagartijas de lava (género *Microlophus*, el lagarto más pequeño sobre la cabeza de la iguana (e). (Paneles a, d y e, cortesía de H. Snell (Visual Escapes); panel b, cortesía de C. Parent (Universidad de Texas, Austin).) ^{*} Nota del editor: Actualmente las galápagos se clasifican en especies diferentes pertenecientes al género Chelonoides.

¹ Nota del editor: En el texto original se menciona a las islas por su toponimia inglesa; aquí los nombres fueron reemplazados los actuales en español.

de la evolución por selección natural, en su libro de 1881, *La vida en la isla (Island Life)*³. En primer lugar, o bien muchas islas son de origen volcánico o bien estuvieron completamente sumergidas bajo el mar en algún momento de su historia. Éstas, surgen por encima de la superficie del océano como pizarras en blanco para la colonización y la subsiguiente diversificación evolutiva, sobre las cuales se puede observar desde sus comienzos el desarrollo de sistemas ecológicos y evolutivos. Cada isla representa una nueva oportunidad para que aparezcan y proliferen formas de vida. Los primeros colonizadores, al encontrar recursos no explotados y al carecer de las limitaciones de una biota ya establecida, a menudo se diversifican en direcciones novedosas. A esta idiosincrasia evolutiva la mejora una colonización sin equilibrio (las capacidades de dispersión fuerte no se distribuyen de modo parejo de un extremo al otro del espectro ecológico de las biotas continentales) con el resultado de que algunos nichos ecológicos de islas se llenan por diversificación, más que por colonización⁴.

La mayor parte de los escenarios continentales, en cambio, están repletos de especies y la principal explosión de diversificación evolutiva feneció hace mucho. Tales comunidades sin vacíos brindan relativamente pocas oportunidades ecológicas y la diversificación evolutiva tiene tendencia a producir variaciones pequeñas sobre temas adaptativos ya exitosos. Por ejemplo, la diversificación evolutiva de los carduéidos continentales (Fringíllidos) produjo especies que son ecológica y morfológicamente similares; en lo esencial, variaciones sobre la forma estándar, tipo pinzón, de quebrar semillas con un pico robusto (sin por eso menospreciar los peculiares piquitrueros del género *Loxia*). En cambio, en las islas de Hawai, se produjo una radiación de carduéidos a partir de un colonizador inicial que reprodujo la mayor parte de la variación existente en el orden completo de passeriformes: arañeros, cascanueces y tangaras, así como varias formas (tales como *Hemignathus sp.*) que carecen de contrapartes continentales (Figura 2).

El segundo atributo es que muchos archipiélagos e islas están distantes de otras masas continentales y algunos han estado aislados, con bajas tasas de colonización, durante lapsos prolongados. Esto permite que las biotas insulares diverjan a lo largo de sus propias trayectorias de evolución, independientes de, y no limitadas por, sucesos evolutivos que se desplegaron en alguna otra parte^{4,5}. En el caso de las islas antiguas o muy aisladas, la particular mezcla de linajes evolutivos que estaban presentes cuando una isla se separó de otras zonas o a la que se llegó con el suceso de la colonización ocasional, a menudo es singular y netamente diferente de las biotas que aparecen en cualesquiera otras partes del mundo.

Si el objetivo es estudiar la interacción de los procesos ecológicos y evolutivos en la generación de diversidad biológica, las islas (y sus análogos terrestres, los lagos⁶) con frecuencia brindan las

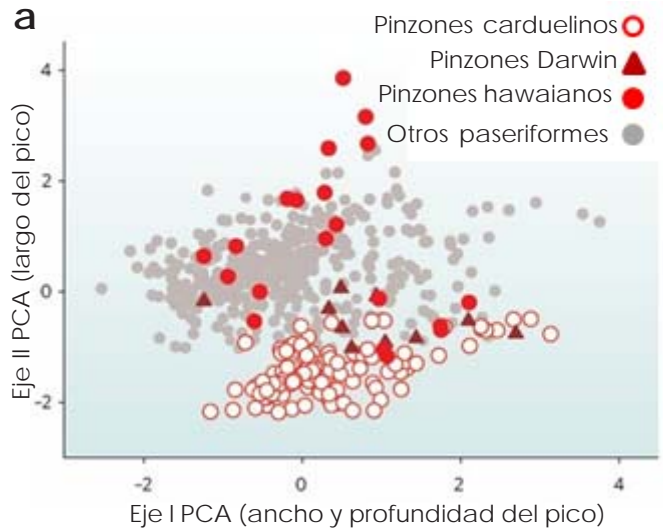


Figura 2. Distribución de formas de pico en aves passeriformes, que ilustra la tremenda diversificación de la morfología en los pinzones hawaianos.

a) Gráfica que muestra la variación de morfología de los picos en una muestra de aves passeriformes de todo el mundo. La variación se representa con puntajes en los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales (PCA) (que deriva ejes no correlacionados de variación como combinaciones lineales de las variables originales). Hacia abajo a la derecha, los picos son cortos y robustos; hacia arriba a la izquierda, son largos y delgados. Los pinzones carduelinos continentales se han diversificado, primordialmente, en la anchura y la profundidad del pico, conservando la forma básica del pico tipo pinzón, en tanto que los pinzones hawaianos también se diversificaron en cuanto a longitud del pico. (Datos provenientes de la referencia 35.) b) Radiación adaptativa en pinzones hawaianos, que muestra cómo las formas de pico están adaptadas a tipos particulares de alimento. (Panel b reproducido con permiso de la referencia 74; cortesía de D. Pratt (Museo de Ciencias Naturales de Carolina del Norte, Raleigh).)

mejores oportunidades. Un enfoque especialmente poderoso es combinar los estudios de la selección natural y el cambio microevolutivo que se están produciendo en esos momentos, con los análisis filogenéticos de patrones evolutivos en un tiempo más profundo, microevolutivo^{7,8}, enfoque que, en algunos casos, hasta puede ser experimental⁹.

Procesos evolutivos

La diversificación evolutiva durante la radiación adaptativa entraña dos procesos: la proliferación de las especies a partir de un antepasado inicial hacia muchos descendientes, y la adaptación de las especies para la utilización de diferentes partes del ambiente. Los debates recientes se agitaron en torno del orden en que tienen lugar estos procesos: ¿la especiación precede a la divergencia ecológica y la coexistencia, o la divergencia guía el proceso de especiación¹⁰? Estudios efectuados en islas aceleraron enormemente la comprensión de ambos procesos y del modo en que se relacionan.

Especiación

¿Podría la historia haber tomado un curso diferente si la *HMS Beagle* hubiera navegado por una ruta diferente? Supongamos, por ejemplo, que se hubiera detenido, no en las islas Galápagos sino en la isla de los Cocos, una isla pequeña y aislada al norte de estas. Al igual que con las Galápagos, la mayoría de las especies endémicas de la isla de los Cocos se relacionan con especies de las zonas continentales próximas¹¹ pero, a diferencia de las primeras, poca proliferación de especies (cladogénesis) tuvo lugar *in situ*. Por ejemplo, la isla tiene nada más que una especie de pinzón de Darwin, *Pinaroloxias inornata*.

Es difícil decir lo que Darwin habría inferido de la situación en la isla de los Cocos, pero se puede aprender mucho de la observación de que la especiación se haya producido en algunas islas, pero no en otras. Casi no hay ejemplos de una especie ancestral de pájaro que se escindiera en dos descendientes en islas más pequeñas que Madagascar^{12,13}, y los pocos casos en que eso supuestamente ocurrió son discutibles^{14,15}. Del mismo modo, las lagartijas del género *Anolis* experimentaron una profusa especiación en las islas más grandes de las Antillas Mayores, pero prácticamente no la experimentaron en las Antillas Menores, aun cuando algunas de las islas son razonablemente grandes (Guadalupe tiene una superficie de 1.628 km²) y estuvieron ocupadas por anoles durante millones de años, además de proporcionar aparentemente la gama de hábitats a los que las especies se adaptaron en las Antillas Mayores¹⁶⁻¹⁸. En verdad, las islas pequeñas que antes estuvieron conectadas con masas de tierra más grandes tienen una cantidad considerablemente mayor de especies¹⁹. La especiación en los caracoles de las Galápagos también tiene lugar sólo en las

islas más grandes, aunque la superficie que se necesita para la especiación *in situ* es menor que para las lagartijas o los pájaros²⁰.

Tal falta de especiación en las islas pequeñas sugiere que las presiones divergentes de la selección natural no son suficientes para escindir una especie en otras dos. Aunque existen excepciones (que comprenden los taxones hermanos de las palmeras, *Howea* spp., en la isla de Lord Howe^{21,22}), la ausencia abrumadora de especies que se dividen en islas pequeñas, sugiere que se requiere la alopatria, conclusión a la que llegó Ernst Mayr como resultado de sus estudios de pájaros de las islas²³ y que existe un tamaño mínimo por debajo del cual carecen de oportunidades para el aislamiento geográfico. Como alternativa, algunos mecanismos que se propusieron para la especiación no alopátrica (tales como la especiación de un extremo al otro de gradientes ecológicos), en teoría también exigen una superficie mínima y un tamaño de población²⁴, pero estos mecanismos parecen poco probables para islas tan grandes y heterogéneas, desde el punto de vista ambiental, como Guadalupe.

La importancia de la alopatria para la especiación también queda demostrada por los patrones de generación de especies dentro de los archipiélagos: por ejemplo, aunque los pájaros no se separan en múltiples especies en las islas pequeñas, sí lo hacen con facilidad en los archipiélagos compuestos por islas pequeñas²³. La radiación evolutiva de los pinzones de Darwin es el ejemplo más conocido, con 13 especies que se produjeron en las Galápagos. El examen detallado de la variación entre poblaciones y los cambios microevolutivos que tienen lugar dentro de las poblaciones dan un fuerte respaldo al modelo alopátrico clásico de la especiación. Las poblaciones quedan aisladas en diferentes islas cuando se vuelven simpátricas (como resultado de que una de las poblaciones coloniza una isla ya ocupada por otra población), o bien ya se diferenciaron como especies distintas, o bien los procesos ecológicos y evolutivos que actúan en simpatria refuerzan las diferencias preexistentes, lo que completa el proceso de especiación^{8,26} (Figura 3).

Una vez que las islas superan el umbral de especiación, se demostró que la velocidad aumenta en función del tamaño de la isla, por lo menos en el caso de los anoles de las Antillas Mayores¹⁶ y de los caracoles de las Galápagos^{20,27}. En cambio, en el caso de algunos archipiélagos, la antigüedad de la isla parece ejercer un efecto más poderoso que su superficie, observándose que las de edad intermedia tienen la mayoría de las especies, mientras que las más antiguas pierden especies por extinción, a medida que sus hábitats se degradan como consecuencia de la erosión y de la pérdida de superficie²⁸⁻³⁰.

Además, en las islas antiguas las distribuciones de las especies alopátricas íntimamente relacionadas se podrían expandir, lo que trae a

las especies a la simpatria y lleva a la extinción de una de las especies a través de la competencia³¹.

Dos explicaciones podrían elucidar la relación entre el tamaño de una isla y la preponderancia de la especiación: una de las posibilidades es que las de mayor tamaño pueden presentar más oportunidades para el aislamiento alopátrico, gracias a sus mayores alturas y complejidad topográfica y ecológica^{32,33}, así como a una mayor oportunidad para la fragmentación por niveles elevados del mar o por otros sucesos geológicos³⁴. Como alternativa, el tamaño de una isla se correlaciona a menudo con la diversidad ecológica, de modo que las más grandes podrían tener más espacio para nichos y, en consecuencia, permitir la coexistencia de más especies, aun si las tasas de generación de especies no cambian en función de la superficies³⁵. Las pruebas que brindan los caracoles de Galápagos apoyan esta última posibilidad: la diversidad de la vegetación, que es un indicador de disponibilidad de nichos, predice la cantidad de sucesos de especiación intrainsular mejor que la superficie de una isla^{20,27}.

La amplitud de la diversificación de especies también se ve afectada por el grado de aislamiento. El flujo de genes entre islas cercanas evita la divergencia de las poblaciones. En el extremo opuesto, las poblaciones que se hallan en islas sumamente separadas se diferencian con rapidez, pero es raro que colonicen otras nuevas para aumentar la cantidad de miembros de las especies locales. Así que la diversificación dentro de los archipiélagos exige la correspondencia adecuada de geografía y habilidad de dispersión^{36,37}.

Radiación adaptativa

La exuberancia evolutiva de algunos clados insulares es impresionante. Cada naturalista tiene un ejemplo favorito. Quizás, las treinta y tantas especies de plantas llamadas espadas plateadas (*Asterácea*) que ocupan casi todos los hábitats terrestres de las islas de Hawái y exhiben una amplia gama de morfologías, entre ellas árboles, arbustos erectos y compactos, lianas y rosetas ramificadas y sin ramificar³⁸. O, tal vez, las casi 500 especies de *Drosophila* hawaianas, que comprenden especies que ocupan una amplia variedad de hábitats y exhiben una gama de variación fenotípica que sobrepasa con mucho la de otras *Drosophila*, incluidas las diferencias en el tamaño corporal, en la morfología de alas, patas, antenas y piezas bucales, y en la conformación de la cabeza^{38,39}.

La radiación adaptativa es el resultado de la especiación y la adaptación en el contexto de la oportunidad ecológica. Comienza con la colonización de un ambiente pobre en especies.

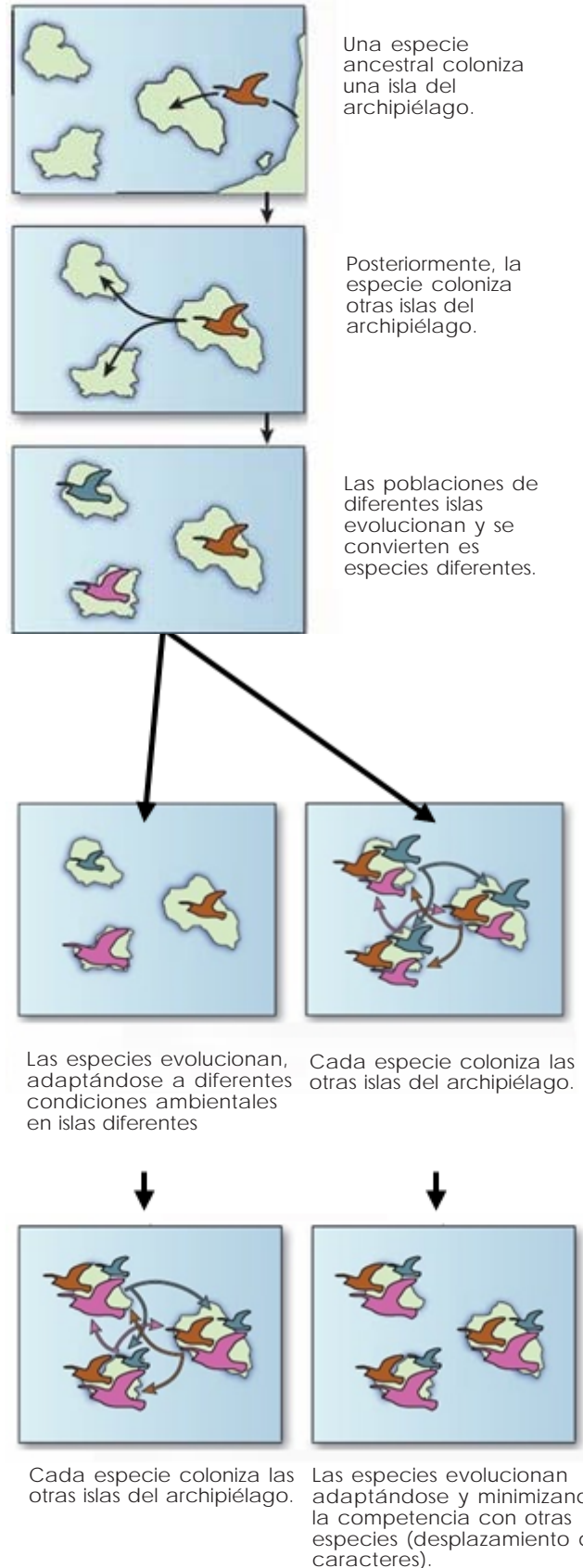


Figura 3. Dos variantes de un modelo de especiación alopátrica y ulterior simpatria en un archipiélago. Los tres paneles superiores rigen para ambos modelos. Los paneles inferiores ilustran los posibles papeles que desempeñan la divergencia ecológica en la alopatria (izquierda) y en el desplazamiento de caracteres, en la simpatria (derecha). Marco conceptual de referencia proveniente de las referencias 8 y 16).

** Nota del editor: Las especies de plantas llamadas espadas plateadas son apenas cinco y están incluidas en el género *Argyroxiphium*, todas con similar fisonomía y hábitat; seguramente en esta parte del texto se quiso hacer referencia a las especies de género *Dubautia*, que efectivamente son endémicas de Hawái y habitan diferentes ambientes.

La especiación alopátrica y la ulterior recolonización de las islas ancestrales o de zonas dentro de las islas llevan a la simpatria de dos o más especies.

Las abundantes poblaciones compiten por los recursos, viéndose favorecidas las adaptaciones que reducen la competencia (comprendidas la divergencia morfológica y la especiación en el uso de recursos) por la selección. Repetida una vez y otra, esta secuencia de producción de especies y de desplazamiento de caracteres en simpatria puede producir un clado de taxones endémicos en las islas que están adaptados para, y especializados en, la utilización de un amplio espectro de espacio ecológico. Una cuestión no resuelta es la que atañe al grado hasta el cual la divergencia ecológica previa es necesaria como para permitir la coexistencia en simpatria, después de lo cual a la divergencia evolutiva la sigue el desplazamiento de caracteres^{8,40}.

En la década de 1980, muchos ecólogos pusieron en tela de juicio la importancia evolutiva del desplazamiento de caracteres⁴¹. La mayoría ahora acepta el papel de ese desplazamiento en la diversificación y algunos de los mejores ejemplos provienen del escenario de las islas^{10,42}. Éstas brindan oportunidades singulares para estudiar el desplazamiento de caracteres, porque pares de especies a menudo aparecen en simpatria en algunas islas y solas en otras. La rúbrica clásica del desplazamiento de caracteres es que las especies son más disímiles en simpatria que en alopatria, aunque también se necesitan datos genéticos filogenéticos y funcionales adicionales¹⁰. En un estudio reciente sobre los pinzones de Darwin⁴³, Peter y Rosemary Grant (2006) demostraron que en respuesta a condiciones de sequía, la selección natural favorecía, en ausencia de una especie competidora de pico más grande, el aumento de tamaño de los picos de *Geospiza fortis* (lo que se relaciona con la alimentación con semillas de mayor tamaño) y la disminución del tamaño del pico (que es más adecuado para recoger semillas más pequeñas) en presencia de un competidor mayor.

La radiación adaptativa también se puede producir de otras maneras: por ejemplo, especies de plantas que colonizan diferentes zonas climáticas podrían divergir fisiológica y morfológicamente mientras se adaptan a diversos ambientes bióticos^{39,44,46}. La simpatria secundaria de esas formas, podría dar resultado si las diferencias de ellas les permitieran volver a ponerse en contacto y coexistir en diferentes nichos microclimáticos. Por añadidura, algunas radiaciones adaptativas produjeron especies en múltiples niveles tróficos, con algunas especies que comen a otras, lo que sugiere que la coevolución depredador-presa, así como las interacciones competitivas, pueden tener su papel en la guía de la radiación adaptativa¹⁰.

A los clados de especies fenotípicamente dispares frecuentemente también se los

denomina radiaciones adaptativas, pero otros procesos, tales como la selección sexual (destacada en los grillos hawaianos³²) o, inclusive, efectos fundadores y deriva genética^{23,47}, pueden dar forma a la divergencia fenotípica dentro de un clado⁴⁸. En algunos casos, incluidas las radiaciones de pájaros que se diversificaron en tamaño y forma de pico y las radiaciones de lagartijas que divergieron en las dimensiones de los miembros y de dedo-almojadilla^{8,18}, está bien comprendida la importancia funcional y ecológica de la diversidad fenotípica y bien establecida la base adaptativa de la radiación. En otros casos, se supone que la divergencia fenotípica tiene una base adaptativa subyacente sin que existan pruebas que lo avalen, lo que, idealmente, provendría de una integración de los estudios filogenéticos, ecológicos y funcionales¹⁰.

Contingencia y determinismo

Stephen Jay Gould (1989) hizo la famosa aseveración de que si la cinta de la historia de la vida se pudiera pasar de nuevo desde el mismo punto de partida y en un escenario ambiental idéntico, habría cada vez un resultado diferente⁴⁹. Alegaba que las contingencias de la historia son tan grandes que la diversificación evolutiva casi siempre adopta un curso singular e impredecible.

Las radiaciones independientes de las especies en islas diferentes o en grupos de islas, no son una prueba estricta del postulado de Stephen Jay Gould, debido al nivel adicional de contingencia, en particular las variaciones en el escenario ecológico y en los colonizadores iniciales. Esta casualidad accidental de la colonización puede influir en gran medida sobre el curso de la diversificación evolutiva ulterior. Considérese, por ejemplo, la diversificación evolutiva en las islas de Nueva Zelanda, que tuvo lugar en la ausencia casi completa de mamíferos. Esto dio como resultado que la fauna prehumana de la Nueva Zelanda fuera distinta de la que cualquiera otra parte^{50,51} y comprendiera lo siguiente: una radiación de moas (ratites no voladoras buscadoras de alimento, de hasta tres metros de altura); un loro herbívoro, nocturno y no volador, un loro que se alimentaba con carroña; kiwis; raptors enormes; ortópteros y gorgojos gigantes; copépodos que vivían en el suelo del bosque, y murciélagos principalmente terrestres que *representan el intento de la familia de los murciélagos por producir un ratón*⁵².

Un relato similar se representó en Madagascar, que se aisló de la masa continental de Gondwana durante el período Cretácico Superior. Aunque Madagascar está cerca de África, muchos grupos de aves y mamíferos que posteriormente surgieron en el continente africano no lograron cruzar la brecha. En ausencia de ellos, muchos otros grupos tomaron su lugar, entre ellos los siguientes: radiaciones de pájaros elefante herbívoros (ratites no voladores aun más grandes que los moas);

lémures con un tamaño que iba desde los 30 gramos a los 200 kilogramos, incluidas formas recientemente extinguidas convergentes con los perezosos arbóreos, los perezosos terrícolas, los gorilas y los koalas; tortugas gigantes de tierra; camaleones, que se originaron en Madagascar; una radiación de carnívoros relacionados con las mangostas, incluso una especie del mismo tamaño y forma que el puma; animales parecidos a erizos; y radiaciones de pájaros a los que originalmente se ubicó en multitud de familias diferentes^{5,53}. En las islas más pequeñas, las contingencias de la historia y el oportunismo de la selección natural quedan ampliamente demostrados por las poco usuales adaptaciones que se ven en especies tales como las orugas

carnívoras y acuáticas de las islas de Hawai⁵⁴ y el escinco gigante de las islas Salomón (*Corucia zebra*), un frugívoro de un metro de largo y cola prensil.

No obstante, muchas radiaciones insulares produjeron especies que se asemejan a formas que evolucionaron de manera independiente en otro lugar: es decir, la evolución tuvo resultados similares, a pesar de la disparidad de los orígenes^{4,5}. Un pasatiempo favorito de los biólogos evolutivos es tomar una radiación insular, como la de los pinzones de Darwin o los vangas de Madagascar, y, para cada una de las especies de esas radiaciones, identificar un análogo ecológico continental, cada uno de

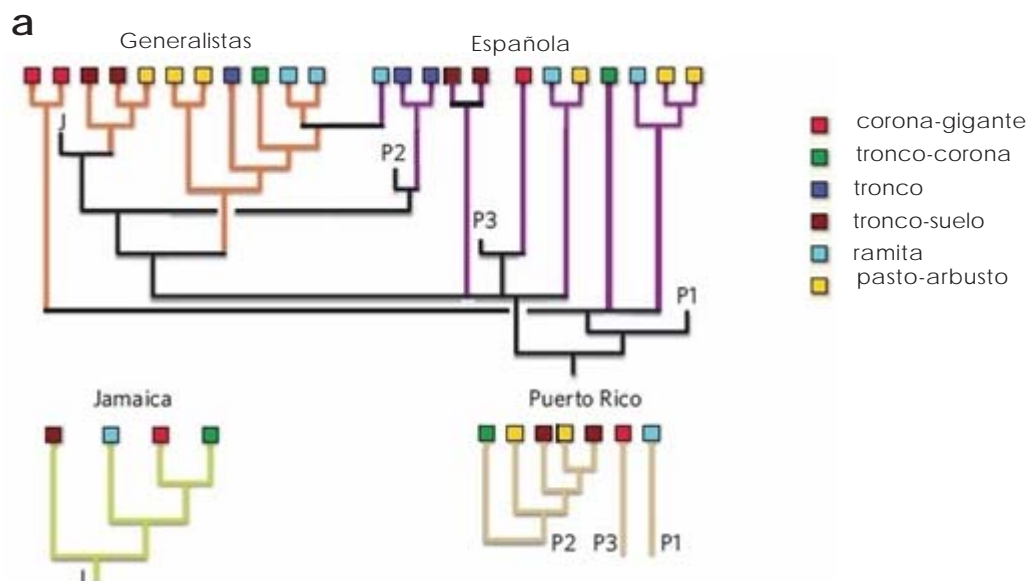


Figura 4. Evolución independiente de un conjunto de especialistas del hábitat de la lagartija *Anolis* en las Antillas Mayores. a) Arbol filogenético. Las líneas negras horizontales conectan los clados de diferentes islas y representan, o bien la dispersión sobre el agua, o bien conexiones geológicas antiguas entre las islas¹⁸. Las líneas de colores representan las cuatro localizaciones. Para facilitar la representación, al clado de Jamaica (J) y a los de Puerto Rico (P1, P2 y P3) se los muestra por separado, pero encajan en la filogenia en las posiciones señaladas. (Los datos se basan sobre la filogenia molecular en la ref. 75). b) Las imágenes muestran anoles de ramitas y anoles de tronco-copa. Los miembros de cada clase de las diferentes islas de las Antillas Mayores no están cercanamente relacionados entre sí. La fila superior muestra dos anoles de ramita (de izquierda a derecha): *Anolis occultus*, Puerto Rico; *Anolis insolitus*, Española; *Anolis valencienni*, Jamaica; *Anolis angusticeps*, Cuba. La fila inferior muestra anoles de tronco-copa (de izquierda a derecha): *Anolis evermanni*, Puerto Rico; *Anolis chlorocyanus*, Española; *Anolis grahami*, Jamaica; *Anolis porcatus*, Cuba. (Imágenes cortesía de las siguientes personas. Hilería superior, izquierda a derecha: A. Sanchez, M. Landestoy, L. Mahler (Harvard University, Cambridge, Massachusetts) y J. Losos. Hilería inferior, izquierda a derecha: J. Losos, M. Losos, K. de Queiroz (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC) y A. Sánchez.).

los cuales es, por lo común, de una familia diferente. Sin embargo es importante recordar que casos como estos no se cuentan como resultados idénticos de la repetición gouldiana de la cinta evolutiva, tanto porque algunas especies insulares no tienen homólogos en alguna otra parte, como porque las comparaciones no se hacen con la fauna de alguna localidad en particular sino con especies que se hallan por todo el mundo.

Una definición estricta de determinismo evolutivo en radiaciones adaptativas comprendería la equiparación especie por especie⁵⁵ entre clados que evolucionaran en forma independiente. Tal convergencia evolutiva así de precisa es rara^{56,57} y sólo se logra entre clados íntimamente relacionados que se diversificaron en la misma región, para los cuales las condiciones de partida pueden ser similares, lo que satisface el escenario de la parábola de Stephen Jay Gould, aun cuando no su resultado. Es probable que el ejemplo más minuciosamente documentado sea la radiación de las lagartijas *Anolis* en las islas de las Antillas Mayores. En cada una de las islas, la diversificación evolutiva siguió su marcha en forma mayormente independiente, produciendo en cada isla el mismo conjunto de especialistas del hábitat adaptados para utilizar diferentes partes de la vegetación^{18,58,59} (Figura 4). Un fenómeno similar se observa entre los caracoles de tierra de las islas Bonin, cerca de Japón, en las cuales el mismo conjunto de especialistas del hábitat morfológicamente convergentes evolucionó de manera independiente en varias islas⁶⁰.

Simon Conway Morris (2003), al responderle a Stephen Jay Gould, arguyó que no se debe esperar resultados fenotípicos idénticos, en vez de eso, lo que se debe esperar es la convergencia en el nivel del llenado de nichos funcionales, aun si difiere el modo en que se llena los nichos⁶¹. Por ejemplo, ante la ausencia de pájaros carpinteros (pájaros que se especializaron en la extracción de orugas y otras larvas de dentro de superficies leñosas, pero que tienen escasa dispersión), las especies de las islas desarrollaron una notable variedad de adaptaciones para alcanzar el mismo objetivo. Entre estas especies se cuentan el aye-aye de Madagascar (*Daubentonia madagascariensis*), un lémur que emplea su dedo alargado para sondear en agujeros de la madera; el pinzón carpintero de las Galápagos (*Camarhynchus pallidus*) que utiliza una espina de cactus como herramientas para sondear en agujeros; la huia de Nueva Zelanda (*Heteralocha acutirostris*), por desgracia ya extinguida, especie en la cual el macho con su pico corto tallaba la madera para capturar insectos, mientras que la hembra, con su pico más angosto y largo, extraía las presas; entre los dos sexos cumplían las mismas funciones que el pico y lengua larga y extensible del pájaro carpintero; y el akiapolau hawaiano (*Hemignathus munro*), que excava agujeros con su corta mandíbula inferior y después extrae la presa con su mandíbula superior, larga y recurvada.

También se pueden observar patrones deterministas de la evolución en las tendencias repetidas a través de muchas islas. Por ejemplo, Darwin observó que la mayor parte de las especies de árboles constituyen malos colonizadores de larga distancia, debido al gran tamaño de las semillas⁶². Como resultado, las especies herbáceas que colonizan nuevas islas a menudo se hallan en escenarios abiertos, carentes de árboles, donde la selección favorece el aumento de tamaño para competir de manera eficaz por la luz. Esto lleva a la evolución de morfologías arboriformes en clados vegetales que nunca producen tales fenotipos en escenarios continentales^{4,63}.

Otro ejemplo es la «regla de la isla», tendencia, que algunos refutan⁶⁴, a que los mamíferos pequeños se vuelvan más grandes y los grandes a volverse más pequeños⁶⁵. El enanismo insular recibió la mayor atención debido a la evolución, en islas de todo el mundo, de elefantes en miniatura, el más pequeño de los cuales tenía nada más que un metro de altura desde la cruz y en islas del Mediterráneo, de hipopótamos del tamaño de cerdos. El interés por el enanismo aumentó por el descubrimiento de una nueva especie putativa de homínido pequeño que hasta hace poco vivía en la isla de Flores, en Indonesia⁶⁶. Aumentos menos pronunciados del tamaño corporal, denominados gigantismo, se ven en muchos roedores insulares y en otros mamíferos pequeños. Desplazamientos evolutivos similares tienen lugar en otros grupos de vertebrados⁶⁵, aunque algunas formas verdaderamente gigantescas, tales como los moas y pájaros elefante, desafían la regla.

Todavía se debaten las explicaciones de la regla de la isla. Una depredación reducida en las islas permitiría a los animales: o ser muy grandes para defenderse de los depredadores, o muy pequeños para ocultarse de ellos⁶⁵. Un tamaño corporal intermedio también podría ser más favorable desde el punto de vista energético, al permitir la máxima asignación de energía al crecimiento y a la reproducción^{67,68}. Según esta teoría, la selección empujaría a los mamíferos en la dirección del tamaño óptimo, el intermedio, pero a esto lo contrarrestarían las presiones competitiva y depredadora, que son más fuertes en los escenarios continentales más ricos en especies.

Otros ejemplos de patrones deterministas en las islas son la evolución de la incapacidad de volar en muchos pájaros e insectos; la repetida pérdida de facultades de dispersión, tanto en plantas como en animales, y la evolución de la docilidad en muchos vertebrados^{4,63} (todos, fenómenos que fueron documentados por Darwin^{1,62}).

Paradójicamente, las islas brindan ejemplos excelentes, tanto de la contingencia como del determinismo en la evolución. Las contingencias de distribución del linaje y del éxito de la colonización sembraron las islas con puntos de partida diferentes; el resultado es que muchas

faunas insulares son únicas. Aun así, el determinismo se ve en varios niveles, desde la existencia de tendencias evolutivas generales hasta el llenado evolutivo de los mismos roles funcionales y la ocasional duplicación precisa de comunidades de especialistas.

Islas postdarwinianas

Muchos de los principios que constituyen la teoría moderna de la evolución, entre ellos la divergencia de poblaciones en la alopatria, la modificación evolutiva de forma y función y la diversificación que tiene lugar durante las radiaciones adaptativas, fueron presagiados por Darwin, gracias a su conocimiento de las islas⁶². La investigación posterior sobre las biotas insulares contribuyó a la comprensión de los sistemas evolutivos y ecológicos en modos que no fueron previstos por Darwin. Aquí mencionamos dos de estos modos: la dinámica geográfica y evolutiva de las biotas insulares, y la extinción.

Una de las comprensiones más profundas de Darwin fue que la flora y la fauna de las islas Galápagos provenía, en última instancia, de alguna otra parte, pero habría de transcurrir otro siglo antes de que Edward O. Wilson^{69,70} dedujera la interacción dinámica de la dispersión y la evolución, a partir de las distribuciones de taxones de hormigas por toda la Melanesia. Wilson (1961) se dio cuenta de que los taxones pasaban por ciclos de dispersión, desde hábitats costeros hacia islas distantes, a lo que seguía la adaptación a ambientes en el interior de bosques, la pérdida de la facultad de dispersión y la extinción final. Dado que las especies podrían desarrollar distribuciones costeras secundarias e iniciar nuevos ciclos de expansión hacia islas más lejanas, Wilson denominó a este patrón «el ciclo de los taxones». Los análisis filogenéticos moleculares de pájaros de las Antillas proporcionaron la mejor evidencia de los ciclos de los taxones, confirmaron la secuencia temporal de los patrones de distribución que representan las fases de expansión y contracción y sugieren poderosamente que los ciclos se generan por relaciones coevolutivas entre las especies y sus depredadores y patógenos⁷¹.

Darwin sabía que muchos fósiles representaban organismos extinguidos y utilizó la extinción para explicar la ausencia de formas intermedias, pero la observación directa era imposible y las causas de las extinciones naturales (más allá de inmensas catástrofes) se mantienen en gran medida inasequibles aún ahora. La extinción es lo opuesto de la especiación y la diversificación, pero su papel potencial como agente selectivo y como fuerza potencialmente creadora no se ha aclarado. Robert MacArthur y Wilson⁷² sugirieron que la cantidad de especies que hay en una isla alcanza un estado fijo, existiendo especies que se extinguen antes de que las reemplacen colonizadores llegados de otra parte. Estos investigadores sugirieron que la velocidad de extinción es inversamente proporcional al tamaño de la isla, pero no se

han determinado ni las causas inmediatas de la extinción ni la relación-efecto entre la colonización y la extinción. Las islas y, en particular, los archipiélagos, parecen ser el escenario ideal para investigar la extinción, debido a la naturaleza diferenciada de las poblaciones insulares, por la fuerte dispersión de muchos taxones, la deducción que los *gaps* en la distribución representan sucesos de extinción. Los estudios filogenéticos sobre pájaros de las Antillas sugirieron que la probabilidad de extinción aumenta en función de la edad de la población de la isla y, tal como MacArthur y Wilson supusieron, es inversamente proporcional a la superficie de la isla⁷³.

La decisiva percepción de Darwin fue reconocer la conexión entre evolución y geografía: que linajes aislados pueden evolucionar de manera independiente, en última instancia formando nuevas especies. Aunque Darwin pudo deducir este principio a partir de las observaciones de parientes cercanos en las diferentes islas del archipiélago de las Galápagos, ahora los biólogos tienen las herramientas para examinar en forma más directa el proceso evolutivo. En la actualidad, los estudios detallados sobre nivel poblacional pueden trazar el curso de la evolución durante lapsos breves, al medir directamente la selección natural y examinar el grado hasta el cual sus fuerza y dirección cambian en función del tiempo. A su vez, las técnicas filogenéticas pueden demostrar las historias de las biotas insulares. Estas historias ahora permiten el estudio de la evolución de rasgos, a partir de lo cual está empezando a surgir una teoría general de la radiación adaptativa. Al integrar estos dos enfoques, los biólogos tienen la oportunidad de conectar patrón y proceso para poner a prueba el postulado de Darwin de que la selección natural es el motor principal que impulsa el cambio evolutivo.

Se podría especular sobre qué habría logrado Darwin con la información biogeográfica y paleontológica más completa y el conocimiento de los mecanismos evolutivos y relaciones filogenéticas con que se cuenta en la actualidad. Todo lo que podemos decir con seguridad es que la mayor parte de lo que se sabe hoy sobre evolución y diversificación de la vida es resultado directo de las percepciones de Darwin. Está claro que fue el hombre apropiado para la época y el fruto de su breve visita a las islas Galápagos en 1835 permanece con nosotros.

Bibliografía

Nota: la bibliografía de la sección «Traducciones» es citada y reproducida tal cual figura en el artículo original.

1. Darwin, C. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N. 2nd edn (John Murray, 1845).

2. Berry, A. & Browne, J. The other beetle-hunter. *Nature* 453, 1188-1190 (2008).
3. Wallace, A. R. *Island Life: Or, The Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates* (Harper, 1881).
4. Carlquist, S. *Island Biology* (Columbia Univ. Press, 1974).
5. Leigh, E. G. Jr, Hladik, A., Hladik, M.-C. & Jolly, A. The biogeography of large islands, or how does the size of the ecological theater affect the evolutionary play? *Rev. Ecol.* 62, 105-168 (2007).
6. Fryer, G. Endemism, Speciation and adaptive radiation in great lakes. *Environ. Biol. Fish.* 45, 109-131 (1996).
7. Grant, P. R. & Grant, B. R. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296, 707-711 (2002).
8. Grant, P. R. & Grant, B. R. *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches* (Princeton Univ. Press, 2008). Este libro brinda una revisión exhaustiva y actualizada de la diversificación evolutiva de los pinzones de Darwin.
9. Losos, J. B., Schoener, T. W., Langerhans, R. B. & Spiller, D. A. Rapid temporal reversal in predator-driven natural selection. *Science* 314, 1111 (2006).
10. Schluter, D. *The Ecology of Adaptive Radiation* (Oxford Univ. Press, 2000). Este libro brinda un tratamiento perceptivo e innovador de la radiación adaptativa, con discusión, y ejemplos tomados, de las radiaciones en islas.
11. Kirkendall, L. R. & Jordal, B. H. The bark and ambrosia beetles (Curculionidae, Scolytinae) of Cocos Island, Costa Rica and the rule of mating systems in island zoogeography. *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 729-743 (2006).
12. Diamond, J. M. Continental and insular speciation in Pacific land birds. *Syst. Zool.* 26, 263-268 (1977).
13. Coyne, J. A. & Price, T. D. Little evidence for sympatric speciation in island birds. *Evolution* 54, 2166-2171 (2000). Este trabajo demuestra que hay falta de especiación en las islas pequeñas y sugiere que la especiación no ocurre en pájaros.
14. Ryan, P. G., Bloomer, P., Moloney, C. L., Grant, T. J. & Delport, W. Ecological speciation in south Atlantic island finches. *Science* 315, 1420-1423 (2007).
15. Grant, P. R. & Grant, B. R. in *The Theory of Island Biogeography Revisited* (eds Losos, J. B. & Ricklefs, R. E.) (Princeton Univ. Press, en prensa).
16. Losos, J. B. & Schluter, D. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature* 408, 847-850 (2000).
17. Thorpe, R. S., Surget-Groba, Y. & Johansson, H. The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3071-3081 (2008).
18. Losos, J. B. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles* (Univ. California Press, 2009).
19. Rand, A. S. Competitive exclusion among anoles (Sauria: Iguanidae) on small islands in the West Indies. *Breviora* 319, 1-16 (1969).
20. Losos, J. B. & Parent, C. E. in *The Theory of Island Biogeography Revisited* (eds Losos, J. B. & Ricklefs, R. E.) (Princeton Univ. Press, in the press).
21. Savolainen, V. y cols. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441, 210-213 (2006).
22. Gavrillets, S. & Vose, A. Case studies and mathematical models of ecological speciation.
23. Mayr, E. *Animal Species and Evolution* (Belknap Press, 1963).
24. Gavrillets, S. & Vose, A. Dynamic patterns of adaptive radiation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102, 18040-18045 (2005).
25. Mayr, E. & Diamond, J. *The Birds of Northern Melanesia: Speciation, Ecology, and Biogeography* (Oxford Univ. Press, 2001).
26. Lack, D. *Darwin's Finches* (Cambridge Univ. Press, 1947).
27. Parent, C. E. & Crespi, B. J. Sequential colonization and diversification of Galapagos endemic land snail genus *Bulimulus* (Gastropoda, Stylommatophora). *Evolution* 60, 2311-2328 (2006). El análisis filogenético que se informa en este trabajo indica que la preponderancia de la especiación en los caracoles de las Galápagos aumenta en función de la superficie de la isla y de la diversidad de la vegetación.
28. Emerson, B. C. & Oromi, P. Diversification of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of island endemics. *Evolution* 59, 586-598 (2005).
29. Whittaker, R. J., Triantis, K. A. & Ladle, R. J. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *J. Biogeogr.* 35, 977-994 (2008). Este trabajo brinda una síntesis importante de los factores biológicos y geológicos que moldean la evolución en islas.
30. Gillespie, R. G., Claridge, E. M. & Goodacre, S. L. Biogeography of the fauna of French Polynesia: diversification within and between a series of hot spot archipelagoes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3335-3346 (2008).
31. Gillespie, R. Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science* 303, 356-359 (2004).
32. Shaw, K. L. in *Hawaiian Biogeography. Evolution on a Hot Spot Archipelago* (eds Wagner, W. L. & Funk, V. A.) 39-56 (Smithsonian Institution Press, 1995).
33. Otte, D. in *Speciation and its Consequences* (eds Otte, D. & Endler, J. A.) 482-526 (Sinauer, 1989).
34. Gifford, M. E. & Larson, A. In situ genetic differentiation in a Hispaniolan lizard (*Ameiva chrysoleuca*): a multilocus perspective. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49, 277-291 (2008).
35. Lovette, I. J., Bermingham, E. & Ricklefs, R. E. Clade-specific morphological diversification and adaptive radiation in Hawaiian songbirds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269, 37-42 (2002).
36. Heaney, L. R. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9, 59-74 (2000).
37. Parent, C. E., Caccone, A. & Petren, K. Colonization and diversification of Galapagos terrestrial fauna: a phylogenetic and biogeographical synthesis. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3347-3361 (2008).
38. Kambysellis, M. P. & Craddock, E. M. in *Molecular Evolution and Adaptive Radiation* (eds Givnish, T. J. & Sytsma, K. J.) 475-509 (Cambridge Univ. Press, 1997).
39. Carlquist, S., Baldwin, B. G. & Carr, G. Tarweeds and Silverswords: Evolution of the Madiinae (Missouri Botanical Garden Press, 2003).
40. Slatkin, M. Ecological character displacement. *Ecology*, 71, 163-177 (1980).
41. Simberloff, D. & Boecklen, W. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35, 1206-1228 (1981).
42. Dayan, T. & Simberloff, D. Ecological and community-wide character displacement: the next

generation. *Ecol. Lett.* 8, 875-894 (2005).

43. Grant, P. R. & Grant, B. R. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313, 224-226 (2006). Este trabajo es posible que brinde el ejemplo mejor documentado de desplazamiento de caracteres y muestra cómo la presencia de una especie congénérica altera el curso de la adaptación.

44. Francisco-Ortega, J., Jansen, R. K. & Santos-Guerra, A. Chloroplast DNA evidence of colonization, adaptive radiation, and hybridization of the Macaronesian fauna. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 93, 4085-4090 (1996).

45. Givnish, T. J., Montgomery, R. A. & Goldstein, G. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *Am. J. Bot.* 91, 228-246 (2004).

46. Meimberg, H. y cols. Molecular evidence for adaptive radiation of *Micromeria* Benth. (Lamiaceae) on the Canary Islands as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences and ISSR fingerprint data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 41, 566-578 (2006).

47. Carson, H. L. & Templeton, A. R. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 97-131 (1984).

48. Givnish, T. J. in *Molecular Evolution and Adaptive Radiation* (eds Givnish, T. J. & Systma, K. J.) 1-54 (Cambridge Univ. Press, 1997).

49. Gould, S. J. *Wonderful Life* (Norton, 1989).

50. Daugherty, C. H., Gibbs, G. W. & Hitchmough, R. A. Mega-island or micro-continent? New Zealand and its fauna. *Trends Ecol. Evol.* 8, 437-442 (1993).

51. Goldberg, J., Trewick, S. A. & Paterson, A. M. Evolution of New Zealand's terrestrial fauna: a review of molecular evidence. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3319-3334 (2008). Este detallado informe sobre diversificación muestra que la mayor parte de la biota de Nueva Zelanda es resultado de la colonización sobre el agua, en vez de ser resultado de la supervivencia desde que Nueva Zelanda se separara de Australia.

52. Diamond, J. in *Ecological Restoration of New Zealand Islands* (eds Towns, D. R., Daugherty, C. H. & Atkinson, I. A. E.) 3-8 (Dept Conservation, Wellington, 1990).

53. Schulenberg, T. S. in *The Natural History of Madagascar* (eds Goodman, S. M. & Benstead, J. P.) 1130-1134 (Univ. Chicago Press, 2003).

54. Rubinoff, D. Phylogeography and ecology of an endemic radiation of Hawaiian aquatic case-bearing moths (*Hyposmocoma*: *Cosmopterigidae*). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 3459-3465 (2008).

55. Schluter, D. Species-for-species matching. *Am. Nat.* 136, 560-568 (1990).

56. Ricklefs, R. E. & Travis, J. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97, 321-338 (1980).

57. Wiens, J. A. Ecological similarity of shrub-desert avifaunas of Australia and North America. *Ecology* 72, 479-495 (1991).

58. Williams, E. E. in *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism* (eds Huey, R. B., Pianka, E. R. & Schoener, T. W.) 326-370 (Harvard Univ. Press, 1983).

59. Losos, J. B., Jackman, T. R., Larson, A., de Queiroz, K. & Rodríguez-Schettino, L. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279, 2115-2118 (1998).

60. Chiba, S. Ecological and morphological patterns in communities of land snails of the genus *Mandarina* from the Bonin Islands. *J. Evol. Biol.* 17, 131-143 (2004).

61. Conway Morris, S. *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe* (Cambridge Univ. Press, 2003).

62. Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle For Life* (John Murray, 1859).

63. Whittaker, R. J. & Fernandez-Palacios, J. M. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation* 2nd edn (Oxford Univ. Press, 2007).

64. Meiri, S., Cooper, N. & Purvis, A. The island rule: made to be broken? *Proc. R. Soc. B* 275, 141-148 (2008).

65. Lomolino, M. V. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *J. Biogeogr.* 32, 1683-1699 (2005).

66. Brown, P. et al. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431, 1055-1061 (2004).

67. Brown, J. H., Marquet, P. A. & Taper, M. L. Evolution of body-size — consequences of an energetic definition of fitness. *Am. Nat.* 142, 573-584 (1993).

68. Damuth, J. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature* 365, 748-750 (1993).

69. Wilson, E. O. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution* 13, 122-144 (1959).

70. Wilson, E. O. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.* 95, 169-193 (1961).

71. Ricklefs, R. E. & Bermingham, E. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11, 353-361 (2002).

72. MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. *The Theory of Island Biogeography* (Princeton Univ. Press, 1967).

73. Ricklefs, R. E. & Bermingham, E. History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds. *Am. Nat.* 163, 227-239 (2004).

74. Pratt, H. D. *The Hawaiian Honeycreepers: Drepanididae* (Oxford Univ. Press, 2005).

75. Nicholson, K. E. y cols. Mainland colonization by island lizards. *J. Biogeogr.* 32, 929-938 (2005).

Traducción y adaptación:

Daniel Yagolkowski
Traductor Público Nacional
<http://www.danielyagolkowski.com.ar>
dyagol@yahoo.com.ar