

## RELACIONES BIOGEOGRÁFICAS DE LA AVIFAUNA CUBANA. II BIOGEOGRAFÍA DESCRIPTIVA<sup>1</sup>

Ricardo Vergara R.

Apartado Postal 4126, Z. P. Habana 10400, La Habana, Cuba.

**Abstract.** – **Biological relationships of Cuban avifauna. II. Descriptive biogeography.** – The main general properties that characterize the Cuban avifauna are discussed, chiefly regarding its similarities and differences with those of the other Antilles. The most outstanding biogeographical patterns concerning its composition are reviewed, emphasizing the evolutionary implications. Two different avian biogeographical divisions for the Antilles are proposed on the basis of their tectonical delimitation (on both sides of the Cayman Trough): the North American and the Caribbean; the first one with lower carrying capacity, which account for the likewise lower taxonomical diversity. The concepts of evolutionary valence (of an area), index of species density, and semiharmonic fauna are introduced. It is concluded that in the Cuban avifauna: 1) the North American elements are broadly predominant; 2) the generalized species outnumber the specialized forms due to the fact that the stochastic environmental factors are more intense than are those that are deterministic; and 3) has the lower index of species density and interesting biogeographical characteristics such as territorial exclusion, and discontinuous distribution of some species as well as relicts in restricted areas, the presence of predatory and large-sized species, which are not uncommon, in spite of the insular conditions with not completed ecological harmony. *Accepted 19 April 2003.*

**Resumen.** – Se describen las principales características de la avifauna cubana actual, sus relaciones corológicas y factores causales de su evolución. Se establecen dos divisiones ornitogeográficas para las Antillas: la norteamericana y la caribeña, separadas por la depresión de Caimán. La primera, integrada por el Archipiélago Cubano y las islas Bahamas y Caimán, se caracteriza por su menor capacidad limitativa ambiental y consiguiente pobreza de la diversidad taxonómica. Dentro de la avifauna cubana, el grupo corogénico norteamericano tiene mayor representatividad que el sudamericano, y la mayoría de sus especies son altamente generalistas en un ambiente estocástico. Se introducen los conceptos de valencia evolutiva (de un área) y fauna semiarmónica. Se concluye que el Archipiélago cubano: 1) presenta un número absoluto de especies mayor que el de las otras Antillas, pero menor en lo relativo a la densidad de especies por área; 2) fue un centro de evolución ornítica en atención al número de fósiles, endémicos y semiendémicos satélites en las áreas próximas; y 3) presenta interesantes características biogeográficas, tales como: exclusión territorial y distribución discontinua de algunos especies constituyentes, así como de relictos en áreas muy restringidas.

**Key words:** Biogeography, birds, Cuban avifauna, Antillean avifauna, Cuban Archipelago, Antilles.

### INTRODUCCIÓN

En esta segunda contribución acerca de la avifauna cubana se compara la información

referente a la distribución geográfica de sus especies constituyentes con las de las otras Antillas, a fin de conocer su delimitación regional y propiedades diferenciales generales. Los objetivos son: 1) determinar los factores causales de su diversidad; 2) discernir, con el mayor grado de precisión posible, sus relacio-

<sup>1</sup>Dedicado a la memoria de mi profesor, el Dr. Abelardo Moreno Bonilla.

nes corológicas; y 3) establecer su caracterización, especialmente con relación a la avifauna antillana.

Se tiene en cuenta la importancia primordial de: 1) los eventos geohistóricos, principalmente en su relación con la saturación taxonómica y con las tasas de renovación, de acuerdo con las conclusiones del estudio precedente (Vergara 1988a); 2) la localización del potencial genético (cf. Fundamentación y terminología) sobre las cuestiones relativas a las extensiones de las áreas y distancias existentes entre las mismas; y 3) la influencia de los factores climáticos, determinativos de la estabilidad ambiental y consiguiente viabilidad de las especies. Se introducen las subespecies solamente cuando las mismas presentan gran importancia biogeográfica, como endémicas o indicadoras de relaciones corológicas.

El estudio de la avifauna cubana reviste gran interés para las cuestiones descriptivas de la biogeografía (comparativas y de establecimiento de delimitaciones regionales; Brundin 1975). A causa de que después de la última glaciación, sus especies constituyentes se presentan con: 1) un número relativamente bajo en un área insular tropical y extensa; 2) una adecuación genética a condiciones de incertidumbre ambiental, con el desarrollo de características comunes que permiten distinguirlas regionalmente; 3) bastante frecuencia, en áreas periféricas restringidas y ampliamente separadas; además, algunas de ellas tienen condición de endémicas que, por sus diferenciaciones taxonómicas y temporales, son indicadores de relaciones corológicas.

Se consideran principalmente las especies que anidan en el Archipiélago Cubano (de acuerdo con Garrido & García 1975, Garrido & Kirkconnell 2000), así como las extinguidas en aquél durante el cuaternario. Estas especies (y subespecies) derivan de formas ancestrales que existieron en un espacio geográfico ame-

ricano, de edad cretácico-terciaria (“área atávica”; Croizat-Chaley 1975, Rosen 1985), aquí llamado área primordial centroamericana, comprendida desde el sur de los Estados Unidos hasta el nordeste de Sudamérica. Los procesos tectónicos (acreciones de placas y subducciones) y las fluctuaciones glacioeustáticas, con las consiguientes expansiones y contracciones de los biótopos, ocurridas dentro de dicha área, dieron lugar a los procesos de vicarianza y progresión corológica ordenada (*sensu* Vergara 1988b), determinativos de la formación de la avifauna cubana.

## FUNDAMENTACIÓN Y TERMINOLOGÍA

En el curso de este estudio se emplearán, en gran medida, las iniciales de los conceptos y definiciones aparecen a continuación:

*Archipiélago cubano.* El conjunto integrado por la isla de Cuba, la Isla de la Juventud (antigua Isla de Pinos) y las islas e islotes (“cayos”) adyacentes.

*Área de concentración de potencial genético.* De acuerdo con los planteamientos de Croizat-Chaley (1975) es un centro de diferenciación taxonómica (“nudo”) donde se encuentra el grueso de los descendientes de formas ancestrales de alta potencialidad evolutiva y que determina la distribución actual de los mismos.

*Valencia evolutiva (de un área).* Es la concordancia de la relación del potencial genético y las inducciones ambientales, con la capacidad limitativa ambiental ( $K$ ; MacArthur 1972) de un área determinada. Esta última es: 1) polivalente cuando su concordancia es alta y se manifiesta en la frecuencia de los procesos cladogenéticos y en el mantenimiento de la homeostasis del desarrollo de las especies que

la habitan; 2) mesovalente, si la concordancia disminuye y el potencial genético es discontinuo, lo que se refleja igualmente en las menores tasas de cambio evolutivo sobre las combinaciones de caracteres y en la amplitud de los nichos ecológicos de sus especies para el logro del mantenimiento de la homeostasis del desarrollo de las mismas (expresado en su gran potencial estasisgenético; Vergara 1992); y 3) oligovalente, si ocurre una ruptura de la concordancia, lo que se manifiesta en una alta tasa de extinciones, en la frecuencia de relictos, en la disminución del potencial genético y en un máximo del potencial estasisgenético de sus especies.

*Grupos corogénicos (sensu Vergara 1988b).* Se distinguen dos grupos: el grupo corogénico norteamericano, y el grupo corogénico sudamericano.

*Fauna semiarmónica.* Aquella que, aunque diversificada, no incluye todos los tipos básicos adaptativos, presentes en otra (aquí el área primordial centroamericana), que ecológicamente los tiene en mayor medida (De acuerdo con la definición de fauna armónica de MacArthur & Wilson 1967). Aquí se considera fundamentalmente el número de gremios trófico-conductuales y el atestamiento de especies contenidas en estos últimos.

*Índice de diversidad de especies (de un área).* Cociente que resulta de la relación existente entre el número de especies que desarrollan la fase reproductora de su ciclo vital en un área determinada y las dimensiones de esta.

*Relaciones corológicas del Archipiélago cubano.* Las relaciones con áreas continentales (plesiocóricas) son las que resultan del compartimiento de las especies orníticas cubanas con las de la actuales áreas continentales de la antigua área primordial centroamericana. Se toma la localización actual del potencial genético para la

determinación de los grupos corogénicos. El material bibliográfico examinado fue: Peterson (1947), Blake (1953), Mayr & Short (1970), Garrido & García (1975), Ridgely (1976) y Meyer de Schauensee & Phelps (1978).

Las relaciones con otras Antillas resultan del compartimiento de especies orníticas entre ambos. Las últimas se dividen en cuatro entidades, de acuerdo con sus propiedades climático-fisiográficas y valencias evolutivas: Islas Bahamas, Islas Caimán, Antillas Mayores y Antillas Menores. Se examinó Bond (1936, 1985), Johnston (1975), Garrido & García (1975), Lack (1976) y Voous (1983).

*Método computacional.* Se utilizó un programa en FORTRAN, mediante el empleo del coeficiente de correlación  $\emptyset$ . Se desarrolló un procedimiento de taxonomía numérica como índice de similitud (cluster analysis, mediante el método de unión completa "complete linkage"; Sneath & Sokal 1973), para conocer las asociaciones de las áreas consideradas y el grado de proximidad de estas con la cubana, sobre la base del compartimiento de las especies no endémicas que anidan en el Archipiélago cubano (120), que también están presentes en aquellas.

## ÁREA ESTUDIADA

El área estudiada corresponde a la porción oriental del área primordial centroamericana, después de la gran subducción de fines del terciario. Está formada por el "Anillo Caribe"; trazo generalizado que determina la distribución de sus organismos (Croizat-Chaley 1975). La determinación de los puntos geográficos que se citan a continuación resulta, principalmente, de la concordancias de los postulados biogeográficos de este último autor con los geológicos de Schuchert (1935), Massip & Isalgué de Massip (1939), Hedges (1982), Pregill (1981) y Pregill & Olson

TABLA 1. Datos cuantitativos de las avifaunas de las entidades antillanas.

Entidad	Área (km <sup>2</sup> )	No. total de especies	Índice de diversidad de especies	% de especies del total antillano
Cuba	110922	146	$1,334 \times 10^{-3}$	43
La Española	78176	124	$1,580 \times 10^{-3}$	42
Jamaica	11500	104	$9,043 \times 10^{-3}$	35
Puerto Rico	9500	93	$9,789 \times 10^{-3}$	31
Islas Bajamas	11826	88	$7,440 \times 10^{-3}$	30
Isla Caimán	240	38	$1,583 \times 10^{-3}$	13
Antillas Menores septentrionales	1654	52	$3,143 \times 10^{-3}$	17
Antillas Menores meridionales	6034	96	$1,591 \times 10^{-3}$	32

(1981), Rosen (1985). El trazo citado se divide en otros tres:

*El norteamericano.* Se extiende desde el Sur de los Estados Unidos (aproximadamente a 83°N) hasta el norte de Centroamérica nuclear (aproximadamente a 16°N; Golfo de Amatique). Corresponde a la porción meridional de la placa norteamericana que incluye la plataforma de las Bahamas, el norte de La Española y, por acreción, la subplaca cubana. Está delimitada por la Depresión de Caimán. Los elementos avifaunísticos son del grupo corogénico norteamericano.

*El centroamericano.* Vincula las Antillas Mayores (al sur y sudeste de la Depresión de Caimán) con el sur de Centroamérica nuclear (latitud de Motagua). Ambas áreas divididas por un frente de tipo “horst,” formado por islas próximas y paralelas a la costa caribeña centroamericana actual (de la Bahía, Cisne, Providencia, San Andrés, del Maíz), donde se mezclan las especies orníticas antillanas y centroamericanas (Bond 1950, Urdy 1976). Corresponde a la porción septentrional de la placa caribeña. Los elementos avifaunísticos son del grupo corogénico norteamericano.

*El sudamericano.* Se extiende desde el sur de Centroamérica nuclear hasta el nordeste de

Sudamérica (núcleo en la cordillera costera de Venezuela) hasta aproximadamente 9°N. Corresponde a la porción meridional de la placa caribeña. Su frente de tipo “horst” está formado por islas próximas y paralelas a la costa sudamericana (Escudo de Veragua, Aruba, Curazao, Bonaire, Los Roques, Margarita, etc.), donde se mezclan las especies orníticas sudamericanas y antillanas; Yépez Tamayo 1963, Voous 1965). Las Antillas Menores delimitan el área primordial centroamericana en el este y en ellas los elementos del grupo corogénico sudamericano son más frecuentes, principalmente en Granada y San Vicente que tienen 22 especies compartidas con Venezuela [revisión comparada de Meyer de Schauensee & Phelps (1978) y Bond (1985)].

#### FACTORES CAUSALES DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA

El Archipiélago cubano ocupa casi la mitad del total del área emergida antillana: 110 922 km<sup>2</sup>/233 872 km<sup>2</sup>. A causa de su gran extensión, es la entidad antillana donde los biotopos aparecen con mayor grado probabilístico de frecuencia y de permanencia, después de ocurridas las fluctuaciones glacioeustáticas del cuaternario. Ello determina la presencia de un número relativamente alto de especies orníti-

cas que anidan (146/299 del total antillano; Bond 1985). Mediante la observación de la Tabla 1, se patentiza que existe una relación directa entre las dimensiones del área de cada entidad antillana y el número correspondiente de especies que anidan en ella, así como una gradación decreciente de este último desde el Archipiélago cubano hasta las Antillas Menores.

Sin embargo, el índice de diversidad de especies cubano (Tabla 1) es el más bajo de todas las entidades. Esto indica que la valencia evolutiva es igualmente baja, no obstante: 1) la cercanía a las áreas de concentración de potencial genético continentales (centros de la pluvisilva centroamericana, selvimontano, guatemalteco y yucateco; Müller 1973) y 2) la gran extensión en el Archipiélago cubano del bosque semideciduo tropical (Muñiz 1989: mapa x.2.1), de productividad moderadamente alta. Además, las tasas de renovación postpleistocénicas de la avifauna cubana han sido poco intensas, mientras que las de extinción fueron considerablemente altas (Arredondo 1984; cuarto estrato avifaunístico; Vergara 1988a).

El efecto del área se incrementa cuando esta última incluye un alto número de biótopos (Schoener & Schoener 1983). El índice de diversidad de especies cubano está afectado por la menor altura media s. n. m. del Archipiélago cubano, lo que determina que disminuyan las probabilidades de oportunidades para la segregación ecológica vertical y la ausencia de los biótopos correspondientes a los páramos y poca extensión de los subpáramos; en cambio, aquél es predominantemente llano, con cuatro niveles de neiplanación (Massip & Isalqué de Massip 1939).

La situación latitudinal próxima a las áreas cálido-templadas de Norteamérica y al espacio donde contactan las zonas de circulación atmosférica tropical y extratropical ejerce una influencia decisiva con tendencia a la estacio-

nalidad de los recursos en la capacidad limitativa ambiental del Archipiélago cubano, a causa de: 1) las diferencias marcadas de la distribución de las lluvias (Díaz Cisneros 1989); esto es más evidente en las áreas boscosas, de acuerdo con la cantidad media anual precipitada o la intensidad de la estación seca precedente, al reflejarse en la densidad foliar horizontal, determinativa a su vez del número de especies moradoras (Pearson 1980); 2) el régimen térmico variable, especialmente durante la estación seca, con incidencia de sistemas frontales y anticiclones extratropicales, causantes de acusados descensos en la temperatura (Díaz Cisneros 1989), excepcionalmente de hasta 3°-1°C; 3) el calentamiento irregular de la superficie terrestre por menor acción amortiguadora del mar que en otras entidades antillanas, a causa del efecto de transición que ejerce la extensa plataforma insular; y 4) la mayor incidencia de ciclones tropicales y, ocasionalmente, de huracanes, durante la estación lluviosa. Estos son causantes de mortalidad en las aves (Wiley & Wunderle 1993).

Esta impredecibilidad climática genera una incertidumbre ambiental, más acusada entre Noviembre y Marzo, con predominio de condiciones estocásticas sobre las determinativas, lo que demanda una gran adaptabilidad para las aves, especialmente en el ajuste de sus tasas de reproducción.

En situaciones de ambiente estocástico, el atestamiento de las especies está en una proporción aproximadamente directa con la varianza de los recursos alimentarios, a causa de las fluctuaciones de estos (May & MacArthur 1972). La vegetación del cuarto estrato avifaunístico presenta adaptabilidad a las condiciones xéricas durante la estación seca; la flora del bosque semideciduo dominante, es notable por su microfilia y microcarpia, y aunque su productividad es moderadamente alta, existe cierta estacionalidad en los recursos de carpo-fagia (Muñiz 1990), con escasez de frutos carnosos y aparente irregularidad espacial

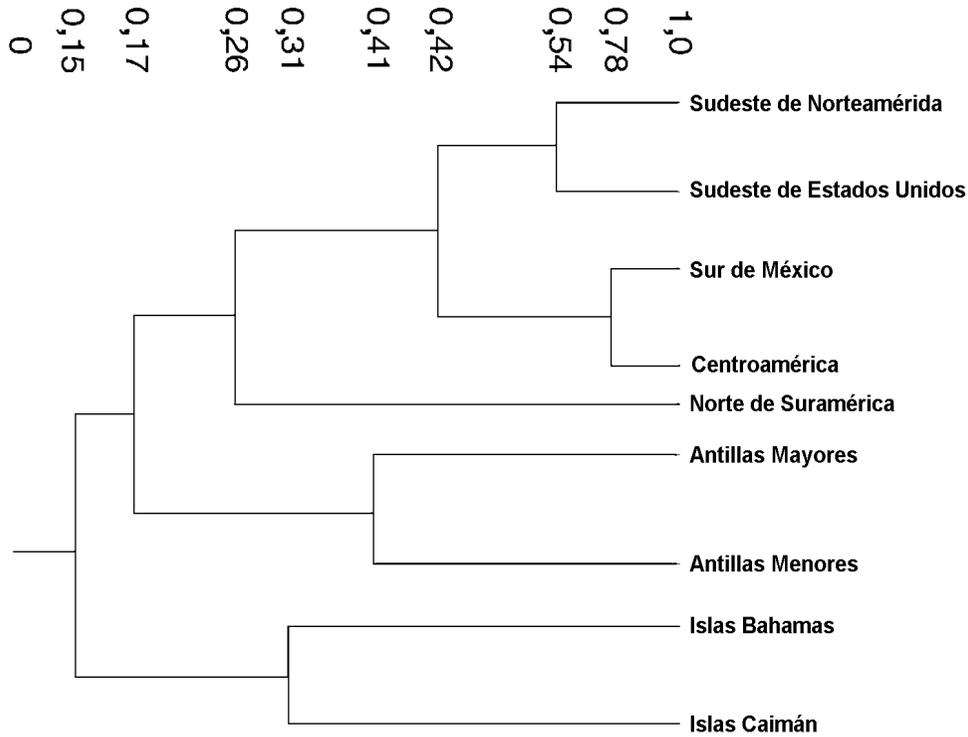


FIG. 1. Fenograma de las relaciones avifaunísticas existentes entre las áreas continentales y antillanas, sobre la base del compartimento de especies que anidan en Cuba. 1) Suroeste de Norteamérica (Headstrom 1951, Blake 1953, Fleming 1982), 2) Sudeste de Estados Unidos (Peterson 1947), 3) Sur de México (Blake 1953), 4) Centroamérica (Blake 1953, Ridgely 1976), 5) Norte de Sudamérica (Ridgely 1976, Voous 1983), 6) Islas Bahamas (Bond 1985), 7) Islas Caimán (Johnston 1975), 8) Antillas Mayores (Bond 1985), y 9) Antillas Menores (Bond 1985, Voous 1983).

de las plantas nectaríferas. Faaborg (1985) refirió que los factores restrictivos ambientales sobre los recursos son los causantes de la ausencia y contracción de la distribución geográfica en el Archipiélago cubano de especies especialistas que están más difundidas en las otras Antillas y demás áreas tropicales americanas.

Estas circunstancias de ambiente severo, que denotan cierto alejamiento de las condiciones plenamente tropicales, se evidencian aún más por: 1) el predominio de los tipos bioclimáticos característico de franca sequedad (Borhidi & Muñiz 1980, Borhidi 1996) y

2) las estructura de menor complejidad del bosque semideciduo tropical (poco número de sinucias, un estrato arbóreo principal y otro emergente) con relación a las formaciones vegetales más productivas, como las pluvisilvas. Así, el primero ocupó aproximadamente 75% del área del Archipiélago cubano, proporción mucho mayor que la que se presenta en las otras entidades antillanas; la segunda representa aproximadamente 9% (Muñiz 1989: mapa x.2.1). Por tanto, las probabilidades de encuentro de los recursos de esta última, son menores. Estas aseveraciones concuerdan con el conjunto de propieda-

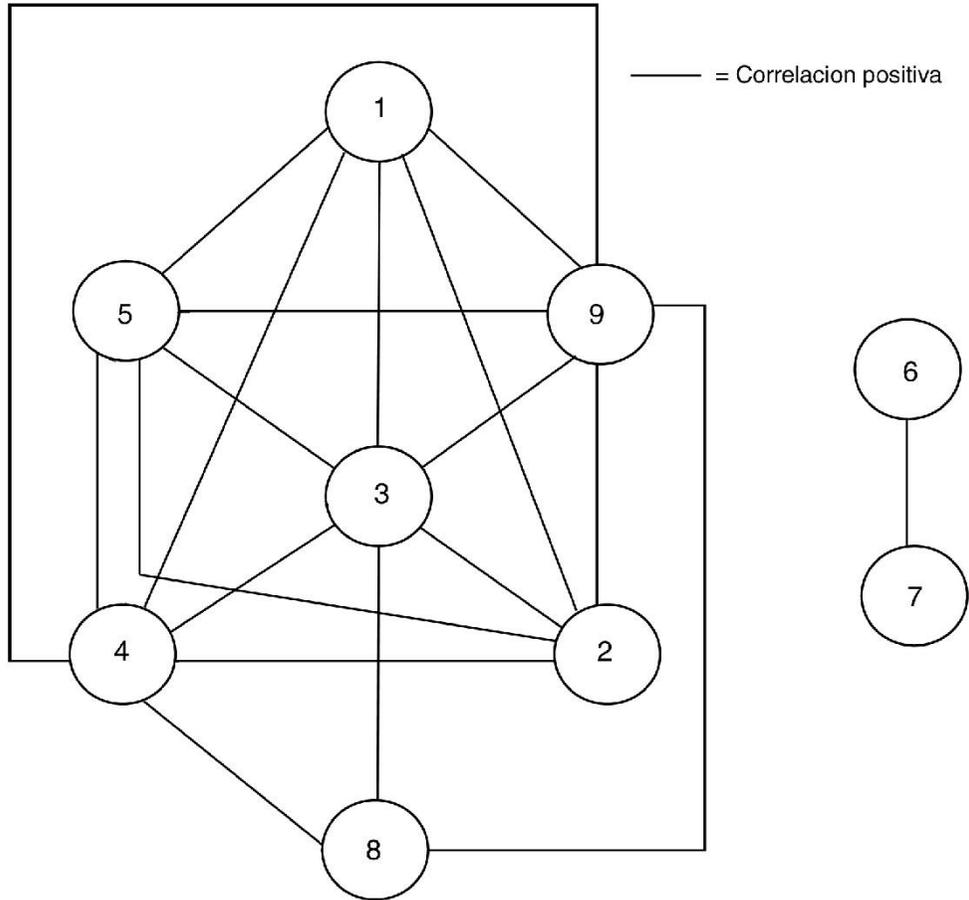


FIG. 2. Diagrama de correlaciones de la avifauna cubana con la de las áreas antillanas y continentales próximas, sobre la base de especies compartidas que anidan en el Archipiélago cubano. Leyenda. 1: Sudoeste de Norteamérica, 2: Sudeste de Norteamérica, 3: Sur de México, 4: Norte de Centroamérica, 5: Norte de Suramérica, 6: Islas Bahamas, 7: Islas Caimán, 8: Antillas Mayores, y 9: Antillas Menores.

des que denotan un predominio en el Archipiélago cubano de la heterogeneidad ambiental y segregación de especies en el plano horizontal (alternativa 1; Roth 1976) más acusadas aún por su menor altura a media s. n. m.

Debe considerarse también la gran contracción sufrida por las áreas ocupadas por sabanas primarias que predominaban en el Archipiélagocubano durante la última glaciación, con condiciones desérticas en la región

oriental y en las áreas de hundimiento (Ortega Restriques 1983). Aquellas se redujeron mucho (aproximadamente 5%; Muñíz 1989: mapa x.2.1), ante el avance del bosque tropical semidecíduo, en circunstancias de mayor humedad. Esto ocasionó el carácter relictual y la extinción de varias especies orníticas (cf. Discusión).

Por tanto, la avifauna cubana se encuentra en un área donde la complejidad estructural de la vegetación y el carácter tropical son

TABLA 2. Matriz de correlaciones del fenograma presentado en la Figura 2. \* =  $P < 0.05$ .

	Sudoeste de Norteamérica	Sudeste de Norteamérica	Sur de México	Norte de Centroamérica	Norte de Sudamérica	Islas Bahamas	Islas Caimán	Antillas Mayores/ Antillas Menores
Sudeste de Norteamérica	0,5852*							
Sur de México	0,4470*	0,6076*						
Norte de Centroamérica	0,4239*	0,5854*	0,7436*					
Norte de Sudamérica	0,2620*	0,4764*	0,6053*	0,6271*				
Islas Bahamas	0,0602	0,1134	0,0129	0,1770	0,0843			
Islas Caimán	-0,1042	-0,1472	-0,1383	-0,0857	-0,0185	0,3195*		
Antillas Mayores	0,1762	0,2770	0,3567*	0,2914*	0,4000	0,1449	-0,0667	
Antillas Menores	0,2129*	0,3709*	0,2639*	0,3031*	0,3502*	0,1752	-0,0213	0.4123*

menores que en las entidades antillanas de latitud más baja y de ecosistemas más integrados, lo que la aproxima a las propias de las zonas cálido-templadas como lo denota su mayor índice de diversidad de especies entre los biótopos (*sensu* MacArthur 1965).

#### COMPARTIMIENTOS COROLÓGICOS DE LA AVIFAUNA CUBANA

Los compartimientos corológicos son indicadores de la composición, derivada de los grupos corogénicos norteamericano y sudamericano, de la avifauna cubana. Permiten conocer más precisamente: 1) la proporción en que se encuentran sus elementos avifaunísticos respectivos (primarios del grupo corogénico norteamericano y secundarios del grupo corogénico sudamericano) y 2) el carácter de área de concentración de potencial genético del territorio cubano durante el Pleistoceno medio (Estrato avifaunístico terciario; Vergara 1988a), por las relaciones corológicas de los fósiles encontrados y la presencia de semiendémicos satélites en las áreas insulares próximas. La superposición de los trazos norte y sudamericanos (con la consiguiente simpatria de las especies) tuvo lugar en el segundo período interglacial (Vergara 1988a). El compartimiento de la avifauna cubana es como a continuación:

Con el grupo corogénico norteamericano  
Corresponde al área continental más próxima y que guarda el mayor porcentaje de especies compartidas: 54%. En el fenograma de las relaciones avifaunísticas (Fig. 1), se observa una fuerte correlación positiva entre las áreas que integran el área primordial centroamericana; estas se agrupan en distintos niveles (Fig. 2; matriz en la Tabla 2). Esto corrobora la conclusión del estudio precedente (Vergara 1988a), de que el grupo corogénico norteamericano es el más diversificado de la avifauna cubana.

El compartimiento más interesante es con el sudeste de Estados Unidos (56%), con diferenciaciones taxonómicas evidentes en el nivel subespecífico, lo que indica un tiempo absoluto de formación más reciente. Se encuentran exclusivamente dentro de las Antillas (semiendémicos satélite cubanos): *Grus canadensis nesiotis*, *Rallus elegans ramsdeni*, *Colinus virginianus cubanensis*, *Aix sponsa*, *Anas platyrhynchos* (fósil), *Ciconia maltha* (†), *Campephilus principalis*, *Agelaius assimilis*, *A. phoeniceus subniger* y *Setophaga ruticilla*. Además, *Colaptes auratus chrysocaulosus* tiene un semiendémico satélite en Gran Caimán.

Otro compartimiento de gran importancia se mantiene con el norte de Centroamérica nuclear (47%; Fig. 2 y Tabla 2), donde se encuentra localizada el área de concentración de potencial genético actual de las familias Cuculidae, Trogonidae y Momotidae (Mayr 1946), que guardan relaciones filogenéticas con táxones endémicos cubanos en los niveles genérico y específico, lo que denota un tiempo absoluto de formación mayor que el de las especies compartidas con el sudeste de Estados Unidos (Es probable que la subducción del Tercianio tuvo lugar primeramente en esta área).

Con el grupo corogénico sudamericano  
Mantiene el menor compartimiento de especies: 35%. Esto se expresa en el bajo nivel de correlación, que se aparta considerablemente del conjunto anterior (Fig. 2, Tabla 2). La mayor proporción se guarda con el nordeste de Sudamérica (principalmente con el centro caribeño venezolano, de alto potencial genético; Müller 1973). Los rasgos biogeográficos más importantes de las especies cubanas son: 1) un acusado carácter relictual en la actualidad (*Chondrohierax uncinatus wilsoni*, *Cyanolimnas cerverai*); 2) una distribución discontinua (*Buteogallus anthracinus gundlachii*, *Streptoprogne zonaris pallidifrons*, *Torreornis inexpectata inexpectata*, *T. i. sigmani*); 3) una distribución de tipo "horst"

(sensu Croizat-Chaley 1975; *Mimus g. gundlachii*, *Coereba flaveola*, *Tiaris bicolor*); 4) una extremada localización (*Caracara plancus auduboni*, *Anas bahamensis*, *Oxyura jamaicensis*, *O. dominica* – las tres últimas con el potencial genético muy discontinuo en las Antillas y áreas continentales – *Mellisuga helenae*, *Cyanerpes cyaneus*) o extinción (*Geranoöetus melanoleucos*, *Ornimegalonyx oteroi*, *Pulsatrix arredondoii*, *Burbinus* sp., *Scytalopus* sp. y *Xenicibis* sp.).

Aquí se consideran como exitosas dentro del grupo corogénico sudamericano a las especies formadoras de bandadas (Columbidae, Psittacidae, *Crotophaga ani*, Emberizinae), lo que les confiere ventajas para su protección y para la localización del alimento, aunque, como estableció Lack (1954), el número de individuos, dentro de las especies orníticas, fluctúa entre límites muy restringidos cuando las condiciones ambientales no se perturban. Esto es válido para las especies citadas, si se considera que la rareza y la constancia, aunque relativas, son propiedades comunes de la mayoría de las especies animales durante períodos cortos (de cien años o más; Pimentel 1968).

Se puede establecer una gradación progresivamente creciente del número de especies vivientes del grupo corogénico sudamericano desde el Archipiélago cubano hasta Granada [que comparte 18 especies con el nordeste de Sudamérica (Bond 1985, Meyer de Schauensee & Phelps 1978)].

Las especies euricóricas del área primordial centroamericana que se encuentran en el Archipiélago cubano son: *Phoenicopterus ruber*, *Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *Catoptrophorus s. semipalmatus*, *Coccyzus minor*, *Colaptes auratus*, *Tyrannus dominicensis*, *Mimus polyglottos*, *Vireo griseus* (sensu Mayr & Short 1970) y *Sturnella magna*.

#### Con las Antillas

Las correlaciones de las avifaunas de las cuatro entidades consideradas con la del Archipiélago cubano aparecen en la Figura 1 y en la

Tabla 2. Las especies euricóricas dentro de esta depauperada avifauna (299; Bond 1985) son las que están presentes, al menos, en tres de dichas entidades, las islas de tipo “horst” y en las áreas limítrofes continentales. De aquellas, se encuentran en el Archipiélago cubano: *Pterodroma hasitata*, *Dendrocygna arborea*, *Columba leucocephala*, *C. squamosa*, *Zenaida aurita*, *Coccyzus minor*, *Cordeiles gundlachii*, *Tyrannus caudifasciatus*, *Myiarchus stolidus*, *Contopus caribaea*, *Turdus plumbeus*, *Vireo altiloquus*, *Spindalis zena* y *Tiaris bicolor*.

De acuerdo con la posición relativa a la Depresión de Caimán, las propiedades climático-fisiográficas y sus Ks respectivas, se establecen dos divisiones, denominadas de acuerdo con las placas tectónicas sobre las que se encuentran y coincidentes con las correlaciones positivas en atención al compartimiento de especies con el Archipiélago cubano (Fig. 1; no se consideran las euricóricas en el área primordial centroamericana, en gran parte acuáticas).

#### División norteamericana

Resulta constituida, además del Archipiélago cubano, por las islas Bahamas y Caimán. Estas dos últimas forman una unidad muy apartada de las otras antillanas (Fig. 1, Tabla 2), lo que indica una estrecha vinculación ornitogeográfica con la avifauna cubana. Tienen en común: 1) clima con influencia de sistemas frontales durante la estación seca (sobre todo en las Bahamas del noroeste), de ciclones tropicales durante la estación lluviosa y menor acción amortiguadora de las aguas oceánicas; 2) altura media s.n.m. muy baja; 3) relieve poco accidentado, en áreas emergidas no extensas; y 4) vegetación limitada a pocas formaciones a causa de los suelos calizos (Johnston 1975), por tanto la capacidad limitativa ambiental tiendo a ser menor. Las relaciones con la avifauna cubana son:

*Islas Bahamas.* Existen 75 especies comunes

(54% del total cubano, 41% del antillano). Su plataforma contactó con el norte de la cubana y con La Española durante el Mioceno (Meyerhoff & Hatten 1974) y sufrió una gran subducción cuando ocurrieron las últimas fluctuaciones glacioeustáticas del Cuaternario. Las Islas Bahamas son oligovalentes: la avifauna sufrió una alta tasa de extinción (66% de los géneros pleistocénicos; Olson & Hilgartner 1982) y actualmente presenta, en gran parte, un acusado carácter relictual, con 6 semiendémicos satélites del sudeste de Estados Unidos y 10 del Archipiélago cubano, de acuerdo con Bond (1936), Garrido & García (1975), Olson & Hilgartner [(1982): *Pandion haliaetus ridgwayi*, *Amazona leucocephala* (Abaco, Ackling, Gran Inagua), *Chlorostilbon ricordi* (Gran Bahama, Andros, Abaco), *Saurolthera merlini* (Andros, Nueva Providencia y Eleuthera), *Melanerpes superciliaris* (Gran Bahama, Abaco, Watling), *Tyrannus cubensis* (Caicos, Gran Inagua), *Agelaius phoeniceus* (Gran Bahama, Abaco, Andros, Nueva Providencia), *Corvus nasicus* (Caicos) y *Dendroica pithyophila* (Gran Bahama, Abaco); las tres últimas no diferenciadas subespecíficamente, lo que indica un tiempo absoluto menor de formación (muy reciente). Además, con distribución de tipo “horst,” muy restringida en el Archipiélago cubano, se comparten: *Mimus g. gundlachii*, *Coereba flaveola bahamensis* y *Tiaris b. bicolor* (sólo en los cayos de Sabana-Camagüey, principalmente Cayo Tío Pepe donde se encuentran las tres (Garrido & García 1975).

*Islas Caimán.* Con 37 especies compartidas con el Archipiélago cubano (27% del total cubano, 13% del Antillano). Relieve bajo, vegetación xérica y pocas fluctuaciones de temperatura (la estabilidad climática interrumpida ocasionalmente por huracanes; Johnston 1975). Polivalente para un área poco extensa por: 1) la presencia de endémicos (*Turdus ravidus* y *Dendroica vitellina*); 2) estar dentro del trazo

Cisne-Archipiélago cubano-Jamaica-Bahamas (Croizat-Chaley 1975), con especies de distribución de tipo “horst” (*Elaenia martinica*, *Icterus leucopteryx*, *Vireo crassirostris* y *Coereba flaveola* (las dos últimas relacionadas con las formas de las Bahamas; Bond 1936); y 3) un índice de diversidad de especies relativamente alto, comparable al de La Española (Tabla 1 que incluye dos Picidae, cuatro Tyrannidae, dos Turdinae y tres Vireonidae). Existe predominio de especies relacionadas con las cubanas sobre las jamaicanas (Johnston 1975): los semiendémicos satélites de las primeras son, de acuerdo con Bond (1936): *Amazona leucocephala* (Gran Caimán, Caimán Brac), *Melanerpes superciliaris*, *Colaptes auratus* grupo *chrysocaulosus* (*sensu* Mayr & Short 1970), *Myiarchus sagrae* y *Melopyrrha nigra*, todos en Gran Caimán.

#### División caribeña

Corresponde a las Antillas Mayores, al Este de la Depresión de Caimán, y las Antillas Menores (correlacionadas entre sí: Fig. 1, Tabla 2). Sus características generales son: 1) Clima más uniforme: latitud más baja, mayor influencia de las altas presiones del Atlántico y mayor efecto amortiguador de las aguas oceánicas; por ello es francamente cálido-tropical (cálido-templado en el centro de La Española; Díaz Cisneros 1989; mapa vi.1.1) con especies orníticas propias de estas condiciones entre ellas, en mayor proporción, los frugívoros y nectarívoros; 2) Altura media s.n.m. apreciablemente grande; 3) Relieve muy heterogéneo [mayor extensión de la pluvisilva montana en Jamaica y en Dominica (Lack 1976), y páramos en La Española]. Los biótotos están más próximos. Los factores ambientales determinativos ejercen más influencia que los estocásticos. La sintopía y la superposición de nichos ecológicos se incrementan con el número de especies, las que se segregan verticalmente en las áreas de alta complejidad estructural

de la vegetación (Alternativa 2; Roth 1976). El compartimiento con el Archipiélago cubano se manifiesta como sigue:

*Antillas Mayores.* Se extienden desde la Depresión de Caímán hasta el Paso de Anegada: 91 especies compartidas (65% del total cubano, 50% del antillano). Corresponden a una entidad polivalente. Jamaica se encuentra vinculada con el golfo de Honduras, que es un área de concentración de potencial genético alta (Croizat-Chaley 1975), y su índice de diversidad de especies es asimismo alto (Tabla 2). Se manifiesta el mayor grado de endemismo de la avifauna antillana [27 especies (Lack (1976), 21 especies en el Archipiélago cubano (Garrido & García 1975)]. La Española tiene especies vinculadas a los páramos (*Carduelis dominicensis*, *Loxia leucoptera*, *Brachyspiza capensis* y *Dendroica pinus*) y una familia endémica: Dulidae. Con esta última isla, existe el compartimiento mayor, con el semiendémico *Cornus palmarum* y los semiendémicos satélites *Geotrygon caniceps*, *Caprimulgus cubanensis* y *Agelaius humeralis*, mientras que con Jamaica sólo se comparten los semiendémicos *Tyto alba furcata* (también presente en islas Caímán; Bond 1936), *Poliolimnas flaviventris gossei* y *Mimus gundlachi* (este último, *M. g. hilli*, de distribución de tipo "horst" y ejemplo de localización de potencial genético en áreas discontinuas; Croizat-Chaley 1975). Con Puerto Rico, sólo existe compartimiento de especies euricóricas.

*Antillas Menores.* Corresponden al límite oriental del área primordial centroamericana, desde Sombrero hasta Granada. Las septentrionales se extienden desde Sombrero hasta Montserrat. Sólo se comparten las especies euricóricas del área primordial centroamericana. Hay ocurrencia de fuertes vientos (Terborgh *et al.* 1978). El índice de diversidad de especies es bajo [Tabla 2; 17% de la avifauna antillana; existe una razón de una especie por género y

el grupo corogénico sudamericano está representado sólo por 5% (Voous 1955)]. Son oligovalentes y notablemente homogéneas: las islas de la cadena interior, cubiertas por pluviosilvas, tienen una composición semejante a la de la cadena externa, cuya vegetación es xerofítica (Terborgh *et al.* 1978). Sufrieron unas altas tasas de extinciones puesto que, durante el Pleistoceno inferior, sus áreas fueron más extensas y continuas, de potencial genético alto (a juzgar por los fósiles hallados; Croizat-Chaley 1975). Actualmente existen dos endémicos: los relictos *Myiarchus oberi* e *Icterus oberi*, ambos de Montserrat. Las meridionales, desde Guadalupe hasta Granada, comparten 55 especies con el Archipiélago cubano (40% de la avifauna cubana y 32% de la antillana), las más notables son *Chondrohierax uncinatus* (Granada): *Anhinga anhinga* (Granada; Ridgely 1976) y *Buteogallus anthracinus* [San Vicente (Bond 1936); probablemente, la forma cubana sea una especie válida: *B. gundlachi* (Bond 1936, Ridgely 1976)].

En estas últimas islas, la capacidad limitativa ambiental es muy alta, favorecida por un clima más estable y cálido (están en las posiciones latitudinales más bajas de las Antillas). La altura media s.n.m. es la mayor de estas últimas. Las condiciones definitorias de la alternativa 2 (Roth 1976) son más evidentes. Por todo ello pueden considerarse muy polivalentes dentro de la avifauna antillana: 1) Dominica, con relación al Archipiélago cubano, presenta 2 especies de *Amazona*/1 para el Archipiélago cubano, 4 de Trochilidae (de notable segregación ecológica; Terborgh *et al.* 1978)/2 para el Archipiélago cubano, y 3 de Mimidae/2 para el Archipiélago cubano; 2) Santa Lucía es el área de concentración de potencial genético mayor. En ella, a) convergen los trazos Cozumel-San Vicente y Galápagos-Curazao-Martínica (*Troglodytes aedon*; Croizat-Chaley 1975); b) existen especies con distribución de tipo "horst" (*Elaenia mar-*

*tinica*, *Margarops fuscatus*; Croizat-Chaley 1975); c) se localiza el potencial genético a distancia (*Caprimulgus rufus*, *Dendroica adelaidae* en Puerto Rico y Barbuda; Bond 1985); y d) hay un endemismo alto (5 especies, con inclusión de los géneros monotípicos *Leucopexa* y *Melanospiza*); 3) San Vicente y Granada presentan el mayor índice del grupo corogénico sudamericano de la avifauna antillana, con 22 especies compartidas con Sudamérica (Venezuela) entre las dos [de la comparación de los libros de Bond (1985) y Meyer de Schauensee & Phelps (1978)].

Por tanto el Archipiélago cubano es un área mesovalente que forma el núcleo de la división ornitogeográfica norteamericana de las Antillas, donde predominan ampliamente los elementos del grupo corogénico norteamericano. El grupo corogénico sudamericano, aunque no predominante, se presenta en un número sustancialmente alto, al Sudeste de la Depresión de Caimán (División caribeña: las Antillas Mayores y Menores están muy correlacionadas; Fig. 2, Tabla 2).

#### CARACTERIZACIÓN GENERAL DE LA AVIFAUNA CUBANA

La avifauna cubana en el cuarto estrato avifaunístico presenta algunas características diferenciales, relacionadas con la posición latitudinal del Archipiélago cubano, entre zonas cálido-templadas y tropicales, y la adaptabilidad de sus constituyentes a la capacidad limitativa ambiental cubana. Aquí se le considera *semiarmonica* [armonía, *sensu* MacArthur & Wilson (1967) no plenamente lograda]. Aunque el índice de diversidad de especies es relativamente bajo, existe un número considerablemente alto de gremios trófico-conductuales, pero desiguales entre sí en la cantidad de especies contenidas. Estas características son:

*Predominio de insectívoros.* Las especies más

abundantes, entre las no vinculadas a los ambientes acuáticos, son las insectívoras, de amplia distribución en los trópicos (Karr 1989) con 29 especies, y los insectívoros-omnívoros, con 12, que también tienen buena representatividad en aquellos, pero que son indicadores de ambientes no constantes. Los insectívoros de corteza de tronco ofrecen un rasgo distintivo, con 5 especies de Picidae.

*Poca representatividad de frugívoros y nectarívoros.* De acuerdo con Terborgh & Winter (1980), las especies dependientes de recursos sujetos a variabilidad tienden a estar muy dispersas en su distribución y/o están sujetas a un mayor riesgo de extinción. Los frugívoros consumidores de frutos carnosos están representados por una sola especie, *Spindalis zena pretrei* [un tercio de las especies consumen frutos en Jamaica (Lack 1976)], mientras que existen 4 especies nectarívoras, de ellas sólo *Chlorostilbon r. ricordii* es euricórica. La presencia de 2 especies de Trochilidae aproxima el Archipiélago cubano a las zonas cálido templadas (existe una sola en el sudeste de los Estados Unidos; Peterson 1947).

*Alta representatividad de depredadores.* Actualmente existen 16 especies. Las del grupo corogénico sudamericano son, en gran parte, especialistas tróficos: *Rostrhamus sociabilis* y *Chondrohierax uncinatus wilsoni* son conculiófagos, y *Caracara plancus*, parcialmente necrófaga; estas son rasgos propios de los táxones tropicales (Terborgh 1980). Esta circunstancia distingue biogeográficamente al Archipiélago cubano, puesto que no es frecuente en condiciones de insularidad. El empobrecimiento de la diversidad en las islas resulta en la ausencia de depredadores efectivos, a causa de que la adecuación de estos a la capacidad limitativa ambiental respectiva es considerablemente menor que la de las presas (MacArthur & Wilson 1967).

TABLA 3. Nidada como expresión de las adaptaciones a las condiciones ambientales cubanas. Sobre la base de 133 especies cuya nidada es conocida en mayor parte según Bond (1936).

Número de huevos	1	2	3	4	5	6	8	10
Número de especies	8	34	49	25	9	2	1	5

*Ocupación de biótopos no plenamente saturados.* Hay discordancia aparente de la valencia evolutiva (expresada en la disminución de procesos cladogenéticos) con la capacidad limitativa ambiental cubana. Los biótopos son ocupados por 38 especies migratorias de Norteamérica (residentes invernales comunes), de las cuales *Passerina cyanea* (Carduelinae) es la única especie frugívora (y granívora) común (Garrido & García 1975, Garrido & Kirkconnell 2002). Los Parulinae son el grupo más numeroso, con 21 residentes invernales y 2 transeúntes comunes (De la revisión de la obra anteriormente citada). Estas cifras son algo superiores a las de las otras entidades antillanas, a causa de que: 1) el Archipiélago cubano es el área más extensa (con mayores probabilidades de encuentro de biótopos adecuados) y menos distante de las áreas de cría, dos propiedades ventajosas para las aves migratorias (Terborgh & Faaborg 1982), aunque las Islas Caimán reciben 14 especies (Johnston 1975); 2) las aves de esta condición denotan un comportamiento de generalistas, i.e., oportunistas capaces de ocupar las áreas donde no existen los requerimientos mínimos de las autóctonas para el logro de su reproducción (Schoener & Schoener 1983); y 3) existe poca interferencia por parte de las especies de este grupo que crían en el Archipiélago cubano (cf. Discusión).

*Frecuencia de especies de gran tamaño.* En el Archipiélago cubano son bien acusadas las diferencias de tamaño como factor de segregación ecológica. Las especies de grandes dimensiones están poco representadas en las islas, a causa de sus menores densidades de población y poca efectividad de incrementar sus

tasas reproductoras en condiciones competitivas (Cody 1974). No obstante, en el Archipiélago cubano son notables las gradaciones de tamaño que existen dentro de las familias (con relación a otras Antillas) Ardeidae, Rallidae, Strigidae, Psittacidae y Picidae. Están presentes los endémicos y semiendémicos mayores de sus respectivas familias (dentro de la avifauna antillana): *Grus canadensis nesiotis*, *Ara tricolor* (†), *Saurothera m. merlini*, *Asio stygius signapa*, *Caprimulgus c. cubanensis*, *Campephilus principalis* y *Tyrannus cubensis*. Entre los fósiles se destacan *Grus cubensis* (†), *Tytanobierax borrasii* (†), *Gymnogyps varonae* (†) y, sobre todos, es notable el gigantismo de *Ornimegalonyx oteroi* (†) y *Tyto riveroi* (†).

*Alto grado de presentación de polimorfismo.* Este se manifiesta mayormente en las áreas heterogéneas y de incertidumbre ambiental, como modo de adecuación a las fluctuaciones (Lewontin 1957, Levins 1963). En el Archipiélago cubano es frecuente el polimorfismo disperso (*sensu* Mayr & Short 1970), presente en “fases de color” o “morfos” en *Ardea cinerea* (variedad “*occidentalis*”; Barbour 1923, Garrido & García 1975), *Egretta rufescens* (Garrido & García 1975), *Butorides striatus* (variedad “*brunnescens*”; Barbour 1923, Garrido & García 1975), *Rallus elegans* (Garrido & García 1975), *Falco sparverius sparveriioides* (Barbour 1923, Bond 1936), *Caracara plancus*, *Todus multicolor* (Barbour 1923), *Amazona leucocephala* (Garrido & García 1975), *Crotophaga ani* (observ. pers.), *Glaucidium siju* (Barbour 1923, Bond 1936), *Otus lawrencii* (Barbour 1923, Bond 1936) y *Vireo gundlachii* (Barbour 1923, Garrido & García 1975). El morfo “*caribaea*” de *Fulica americana*, sin

embargo, no es frecuente (Garrido & García 1975).

*Índice de capacidad limitativa ambiental por la nidada.* Esta se presenta de acuerdo con tres tendencias (Tabla 3): 1) Alta (5 ó más huevos), propia de las latitudes templadas de ambientes de poca estabilidad que demandan mayor energía invertida en la reproducción, expresada en el crecimiento rápido de los individuos y de las poblaciones y en la mayor incidencia de la mortalidad (MacArthur 1972), además de estar en correlación con la mayor duración de las horas diurnas, lo que brinda mayores oportunidades de encuentro de alimento para las crías (Lack 1954); es propia de Anatidae, *Colinus virginianus cubanensis* y los Picidae, del grupo corogénico norteamericano (excepto el endémico *Xiphidiopicus percussus*: 3–4 huevos); 2) Baja (menos de 3 huevos), propia de las latitudes tropicales; los requerimientos energéticos se comparten equitativamente en el crecimiento y la reproducción, incluso con el logro de la viabilidad en áreas poco productivas (MacArthur 1972); propio de las especies del grupo corogénico sudamericano (Columbidae, Apodidae), las marinas y Accipitridae; 3) Intermedia (3–4 huevos), coincide con el promedio de las especies cubanas (Tabla 3); proporciona una medida de la adaptabilidad de estas especies cubanas a la capacidad limitativa ambiental del Archipiélago cubano, de acuerdo con la situación latitudinal de este; se presenta en la mayoría de los endémicos (*Teretistris fernandinae*, *T. forsi*, *Torreornis inexpectata*, *Otus lawrencii*, entre otros). En Jamaica y las Antillas Menores meridionales, el promedio de la nidada es 2 (Bond 1936).

*Migración durante la estación seca.* Las poblaciones de las especies insectívoras *Coccyzus minor*, *C. americanus*, *Chordeiles gundlachii*, *Progne cryptoleuca*, *Hirundo fulva*, *Tyrannus dominicensis* y *Vireo altiloquus* emigran en su totalidad hacia Centro y Sudamérica durante la estación seca. Las dos

últimas presentan poblaciones en las entidades de la división caribeña, que permanecen residiendo en la misma en esta época, a diferencia de las cubanas (Bond 1936). Los insectos son más abundantes en el Archipiélago cubano entre Abril y Noviembre (P. Alayo com. pers.). Esta pequeña diferencia, conjuntamente con la anterior, indica que la capacidad limitativa ambiental de aquél presenta una notable variabilidad y cierta proximidad a la propia de las latitudes templadas.

*Conducta social.* En atención a que en las latitudes tropicales se presentan los ecosistemas más complejos e integrados, así como la mayor diversidad de gremios trófico-conductuales y de especies (principalmente especialistas), aquí se considera que los fenómenos relacionados con la conducta (coexistencia de dos especies, sistemas de señales, hábitos, etc.) se manifiestan progresivamente con menor intensidad hacia las latitudes templadas. En el Archipiélago cubano, las bandadas de especies de conducta social compleja (formadas por taxones filogenéticamente relacionados) se manifiestan en los Emberizinae del grupo corogénico sudamericano (*Tiaris canora* con *T. olivacea*, *Melopyrrha nigra* con otras passerinas pequeñas, como *Teretistris fernandinae*, observ. pers.) y los Icterinae (*Quiscalus niger* con *Dives atroviolaceus* y, menos frecuentemente, con *Agelaius humeralis*). Hay parasitismo practicado en los nidos de otras especies por el inmigrante reciente *Molothrus bonariensis*. El grado mayor de conducta social compleja tiene su exponente de otras dos especies del grupo corogénico sudamericano: *Tachornis phoenicobia* y *Crotophaga ani*, que forman colonias, cada una de ellas con nidos comunes.

Como lo indican las diferencias en la saturación de los biótopos, el atestamiento desigual de los gremios trófico-conductuales y la alta tasa de extinción ocurrida en el tercer estrato, los constituyentes de la avifauna cubana actual, biogeográficamente, se divi-

den en dos agrupaciones que reflejan su semiarmonía (Vergara 1988a): 1) Especies euricóricas, que presentan una concordancia plena de las frecuencias genotípicas con las fluctuaciones de la capacidad limitativa ambiental (que se expresa en la productividad comparativamente baja y la tendencia a la estacionalidad), lo que demanda una amplitud de los nichos ecológicos con la consiguiente disminución de la adecuación genética; y 2) especies estenocóricas con distribución discontinua o propia de relictos, de concordancia genética a determinados parámetros, y que exhiben las propiedades contrarias.

## DISCUSIÓN

El territorio cubano tuvo una alta valencia evolutiva para su avifauna entre el Plioceno y el Pleistoceno medio, como lo demuestra el registro fósil. Dentro de este, las aves rapaces de gran tamaño (*Titanohierax borraisi*, *Gymnogyps varonae*, *Ornimegalonyx oteroi*) son los mejores exponentes de su mayor extensión, como señaló Croizat-Chaley (1975), además de la presencia de semiendémicos satélites en áreas próximas, lo que indica su antiguo carácter de área de concentración de potencial genético, y que su capacidad limitativa ambiental fue más alta que la actual, por la segregación ecológica de aquellas aves, a causa de su especialización a recursos alimentarios grandes, perezosos y caprómidos (Arredondo 1972, 1976, 1982; Arredondo Antúnez 1997). Cuando la abundancia relativa de presas de estas dimensiones es alta, los tamaños óptimos de los depredadores aumentan en consecuencia (Schoener 1968); esto es característico especialmente de los animales perseguidores (Schoener 1974). Dentro de las especies fósiles, el tamaño estaba comprendido entre *Gymnoglaux* sp. y *Ornimegalonyx oteroi*.

Los cambios climáticos ocurridos posteriormente, con mucha probabilidad, indujeron disminuciones de las adecuaciones

genéticas de las especies a las nuevas condiciones ambientales, con sus efectos en la capacidad de empleo de las reservas energéticas reguladoras del metabolismo y en los desajustes de las tasas de reproducción. Por ello, aunque el área del Archipiélago Cubano sea extensa y tenga la mayor persistencia probabilística de los biótupos prepleistocénicos, el índice de diversidad de especies es acusadamente bajo, no obstante la proximidad de áreas de concentración de potencial genético altas de Centroamérica y las Antillas. El cese de las condiciones xéricas del Pleistoceno superior (Pregill & Olson 1981, Ortega Restriques 1983) indujo un aumento de las tasas de extinción en las Antillas, probablemente en mayor grado en el Archipiélago cubano y las Bahamas, a causa de la subsidencia de sus plataformas insulares, con la consiguiente reducción del área de distribución de las especies propias de este ambiente que, en la actualidad, presentan, en el primero, un fuerte carácter relictual, con amplia disyunción de sus poblaciones (*Speotyto cunicularia*, *Asio flammeus*, *Polioptila lembeyi*, *Mimus gundlachi*, *Torreornis inexpectata sigmani*) o su extinción total (*Burhinus* sp., *Siphonorhis daiquiri*).

Las especies moradoras de pinares (formación de productividad baja), *Corvus palmarum* y *Dendroica pithyophila*, del grupo corogénico norteamericano, presentan una notable disyunción geográfica de sus poblaciones: potencial genético en zonas de ambos extremos de la isla de Cuba, y en áreas próximas (semiendémicos en La Española y en las Bahamas, respectivamente), sin que se hayan diferenciado subespecíficamente.

La heterogeneidad ambiental es aparentemente determinativa del índice de diversidad de especies. Así, este último es alto en Cayo Santa María, dentro del Archipiélago Sabana-Camagüey (Garrido 1973a, Garrido *et al.* 1986), y en Cayo Cantiles con relación a Cayo Largo (más extenso), en el Archipiélago de los Canarros (Buden & Olson 1989). Pero den-

tro de los Cayos de San Felipe, en Cayo Juan García, el índice de diversidad de especies es mayor con relación a Cayo Real, pese a la mayor extensión y heterogeneidad ambiental de este último (Garrido 1973b). En un área de concentración de potencial genético restringida y de carácter originalmente cenagoso (predominio de manglar con algún herbazal; O. Muñiz com. pers.), se encuentran los endémicos *Cyanolimnas cerverai* (relicto, en estado fósil en Pinar del Río e Isla de la Juventud; Olson 1978) y *Ferminia cerverai*, así como el semiendémico *Torreornis i. inexpectata*. Esta variabilidad de la valencia evolutiva indica que existe un desequilibrio de la avifauna del Archipiélago cubano, expresado también en el número desigual de especies que se encuentran en los gremios trófico-conductuales, además de la exclusión y restricción geográficas de especies euricóricas.

Por tanto, la avifauna del Archipiélago cubano se encuentra en el “proceso de relajamiento” (*sensu* Diamond 1972), para las situaciones caracterizadas por un exceso de extinciones, después de ocurrida las separaciones por las transgresiones marinas (más acentuado en las Bahamas y las Antillas Menores septentrionales).

El bajo índice de diversidad de especies de la avifauna cubana actual se acentúa más si se considera que 38% de sus especies son acuáticas, en gran parte euricóricas o cosmopolitas. La no saturación plena de los biótopos se manifiesta en la ocupación de estos por los “residentes invernales”, en su mayoría Parulinae, cuyas especies de pequeño tamaño manifiestan coexistencia dentro de un mismo biótopo por sus especializaciones (selección de partes de aquél y diferencias en alimentación y períodos de puesta; MacArthur 1958). *Setophaga r. ruticilla* se ha encontrado anidando en el Archipiélago cubano (Kirkconnell & Garrido 1996); Barbour (1923) refirió la adaptabilidad de esta especie a las condiciones ambientales cubanas.

Las especies de este grupo que anidan en el Archipiélago cubano aparentemente ejercen poca interferencia sobre las residentes invernales por segregación ecológica. Así, por inducción ambiental sobre las combinaciones de caracteres, *Dendroica petechia gundlachi* vive en los manglares y *D. pithyophila* en los pinares; *Teretistris fernandinae* y *T. fornsi*, cohabitan con las Parulinae migratorias, pero se encuentran en el sotobosque a diferencia de las segundas (observ. pers.), y *Setophaga ruticilla*, por ser insectívoro aéreo, probablemente no interfiere. En las áreas de ambiente predecible, los residentes permanentes aparentemente toleran una mayor superposición de nichos ecológicos (Cody 1974). Así, *Dendroica pharetra*, endémico de Jamaica, es abundante durante la estación seca, aunque esta isla recibe 18 residentes invernales (Lack 1976); las dos especies de *Microligea* de La Española se asocian en grupos pequeños durante la estación seca.

Las inducciones ambientales que prevalecieron en el tercer estrato avifaunístico, a causa de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno superior, influyeron marcadamente en las adecuaciones genéticas de las especies orníticas que alcanzaron el cuarto, especialmente en sus tasas reproductoras. Los valores que se observan en la Tabla 3 sugieren que una parte de la avifauna cubana ajustó aquellas en consonancia con los recursos disponibles, mediante la puesta de un número bajo de huevos de acuerdo a la capacidad limitativa ambiental (estrategas de selección *K*; MacArthur & Wilson 1967, Southwood *et al.* 1974). Es probable que las rapaces extinguidas de gran tamaño representaron un caso de esta condición: desaparecieron por su extrema especialización a presas grandes que también sucumbieron en el tercer estrato (Arredondo 1976, 1982). *Pterodroma basitata*, *Phoenicopterus ruber*, *Anous stolidus* y, muy frecuentemente, *Grus canadensis* son los exponentes actuales de puestas menores (1 solo huevo). Otras especies, de nidada más numerosa, como repre-

sión de su adaptabilidad, con crecimiento rápido y crías sujetas a una gran mortalidad [estrategas de la selección  $r$  (Lack 1954, MacArthur & Wilson 1967, Southwood *et al.* 1974)], están representadas por las nidífugas Anatidae, *Colinus virginianus cubanensis* y Rallidae. En los Picidae, la nidada es igualmente alta, como generalmente ocurre con las especies que anidan en oquedades, pero el endémico *Xiphidiopicus percussus* se adecua más a las condiciones cubanas (3–4 huevos). Entre los endémicos del territorio de Santo Tomás, *Ferminia cerverai* pone 6 huevos [no confirmado; con anticipación a *Torreornis inexpectata* cuya puesta es de presumiblemente 2–3; Bond (1936), Garrido & Kirkconnell (2000)].

El índice modal de 3–4 huevos refleja una alternativa entre las dos tendencias citadas, de acuerdo con la condiciones cubanas, pero es comparativamente alto con relación a las Antillas de latitudes bajas. Así, entre las especies congénicas, para *Priotelus temnurus* del Archipiélago cubano, la nidada consiste de 4 huevos, mientras que para *P. roseigaster* de La Española, tiene 2 (Bond 1936); por otro lado, en los géneros de Parulinae estrechamente relacionados, la nidada de *Teretistris* del Archipiélago cubano está constituida por 3, mientras que, para *Micoligea* de La Española, es de 2 (Bond 1936).

Cody (1974) planteó que las especies aquí consideradas como euricóricas, en condiciones climáticas no predecibles, se conducen como generalistas, lo que les permite asegurar su éxito en un área de esta naturaleza. Esto sugiere que las mismas son de nicho ecológico amplio, como corresponde a las que habitan en áreas de incertidumbre ambiental y productividad menor, poco propicias para la especialización, como establecen MacArthur & Levins (1967). Si se considera que 1) todas las aves antillanas son generalistas (Terborgh & Faaborg 1980), 2) la estacionalidad de los recursos favorece la amplitud de los nichos ecológicos (Cody 1974), como es la tendencia

de la capacidad limitativa ambiental cubana, y 3) el índice de diversidad de especies entre biótopos es más manifiesto en áreas extensas y/o, cuando los recursos alternan temporalmente, se favorece a las especies generalistas, se puede colegir que, dadas las condiciones ambientales cubanas (y bahameses), la mayoría de las especies orníticas del Archipiélago cubano son generalistas en alto grado.

Terborgh & Faaborg (1980) apuntaron que la ausencia y/o disminución de especialistas permite a los generalistas incrementar las densidades de sus poblaciones y, probablemente, ocupar nuevos biótopos. Los primeros, que son más abundantes dentro del grupo corogénico sudamericano, presentan una distribución más restringida, después de que atravesaron el tercer estrato, con excepción de *Aramus guarana*, *Jacana spinosa*, Psittacidae, Columbidae, *Crotophaga ani*, *Tachornis phoenicobia*, *Chlorostilbon ricordii*, *Spindalis zena*, *Tiaris canora* y *T. olivacea*, que son las especies más exitosas en el Archipiélago cubano. Se trata de *Chondrohierax uncinatus wilsoni* (desde el centro de Oriente hacia Maisí; Garrido & García 1975), *Rostrhamus sociabilis levis* (lagunas de agua dulce), *Rallus maculatus*, *Cyanolimnas cerverai*, *Torreornis inexpectata* y las especies de distribución de tipo “horst,” i.e., *Mimus gundlachi*, *Tiaris bicolor* y *Coereba flaveola*. También, *Geranoëtus melanoleucus*, *Burbinus* sp., *Ornimegalonyx oteroi*, *Pulsatrix arredondo* y *Scytalopus* sp. se encuentran extinguidas, por incapacidad de alcanzar el cuarto estrato. Esto concuerda con el planteamiento de Vuilleumier (1984) acerca de la poca eficiencia de los especialistas para mantener su viabilidad durante las sucesiones de las tasas de renovación.

Los hábitos sociales de los integrantes del grupo corogénico sudamericano evidencian su condición (predominante en la mayoría de sus especies) de especialistas. Así, dentro de los Icterinae, *Icterus dominicensis*, del grupo corogénico norteamericano, construye un nido colgante y elaborado, pero sin alcanzar el

desarrollo encontrado en *Zarhynchus* y *Gymnostinops* del grupo corogénico sudamericano en áreas continentales; es muy notable el caso del inmigrante reciente *Molothrus bonariensis* por su parasitismo ejercido sobre los nidos de otras especies. Otros dos miembros del grupo corogénico sudamericano se destacan por sus nidos formados en comunidad (colonias): *Tachornis phoenicobia* y *Crotophaga ani*; este último desarrolla una conducta social compleja, con relación a los sistemas de comunicación dentro de la bandada para la localización del alimento y las señales de alarma. Dentro del grupo corogénico norteamericano, las bandadas tienen una conducta social más simplificada en las familias Hirundinidae y Corvidae.

De lo expuesto, se colige que por el atestamiento desigual de los gremios trófico-conductuales y los grupos taxonómicos, así como por la alta tasa de extinción ocurrida previamente, la avifauna cubana actual (cuarto estrato) se destaca por la discordancia del potencial genético (expresada principalmente en las frecuencias genotípicas de las especies ancestrales) con relación a la capacidad limitativa ambiental (expresada en las fluctuaciones de esta), lo que le confiere al Archipiélago cubano, desde el punto de vista ornitogeográfico, el carácter de área mesovalente, lo que se refleja en su semiarmonía y en la demanda de nichos ecológicos amplios, con la consiguiente disminución de las adecuaciones genéticas de los constituyentes actuales.

Así, a causa de las perturbaciones ocurridas en el cuaternario, que se reflejan en el decrecimiento de las poblaciones y recursos, el índice de diversidad de especies estará aún debajo del valor del equilibrio hasta que las primaras sean restauradas por inmigración o especiación ("perturbaciones de pulso" que conducen a una diversidad subequilibrada; Diamond 1980). Sí se considera 1) el hecho de que, además de las especies migratorias norteamericanas, *Kalocbelidon cyaneoviridis* de las

Bahamas migra a la zona más oriental del Archipiélago cubano (Garrido & García 1975), 2) la ausencia de especies euricóricas en las Antillas, y 3) la reciente inmigración de *Bubulcus ibis*, *Dendrocygna bicolor* y *Molothrus bonariensis*, se puede afirmar que la capacidad limitativa ambiental del Archipiélago cubano presenta una variabilidad notable (expresada en la tendencia a la estacionalidad de los recursos), a la cual las adecuaciones genéticas de las especies orníticas deben ajustarse; esto se refleja en la separación espacial de las poblaciones y su menor dimensionalidad vertical.

La variabilidad de tamaño, así como la mayor frecuencia de especies de grandes dimensiones, tienden a ser más acusadas en las áreas de incertidumbre ambiental (Cody 1974). Por otra parte, en el Archipiélago cubano (y en el bahamense), la superficie es predominantemente peniplanada y, por tanto, las especies orníticas tienden a separarse horizontalmente (con los biótupos más distanciados y difundidos (Alternativa 1; Roth 1976). A causa de ambos factores citados, es más dado encontrar una segregación ecológica, por diferencias de tamaño entre las especies dentro de las familias. Esto es muy evidente en Accipitridae (*Buteogallus anthracinus*, *Accipiter gundlachi*, *Rostrhamus sociabilis*, *Chondrohierax uncinatus wilsoni*), Strigidae (*Asio stygius signapa*, *A. flammeus*, *Speotyto cunicularia*, *Otus lawrencii*, *Glaucidium siju*), Psittacidae (*Ara tricolor*, *Amazona leucocephala*, *Aratinga euops*) y Picidae (*Campephilus principalis*, *Colaptes fernandinae*, *C. auratus chrysocaulosus*, *Melanerpes superciliaris*, *Xiphidiopicus percussus*). Todas las especies citadas son alopátricas y alotópicas entre sí dentro de sus respectivas familias.

Las grandes dimensiones favorecen la viabilidad de las especies que las presentan, sobre todo en las condiciones ambientales y en la latitud del Archipiélago cubano. Esto se debe 1) al consumo de menor cantidad de recursos alimentarios en proporción con el peso (las

tasas metabólicas son menores, en parte a causa de la menor pérdida de calor corporal; Rensch 1959), lo que permite soportar los períodos de sequía y/o de escasez de alimento (Lack 1954, Southwood *et al.* 1974), alcanzar una mayor longevidad, con menor tasa de reproducción (Lack 1954, Southwood *et al.* 1954) y disponer de mas tiempo para encuentro de biótopos (Rensch 1959), 2) a la menor susceptibilidad a los cambios climáticos poco intensos (Southwood *et al.* 1974), 3) al almacenamiento mayor de energía (Grant 1972), 4) al consumo de mayor diversidad de recursos alimentarios que las aves pequeñas (Schoener 1974), y 5) a la mayor capacidad de desplazarse sobre áreas extensas y, por tanto, estar menos expuestas a las fluctuaciones menores de sus recursos (Southwood *et al.* 1974).

Por otra parte, en las áreas donde existe, comparativamente, un menor grado de humedad (como en el Archipiélago cubano con relación a Jamaica y las Antillas Menores meridionales), se favorece el desarrollo de insectos grandes, lo que a su vez induce la formación de insectívoros de gran tamaño (Schoener 1969). Este es el caso de *Caprimulgus c. cubanensis*, *Saurothera m. merlini*, *Campephilus principalis* y *Tyrannus cubensis*, especies cubanas dentro de sus respectivas familias. A estas se añaden, además de las rapaces extinguidas, otras especies de dimensiones mayores: *Ciconia maltha* (†), *Xenicibis* sp. (†), *Ardea cinerea* var. "occidentalis", *Grus cubensis* (†), *G. canadensis nesiotis*, entre otros. Esta alta representatividad de especies de gran tamaño (fenómeno no frecuente en condiciones insulares, a causa de las menores densidades de población que las caracterizan y la poca eficiencia de las mismas en incrementarlas en condiciones competitivas; Cody 1974) resulta en una compensación numérica en un área de bajo índice de diversidad de especies (*sensu* Faaborg 1985) y es evidencia de que el territorio cubano tuvo mayor extensión antes del cuarto estrato avifaunístico y de que al mismo

se encontró próximo a las áreas menos cálidas (donde son más frecuentes las especies de esta condición; Rensch 1959).

Inversamente, en las áreas montañosas, las especies tienen los nichos ecológicos más restringidos y entrelazados (Cody 1974). Aquellas entidades antillanas de la división caribeña, de mayor altura media s.n.m. y donde existen mayores extensiones de pluvisilva tropical, presentan una separación de las especies filogenéticamente relacionadas en sentido vertical (Alternativa 2; Roth 1976), y las mismas se manifiestan con mayor diversidad dentro de los biótopos (*sensu* MacArthur 1965). Así, en las áreas polivalentes citadas, es dado encontrar especies congénéricas simpátricas en pluvisilva de llanura y montaña: Jamaica [*Amazona agilis* y *A. collaria*, *Columba leucocephala* y *C. caribaea*, *Geotrygon montana* y *G. versicolor*, *Coccyzus minor* y *C. americanus*, *Myiarchus barbirostris*, *Turdus jamaicensis* y *T. aurantius* ambos en alturas medias, pero el último también en las altas (Lack 1976)]; La Española [*Todus subulatus* entre 0–1700 m, y *T. angustirostris* sobre 1700 m, pero con extenso solapamiento en el sudoeste de la República Dominicana (Kepler 1977), *Microligea palustris* y *M. montana*, este última prefiere las mayores alturas (Bond 1936)]. Estas situaciones, aunque no solamente tienen lugar en especies congénéricas, son más acusadas en las Antillas Menores meridionales, especialmente en Granada (trazo sudamericano; con cuatro Trochilidae y dos *Elaenia*) y en Dominica [*Amazona arausiaca* en elevaciones bajas y *A. imperialis* en elevaciones altas (Bond 1985); *Geotrygon mystacea* en el bosque xerofítico costero y *G. montana* en pluvisilva montana; y cuatro Trochilidae: *Sericotes holosericeus* y *Orthorhynchus cristatus* en el matorral costero y *Eulampis jugularis* y *Cyanophaea bicolor* en la pluvisilva montana (Bond 1948, 1966, 1978, 1979; Terborgh *et al.* 1978, Pregill *et al.* 1994)].

Estas últimas especies, de tamaño pequeño, evidencian la correlación que existe

entre este último y el grado de especialización, lo que permite la coexistencia dentro de un mismo biótomo. Este fenómeno tiene lugar especialmente en las áreas de alta productividad y poca variación de temperatura (MacArthur *et al.* 1966) como las de la división caribeña, que son polivalentes. En las mismas, cubiertas por pluvisilva en gran parte, las aves pueden resistir la hipertermia a causa de la abundancia de sitios de sombra y de descanso. Además de los ejemplos citados anteriormente de Granada y Dominica, se añade que en Jamaica coexisten cinco frugívoros (tres Tyrannidae y dos Thraupinae) y cinco nectarívoros (tres Trochilidae y dos Thraupinae).

En atención a que las especies pequeñas son más dependientes de las condiciones ambientales y a la menor longevidad de las mismas, se puede afirmar que sus tasas de extinción, a causa de los cambios climáticos y alteraciones (incluso supresiones) de los biótopos del tercer estrato avifaunístico en el territorio cubano, fueron probablemente muy altas, de acuerdo con las concepciones teóricas (Levins 1963, para los ambientes heterogéneos), aunque el registro fósil es escaso (*Nesotrochis picapicensis*, *Siphonorhis daiquiri*, *Gymnoglaux* sp., *Scytalopus* sp., *Dolichonyx kruegeri*). Con consideración a que 1) bajo las condiciones naturales, las comunidades desarrollan sus propios controles y 2) cuando se alcanza la estabilidad relativa, el número de individuos desciende (Pimentel 1968), en consonancia con la capacidad limitativa ambiental del cuarto estrato (alterada por la acción antrópica en el siglo XIX) y las dimensiones de sus áreas de distribución, las aves pequeñas en el Archipiélago cubano se presentan según cuatro divisiones:

*Estenocóricas relictas.* Las aves pequeñas que consumen un alimento abundante, en condiciones de insularidad, pueden mantener poblaciones más estables en áreas restringidas que las de mayor tamaño o las que consumen

recursos menos densos (Schoener 1965). Esto probablemente ocurre con los relictos del territorio de Santo Tomás (*Cyanolimnas cerverai* y *Ferminia cerverai*), área de presunta alta valencia evolutiva.

*Estenocóricas de distribución de tipo horst.* Corresponden a las poblaciones cubanas (semiendémicas con relación a los bahamenses): *Mimus gundlachi*, *Coereba flaveola bahamensis* y *Tiaris b. bicolor*. Como en el caso anterior, es necesario notar que la abundancia de una especie debe considerarse con relación a la de otra, al área que ocupa y a los recursos alimentarios de que dispone (Pimentel 1968).

*Estenocóricas de distribución discontinua.* A causa de que el tamaño pequeño está correlacionado con generaciones de poca duración y, por tanto, con altas densidades de población en condiciones localmente favorables, por ser las mismas estables (Faaborg 1977). Los nectarívoros *Mellisuga helenae* en las penínsulas de Guahanacabibes y Zapata (Bond 1985, Garrido & Kirkconnell 2000) y *Cyanerpes cyaneus* en las áreas montañosas de las provincias de Pinar del Río, Sancti Spiritus y Guantánamo, son probables indicadores de áreas de alta valencia evolutiva, dada la localización y distribución irregular de las plantas nectaríferas en el Archipiélago cubano. Se debe considerar, sin embargo, que en los estadios tempranos de las interacciones planta-animal la heterogeneidad ambiental limita el número de animales (Pimentel 1968), y que el cuarto estrato avifaunístico todavía no ha completado sus tasas de renovación. *Poliophtila lembeyi*, en zona xerofítica de Baitiquirí, NE de Camagüey y Cayo Coco (Garrido & García 1975), *Dendroica pithyophila* en áreas cubiertas por pinares de las provincias de Pinar del Río y Holguín, *Myiadestes elisabeth* e *Hirundo fulva* en áreas montañosas de Guantánamo y Cordillera de los Órganos, son casos evidentes de localización de potencial genético. *Torreornis*

*inexpectata*, con tres subespecies localizadas en áreas de naturaleza diferente (cenagosa en Santo Tomás, xerofítica en Baitiquirí y bosque tropical semideciduo en Cayo Coco), es de un notable potencial estasisgenético, por su gran adaptabilidad y, presuntamente, por haber atravesado las tasas de renovación del tercer estrato avifaunístico.

*Euricóricas*. Sí se considera que los recursos alimentarios de menores dimensiones son los más abundantes, las especies de pequeño tamaño tienen menos probabilidades de estar limitadas en su distribución (Schoener 1969). Se consideran como euricóricas las granívoras (y en correlación con lo extendido de la microcarpia en el Archipiélago cubano) *Tiaris canora*, *T. olivacea*, *Melopyrrha nigra*, *Aratinga euops* (muy extendida en el siglo XIX), *Columbina passerina*, y *Colinus virginianus*, el nectarívoros *Chlorostilbon ricordi*, los carnívoros-insectívoros *Glaucidium situ*, *Otus lawrencii* y *Falco sparverius*, los insectívoros *Todus multicolor*, *Xiphidiopicus percussus*, *Tyrannus caudifasciatus*, *Contopus caribea*, *Myiarchus sagrae*, *Vireo gundlachi*, *Dendroica petechia*, *Teretistris fernandinae* (Occidente) y *T. forensi* (Oriente). La abundancia de insectos pequeños es adecuada para sustentar un número considerable de especies migratorias. Además de los Parulinae, son comunes *Sphyrapicus varius*, *Tachycineta bicolor*, *Poliophtila caerulea* y *Dumetella carolinensis*, de acuerdo con Garrido & García (1975). Entre los insectívoros-omnívoros, los más extendidos son *Mimus polyglottos* y los Icterinae *Quiscalus niger*, *Icterus dominicensis*, *Agelaius humeralis*, *Sturnella magna* y, sobre todo, *Dives atrovioleceus*. El caso de mayor estabilidad de las poblaciones dentro de las condiciones cubanas y que redundan en su éxito evolutivo en el Archipiélago cubano se encuentra en la coexistencia de los Icterinae, con inclusión de *Molothrus bonariensis*; esto las capacita para utilizar los mismos recursos alimentarios y de espacio, por superposición de sus nichos ecológicos

en un área insular que se distingue por la separación horizontal de las especies orníticas.

La importancia, desde el punto de vista biogeográfico, de las especies de pequeño tamaño con relación a las grandes estriba en 1) ser más susceptibles a las inducciones ambientales, lo que se traduce en su tendencia a ocupar áreas de mayor heterogeneidad (con aumento consiguiente de la especiación, la especialización ecológica, el endemismo, etc.), y 2) que en su distribución ejerce menor incidencia la acción antrópica. Así, especies grandes propias de áreas boscosas como *Chondrohierax uncinatus wilsoni* y *Campephilus principalis*, que en el siglo XIX estuvieron más extendidas, en la actualidad están reducidas a la condición de relictos en peligro de extinción o totalmente extinguidas, e.g., *Ara tricolor*. En áreas estructuralmente menos complejas, como las sabanas, especies como *Colinus virginianus cubanensis* (hibridada con la introducción *C. v. virginianus* del Sudeste de Estados Unidos), *Charadrius vociferus*, *Crotophaga ani*, *Quiscalus niger*, *Dives atrovioleceus*, *Sturnella magna hippocrepis*, *Chordeiles gundlachi* y las inmigrantes recientes *Bubulcus ibis*, *Dendrocygna bicolor* y *Molothrus bonariensis*, han ampliado considerablemente su distribución, con inclusión de las áreas agrícolas y hasta, en ocasiones, las ciudades. No ocurre lo mismo con las especies mayores tales como *Caracara plancus* y, sobre todo, *Asio flammeus*. *Myadestes elisabeth retrusus* de Isla de la Juventud es el único ejemplo de ave pequeña extinguido en tiempos históricos recientes.

El atestamiento de las especies dentro de un gremio trófico conductual refleja la estructura, productividad y estacionalidad de los recursos del área donde se encuentran aquellas (Terborgh 1978). Esto es menos evidente en el Archipiélago cubano, puesto que el número de insectívoros-omnívoros lo distinguen de las áreas antillanas más productivas, en las que es más frecuente la coexistencia de

especies filogenéticamente relacionadas (incluso congénicas) y la separación vertical de las que son ecológicamente equivalentes. El término medio entre las áreas cálido-templadas y las tropicales está dado en el Archipiélago cubano por la relativamente alta representatividad del gremio citado, exponente de las condiciones climáticamente intermedias. Se puede afirmar que la avifauna cubana del cuarto estrato se encuentra en un equilibrio entre dos tendencias opuestas: 1) como resultante de la latitud, con índice de diversidad de especies relativamente bajo cuyos constituyentes son de nichos ecológicos amplios, en una capacidad limitativa ambiental comparativamente menor que en las áreas antillanas más tropicales, y 2) por encontrarse en un espacio extenso, en el que existe una mayor probabilidad de encuentro de biótotos adecuados para la viabilidad de las especies y conservación de los presentes en el tercer estrato. Mayormente, los procesos cladogénicos se manifiestan en la formación de subespecies alotópicas y alopátricas, en biótotos distantes por localización discontinua del potencial genético, lo que indica que en la actualidad la avifauna cubana se encuentra en plena tasa de renovación.

## CONCLUSIONES

El Archipiélago cubano es de un área de concentración de potencial genético relativamente bajo para la avifauna actual (cuarto estrato avifaunístico), pese a la cercanía de áreas polivalentes de Centroamérica y las Antillas.

La concordancia anterior es representativa de una avifauna mesovalente, viviente en ambiente no predecible, donde predominan los factores estocásticos sobre los determinativos. En consecuencia, la mayor parte de las especies orníticas cubanas son generalistas en alto grado (de nicho ecológico amplio).

La distribución espacial de las especies

orníticas cubanas no está en proporción directa con el índice de diversidad de especies y los biótotos ocupados por aquellas se sitúan horizontalmente a causa de encontrarse en un área predominantemente peniplanada. En consecuencia, las diferencias de índice de diversidad de especies son más acusadas entre los biótotos y no dentro de los mismos.

El Archipiélago cubano forma el núcleo de una unidad ornitogeográfica de las Antillas: la norteamericana (incluida dentro la placa del mismo nombre) integrada, además, por las islas Bahamas y Caimán (que tienen semiendémicos satélites de la avifauna cubana), situada latitudinalmente entre las áreas cálido-templadas, de clima inestable y productividad relativamente baja, y las tropicales, con las propiedades contrarias.

Las especies orníticas cubanas derivan predominantemente de formas ancestrales presentes en el área primordial centroamericana (grupo corogénico norteamericano), con relaciones más estrechas con el sudeste de Estados Unidos y con el norte de Centroamérica nuclear.

Las especies derivadas del grupo corogénico sudamericano son de gran importancia biogeográfica por 1) su alejamiento de las áreas donde el potencial genético de sus respectivos grupos está más difundido, 2) presentar propiedades adecuadas para la progresión corológica ordenada en aquellos más exitosos, y 3) la frecuencia de relictos entre las menos exitosas.

En consonancia con la capacidad limitativa ambiental y posición latitudinal del Archipiélago cubano, se destaca una proporción notable de especies depredadoras y de gran tamaño (propiedades no frecuentes en condiciones insulares), de alta nidada, polimórficas y de insectívoros-omnivoros.

El menor carácter tropical de la avifauna cubana se evidencia en la escasez de frugívoros (especializados en frutos pulposos) y nectarívoros, aunque si se aproxima a las

condiciones propias de ecosistemas integrados por la presencia de depredadores especialistas.

A causa de la relativa mayor estabilidad durante la estación lluviosa y de la posición latitudinal del Archipiélago cubano, existe una situación de equilibrio entre la mayor parte de los fenotipos óptimos (generalistas morfológicos) con tendencia al polimorfismo, y los morfotipos especializados discretos en áreas más estabilizadas.

Pese al relativo empobrecimiento del índice de diversidad de especies, notable dentro de una latitud subtropical, existe en la avifauna cubana una tendencia a la armonía, comparable a las áreas templadas, de Norteamérica no lograda plenamente (avifauna semiarmónica), expresada en la representatividad desigual de los gremios trófico-conductuales y en los eventos cladogenéticos en el nivel subespecífico y en la inmigración reciente de algunas especies, por lo que es probable que la misma se encuentra actualmente sufriendo una nueva tasa de renovación.

## AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Dr. James Wiley por los comentarios efectuados sobre el manuscrito y, por el suministro de información útil recibida del finado Dr. Abelardo Moreno Bonilla y de los señores Oscar Arredondo y Orlando Garrido. La Lic. Lydia Lera desarrolló el programa que sirve de fundamento al dendrograma de la Figura. 1.

## REFERENCIAS

- Arredondo Antúnez, C. 1997. Las rapaces extintas de Cuba y su importancia ecológica durante el Cuaternario. *Pitirre* 10: 116.
- Arredondo, O. 1972. Nueva especie de ave fósil (Strigiformes: Tytonidae) del Pleistoceno cubano. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 29: 415–431.
- Arredondo, O. 1976. The great predatory birds of the Pleistocene of Cuba. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 27: 169–188.
- Arredondo, O. 1982. Los Strigiformes fósiles del Pleistoceno cubano. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 37: 33–55.
- Arredondo, O. 1984. Sinopsis de las aves halladas en depósitos fosilíferos pleisto-holocénicos de Cuba. Volumen 17. Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, Cuba.
- Barbour, T. 1923. The birds of Cuba. *Memoirs of the Nuttall Ornithological Club*, Cambridge, Massachusetts.
- Blake, E. R. 1953. *Birds of Mexico*. Univ. Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Bond, J. 1936. *Birds of the West Indies*. 1<sup>st</sup> ed. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania.
- Bond, J. 1948. Origin of the bird fauna of the West Indies. *Wilson Bull.* 60: 207–229.
- Bond, J. 1950. Results of the Catherwood-Chaplin West Indies Expedition, 1944. Part II. Birds of Cayo Largo (Cuba), San Andrés and Providencia. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 102: 43–68.
- Bond, J. 1966. Affinities of the Antillean avifauna. *Carib. J. Sci.* 6: 173–176.
- Bond, J. 1978. Derivations and continental affinities of Antillean birds. Pp. 119–128 *in* Gill, F. B. (ed.). *Zoogeography in the Caribbean*. Spec. Publ. 13, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania.
- Bond, J. 1979. Derivations and continental affinities of Antillean birds. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 131: 89–103.
- Bond, J. 1985. *Birds of the West Indies*. 5<sup>th</sup> American ed. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts.
- Borhidi, A. 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. 2<sup>nd</sup> ed. Akademiai Kiado, Budapest, Hungary.
- Borhidi, A., & O. Muñiz. 1980. Die vegetationskarte von Kuba. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26: 25–53.
- Brundin, L. 1975. Phylogenetische Biogeographie als Glied der Evolutionsbiologie. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 372–380.
- Buden, D. W., & S. L. Olson. 1989. The avifauna of the cayerias of southern Cuba, with the ornithology of the Pleistocene of Cuba. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 53: 1–116.

- thological results of the Paul Bartsch Expedition of 1930. *Smithson. Contrib. Zool.* 472: 1–31.
- Cody, M. L. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Croizat-Chaley, L. 1975. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía) de las Américas. *Bol. Acad. Cienc. Fís. Mat. Nat. T. (Caracas)* 35(103–106): 1–890.
- Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 69: 3199–3203.
- Diamond, J. M. 1980. Species turnover in island bird communities. *Acta Congr. Intern. Ornithol.* 17: 777–783.
- Díaz Cisneros, L. R. 1989. Clima. Pp. VI.1.1–VI.1.4.4 in *Nueva atlas nacional de Cuba*. Instituto Cubano de Geodesia y Catografía, La Habana, Cuba.
- Faaborg, J. 1985. Ecological constraints on West Indian bird distribution. *Ornithol. Monogr.* 36: 621–653.
- Faaborg, J. 1977. Metabolic rates, resources, and the occurrence of nonpasserines in terrestrial avian communities. *Am. Nat.* 111: 903–916.
- Fleming, T. H. 1982. Parallel trends in the species diversity of West Indian birds and bats. *Oecologia (Berlin)* 53: 56–60.
- Garrido, O. 1973a. Anfibios, reptiles y aves del Archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba. *Torreña Nueva Ser.* 27: 1–72.
- Garrido, O. 1973b. Anfibios, reptiles y aves de Cayo Real (Cayos de San Felipe), Cuba. *Poeyana* 119: 1–50.
- Garrido, O. H., A. R. Estrada, & A. Llanes Sosa. 1986. Anfibios, reptiles y aves de Cayo Guajaba, Archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba. *Poeyana* 328: 1–34.
- Garrido, O., & F. García. 1975. *Catálogo de las aves de Cuba*. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana, Cuba.
- Garrido, O., & A. Kirkconnell. 2000. *A field guide to the birds of Cuba*. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- Grant, P. R. 1972. Centripetal selection and the House Sparrow. *Syst. Zool.* 2: 22–30.
- Headstrom, R. 1951. *Birds' nests of the west. A field guide*. Ives Washburn, New York, New York.
- Hedges, S. B. 1982. Caribbean biogeography: implications of recent plate tectonic studies. *Syst. Zool.* 31: 518–522.
- Johnston, D. W. 1975. Ecological analysis of the Cayman Islands avifauna. *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* 19: 235–308.
- Karr, J. R. 1989. Birds. Pp. 410–416 in Lieth, H., & M. J. A. Werger (eds.). *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Kirkconnell, A., & O. H. Garrido (1996). La Candelita *Setophaga ruticilla* (Aves: Parulidae) nidificando en Cuba. *Pitirre* 9(3): 5.
- Kepler, A. K. 1977. Comparative study of todies (Todidae): with emphasis on the Puerto Rican Tody, *Todus mexicanus*. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 16: 1–190.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Lack, D. 1976. *Island biology. Illustrated by the land birds of Jamaica*. Univ. California Press, Berkeley, California.
- Levins, R. 1963. Theory of fitness in a heterogeneous environment. II. Developmental flexibility and niche selection. *Am. Nat.* 97: 75–90.
- Lewontin, R. C. 1957. The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 395–408.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599–619.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510–533.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species*. Harper & Row Publ., New York, New York.
- MacArthur, R. H., & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101: 377–385.
- MacArthur, R. H., & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MacArthur, R. H., H. Recher, & M. L. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.* 100: 319–332.
- Massip, S., & S. Islagué de Massip. 1939. *Las Antillas: estructura relieve*. Molina, La Habana,

- Cuba.
- May, R. M., & R. H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69: 1109–1113.
- Mayr, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3–41.
- Mayr, E., & L. L. Short. 1970. Species taxa of North American birds; a contribution to comparative systematics. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* 9: 1–127.
- Meyer de Schauensee, R., & W. H. Phelps, Jr. 1978. A field guide to birds of Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Meyerhoff, A., & C. Hatten. 1974. Bahamas salient of North America: tectonic framework, stratigraphy and petroleum potential. *Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.* 58: 1201–1236.
- Müller, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape. *Dr. W. Junk B: V. Publs., The Hague, The Netherlands.*
- Muñiz, O. 1989. Flora y vegetación. Pp. X.1.1–X.1.2 in *Nuevo atlas nacional de Cuba*. Instituto Cubano de Geodesia y Catografía, La Habana, Cuba.
- Muñiz, O. 1990. Génesis de las características de la flora de Cuba. Pp. 65–92 in *Paretas Fernández, J. J. (ed.). Ecosistemas y regionalización de pastos en Cuba*. Ministerio de la Agricultura, La Habana, Cuba.
- Olson, S. L. 1978. A paleontological perspective of West Indian birds and mammals. Pp. 99–117 in *Gill, F. B. (ed.). Zoogeography in the Caribbean*. *Spec. Publ. 13, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania.*
- Olson, S. L., & W. B. Hilgerner. 1982. Fossil and subfossil birds in the Bahamas. Pp. 22–60 in *Olson, S. L. (ed.). Fossil vertebrates from the Bahamas*. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* no. 48, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Ortega Restriques, F. 1983. Una hipótesis sobre el clima de Cuba durante la glaciación de Wisconsin. *Rev. Tierra Espacio* 7: 57–68.
- Pearson, D. L. 1980. Patterns of foraging ecology for common and rarer species in tropical lowland forest community. *Acta Congr. Intern. Ornithol.* 17: 974–978.
- Peterson, R. T. 1947. A field guide to the birds. Giving field marks of all species found east of the Rockies. 2<sup>da</sup> ed. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts.
- Pimentel, D. 1968. Population regulation and genetic feedback. *Science* 159: 1432–1437.
- Pregill, G. K. 1981. Late Pleistocene herpetofaunas from Puerto Rico. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 71: 1–72.
- Pregill, G. K., & S. L. Olson. 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. *Rev. Ecol. Sist.* 12: 75–91.
- Pregill, G. K., D. W. Steadman, & D. R. Watters. 1994. Late Quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 30: 1–51.
- Raffaele, H., J. Wiley, O. Garrido, A. Keith, & J. Raffaele. 1998. A guide to the birds of the West Indies. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Rensch, B. 1959. Evolution above the species level. Columbia Univ. Press, New York, New York.
- Ridgeley, R. D. 1976. A guide to the birds of Panama. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Rosen, D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72: 636–689.
- Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773–782.
- Schoener, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19: 189–213.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partition in a complex fauna. *Ecology* 49: 704–726.
- Schoener, T. W. 1969. Size patterns in West Indian *Anolis* lizards. I. Size and species diversity. *Syst. Zool.* 18: 385–401.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–39.
- Schoener, T. W., & A. Schoener. 1983. Distribution of vertebrates on some very small islands. I. Occurring sequences of individual species. *J. Anim. Ecol.* 46: 209–235.
- Schuchert, C. 1935. Historical geology of the Car-

- ibbean region or the lands bordering the Gulf of México and the Caribbean Sea. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Sneath, P.H.A., & R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco, California.
- Southwood, T. R. E., A. M. May, M. P. Hassell, & G. M. Conway. 1974. Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.* 108: 791–804.
- Terborgh, J. W. 1978. Causes of tropical species diversity. *Acta Congr. Intern. Ornithol.* 17: 955–961.
- Terborgh, J. W. 1980. Vertical stratification of a Neotropical forest community. *Acta Congr. Intern. Ornithol.* 17: 1005–1012.
- Terborgh, J. W., & J. R. Faaborg. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *Am. Nat.* 116: 178–195.
- Terborgh, J. W., & J. R. Faaborg. 1982. Factors affecting the distribution and abundance of North American migrants in the eastern Caribbean region. Pp. 145–155 *in* Keast, E. A., & E. S. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Terborgh, J. W., & B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119–133 *in* Soulé, M. E., & B. A. Wilcox. *Conservation ecology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Terborgh, J. W., J. R. Faaborg, & H. J. Brockmann. 1978. Island colonization by Lesser Antillean birds. *Auk* 95: 59–72.
- Udvardy, M. D. F. 1976. Contributions to the avifauna of the Bay Islands of Honduras, Central America. *Ceiba* 20: 80–85.
- Vergara R., R. 1988a. Relaciones biogeográficas de la avifauna cubana. I. Biogeografía histórica. *Rev. Cienc. Biol.* 19–20: 51–71.
- Vergara R., R. 1988b. Proposición de algunos conceptos de biogeografía histórica. *Rev. Cienc. Biol.* 19–20: 111–113.
- Vergara R., R. 1992. Principales características de la ictiofauna dulceacuícola cubana. Información adicional I. Factores causales de su composición y diferenciación. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 57: 57–80.
- Voous, K. H. 1955. Origin of the avifauna of Aruba, Curaçao, and Bonaire. *Acta. Congr. Intern. Ornithol.* 11: 410–414.
- Voous, K. H. 1965. Check-list of the birds of Aruba, Curaçao, and Bonaire. *Ardea* 53: 205–234.
- Voous, K. H. 1983. *Birds of the Netherlands Antilles*. 2<sup>da</sup> ed. Foundation for Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles, Utrecht, The Netherlands.
- Vuilleumier, F. 1984. Faunal turnover and development of fossil avifaunas in South America. *Evolution* 38: 1384–1396.
- Wiley, J. W., & J. M. Wunderle, Jr. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Conserv. Int.* 3: 319–349.
- Yépez Tamayo, G. 1963. Ornitología de las islas Margarita Coche y Cubagua (Venezuela). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 23: 75–112.

