



42



IER

Instituto
de Estudios
Riojanos

ZUBÍA

REVISTA DE CIENCIAS.

Nº 42 (2024). Logroño (España).

P. 1-429, ISSN: 0213-4306

ESPECIALIZACIÓN DE BIOMA EN PASSERIFORMES DE LA ZONA DE TRANSICIÓN ENTRE INDOMALASIA Y AUSTRALASIA: IMPLICACIONES EVOLUTIVAS Y BIOGEOGRÁFICAS

RUBÉN JUIDÍAZ^{1*},
IRIS MENÉNDEZ²,
MANUEL HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ¹

RESUMEN

La hipótesis del uso de los recursos de Elisabeth S. Vrba postula que las especies responden de manera diferente a los cambios ambientales según su grado de especialización; las especies especialistas tienen mayores tasas de vicarianza, especiación y extinción que los generalistas, dado que sus recursos han tendido a desaparecer a lo largo de su historia evolutiva. En este trabajo, registramos la ocupación de biomas de 822 especies de passeriformes de Borneo, Sulawesi, Nueva Guinea y Australia, y analizamos la distribución de especialistas y generalistas de bioma mediante análisis de Monte Carlo. Nuestros resultados apoyan la hipótesis del uso de recursos, con ciertas variaciones en el patrón general debido a la influencia de la insularidad. Los distintos linajes analizados presentan características que relacionan su historia evolutiva con el contexto paleoclimático y biogeográfico de la región durante el Cenozoico.

Palabras clave: Aves, Biogeografía de islas, Macroevolución, Teoría del Hábitat.

1. INTRODUCCIÓN

La Teoría del Hábitat de Elisabeth S. Vrba (1992), apunta a los cambios en las condiciones del medio a gran escala como principal factor en la especiación y extinción de las especies. La hipótesis del uso de los recursos, englobada dentro de la Teoría del Hábitat, propone que el grado de especialización de las especies desempeña un papel importante en las diferencias en las tasas de especiación de los linajes en relación con los cambios climáticos

1. Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. *rjuidiaz@ucm.es

2. Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung, Berlín, Alemania.

(Vrba, 1987). Según esta hipótesis, los linajes más dependientes de recursos que han tendido a desaparecer a lo largo de su historia evolutiva (especialistas), han sufrido una mayor presión selectiva, lo que ha derivado en mayores tasas de vicarianza, especiación y extinción (Vrba, 1987; Hernández Fernández & Vrba, 2005; Cantalapiedra *et al.*, 2011; Menéndez *et al.*, 2021).

La heterogeneidad geográfica del archipiélago indonesio, así como la gran diferencia entre la fauna y flora entre Asia y Australia (Moyle *et al.*, 2016), lo convierten en una de las áreas del globo con mayor interés para este tipo de estudios evolutivos relacionados con procesos de vicarianza. Además, el estudio de estas especies tiene gran relevancia debido a que esta región constituye el centro de origen de los clados más importantes del orden Passeriformes (Jönsson *et al.*, 2011). Debido a que los cuatro principales grupos presentes en la zona (Suboscines, Oscines basales, Corvides y Passerides) han manifestado tendencias evolutivas diferentes a lo largo del Cenozoico, el presente estudio pretende comprobar si todos ellos cumplen la hipótesis de los recursos y si existen diferencias en sus patrones de distribución y en la ocupación de biomas actuales.

2. OBJETIVOS

El objetivo principal fue probar la hipótesis del uso de los recursos. Particularmente, nuestros objetivos se centraron en comprobar sus principales axiomas en relación al grado de especialización de bioma:

- Las especies especialistas de bioma, cuya distribución se restringe a un bioma terrestre, deberían estar sobrerrepresentadas en comparación a las generalistas, ya que la desaparición de sus recursos (Hernández Fernández & Vrba, 2005) ha generado mayores tasas de vicarianza, especiación y extinción (Vrba, 1992).

- Los biomas que han sufrido mayor expansión y fragmentación durante los cambios climáticos deberían tener mayor proporción de especialistas de bioma. En los trópicos estos biomas son la pluvisilva y el desierto subtropical, así como los asociados a las zonas de montaña, especialmente la laurisilva (Hernández Fernández & Vrba, 2005).

- Las diferentes características ecológicas e historia evolutiva de distintos grupos generan diferencias en su distribución de especialistas y generalistas.

3. METODOLOGÍA

Se seleccionaron tres grandes islas de la zona de transición entre los reinos biogeográficos indomalayo y australasiático con características biogeográficas muy distintas entre sí. Borneo estuvo conectada al continente asiático durante las fases glaciales del Cuaternario, por lo que su fauna es similar a la de dicho continente (Moss & Wilson, 1998). Sulawesi (Célebes) nunca estuvo conectada a ningún continente, lo que explica sus elevados

niveles de endemividad (Moss & Wilson, 1998). Nueva Guinea se sitúa sobre la plataforma continental de Sahul, de tal forma que mamíferos y aves tienen mayor relación con especies australianas (Heads, 2001). Por contra, el continente australiano, presenta mayor heterogeneidad ambiental, con seis biomas diferentes distribuidos en las tierras bajas de su territorio, de tal forma que constituye una asociación continental de referencia.

Se elaboró una base de datos con todas las especies de Passeriformes presentes en cada una de las cuatro regiones analizadas (Borneo, Sulawesi, Nueva Guinea y Australia), alcanzando un total de 822 especies registradas. Para cada una de ellas, se calculó el índice de especialización biómica (BSI; Hernández Fernández & Vrba, 2005), que indica el número de biomas habitados por la especie a escala global, siguiendo la clasificación de biomas de Walter (1970). La distribución de las especies fue extraída de Del Hoyo *et al.* (2004–2011) e IUCN (2022), separándolas en los cuatro grupos principales definidos por las filogenias recientemente publicadas por Oliveros *et al.* (2019) y Kuhl *et al.* (2021) y teniendo en cuenta únicamente las especies reproductoras en cada isla. Finalmente, para comprobar si la proporción de especies especialistas (BSI = 1) observada en cada bioma se ajustaba a lo esperado, desarrollamos un modelo comparativo con 10.000 simulaciones aleatorias de Monte Carlo a partir de los datos de ocupación de los biomas de las especies. Los análisis se realizaron por separado para cada región y para los cuatro grupos taxonómicos estudiados en cada una de ellas.

4. RESULTADOS Y CONCLUSIONES

4.1. Patrones de especialización biómica

Las cuatro regiones mostraron diferencias estadísticas respecto a los porcentajes de BSI esperados, mostrando dos patrones principales (Fig. 1): Borneo y Sulawesi presentaron una proporción de especies con BSI = 2 mucho más alta de lo esperado por azar, lo cual no es habitual en los estudios realizados hasta ahora sobre otros grupos y otras áreas (Cantalapiedra *et al.*, 2011; Menéndez *et al.*, 2021; Gamboa *et al.*, 2022). En contraposición, Nueva Guinea y Australia mostraron porcentajes de especies especialistas de bioma (BSI = 1) mucho mayores y una distribución de BSI más parecida a la encontrada en otros grupos. Las diferencias entre ambos conjuntos podrían deberse a unas mayores condiciones de insularidad en Borneo y Sulawesi, que habrían favorecido la persistencia de especies ligeramente más generalistas, capaces de tolerar mejor los cambios climáticos en el Cenozoico que reconfiguraron la vegetación de la región.

También se observaron notables diferencias entre los distintos grupos, con Suboscines y Oscines basales restringidos a ambientes de pluvisilva, mientras que Corvides y Passerides son más generalistas en las áreas estudiadas, aunque ambos grupos presentan un gradiente longitudinal de distribución de especialistas opuesto, asociado a sus diferentes centros de origen durante el Oligoceno y el Mioceno (Jønsson *et al.*, 2011)

4.2. Distribución de la especialización entre distintos biomas

La pluvisilva y el desierto presente en Australia mostraron porcentajes de especialistas significativamente mayores a los generados por los modelos salvo en Sulawesi, lo que podría relacionarse con el menor tamaño de la isla que exacerbaría el efecto de la fragmentación poblacional y facilitaría los procesos de extinción de especialistas debido al aislamiento de las poblaciones tras los eventos de cambio climático (Si *et al.*, 2016). Adicionalmente, los biomas geográficamente periféricos de Australia, el bosque tropical seco, el bosque esclerófilo y la laurisilva, también presentaron mayor cantidad de especialistas de lo esperable pese a no ser biomas situados en los extremos climáticos. En su lugar, la sobrerrepresentación de especialistas en este caso estaría marcada por el aumento de la fragmentación poblacional asociada a cambios climáticos en un ámbito de dispersión latitudinal restringida (p.ej. Weston & Jordan, 2017). Por último, las formaciones de laurisilva asociadas a los pisos altitudinales de Borneo y Sulawesi también mostraron una sobrerrepresentación de especialistas, pero no así en Nueva Guinea, lo que podría estar relacionado con una gran altitud y una mayor conectividad de los picos de esta isla.

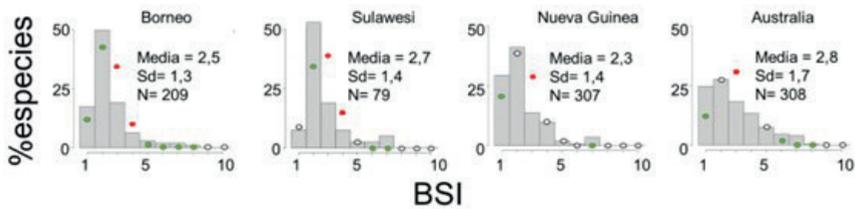


Figura 1. Distribución de frecuencias del índice de especialización biómica (BSI) en los pa-seriformes de Borneo, Sulawesi, Nueva Guinea y Australia. Las barras muestran los valores observados, mientras que los puntos representan los valores generados por los modelos. Los colores indican si los valores observados son significativamente ($p < 0,05$) más altos (verde) o más bajos (rojo) de lo esperado al azar. La ausencia de diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ambos valores se indica mediante un punto blanco.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Cantalapiedra, J. L., Hernández Fernández, M., & Morales, J. (2011). "Biomic specialization and speciation rates in ruminants (Cetartiodactyla, Mammalia): a test of the resource-use hypothesis at the global scale". *PLoSOne* 6, e28749.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., & Christie, D. (2004-2011). "Handbook of the Birds of the World". Vols. 9-16. Lynx Edicions, Barcelona.
- Gamboa, S., Condamine, F. L., Cantalapiedra, J. L., Varela, S., Pelegrín, J. S., Menéndez, I., Blanco, F. & Hernández Fernández, M. (2022). "A phylogenetic study to assess the link between biome specialization and diversification in swallowtail butterflies". *Global Change Biology* 28, pp. 5901-5913.

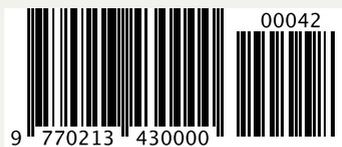
- Heads, M. (2001). "Birds of paradise, biogeography and ecology in New Guinea: a review". *Journal of Biogeography* 28, pp. 893-925.
- Hernández Fernández, M. & Vrba, E. S. (2005). "Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the resource-use hypothesis". *Evolutionary Ecology* 19, pp. 199-219.
- IUCN. (2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. [base de datos en línea]. <<<https://www.iucnredlist.org>>> [Consulta: 25-10-2022].
- Jønsson, K. A., Fabre, P. H., Ricklefs, R. E., & Fjeldså, J. (2011). "Major global radiation of corvid birds originated in the proto-Papuan archipelago". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 108, pp. 2328-2333.
- Kuhl, H., Frankl-Vilches, C., Bakker, A., Mayr, G., Nikolaus, G., Boerno, S. T., & Gahr, M. (2021). "An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life". *Molecular Biology and Evolution* 38, pp. 108-127.
- Menéndez, I., Gomez Cano, A. R., Cantalapiedra, J. L., Peláez-Campomanes, P., Álvarez-Sierra, M. Á., & Hernández Fernández, M. (2021). "A multi-layered approach to the diversification of squirrels". *Mammal Review* 51, pp. 66-81.
- Moss, S. J., & Wilson, M. E. (1998). "Biogeographic implications of the Tertiary palaeogeographic evolution of Sulawesi and Borneo". En: Hall, R., Holloway, J. D., & Linsington, S. (Eds.), *Biogeography and geological evolution of SE Asia*, pp. 133-163. Backhuys Publishers. Leiden.
- Moyle, R. G., Oliveros, C. H., Andersen, M. J., Hosner, P. A., Benz, B. W., Manthey, J. D., Travers, S. L., Brown, R. M., & Faircloth, B. C. (2016). "Tectonic collision and uplift of Wallacea triggered the global songbird radiation". *Nature Communications* 7, 12709.
- Oliveros, C. H., Field, D. J., Ksepka, D. T., Barker, F. K., Aleixo, A., Andersen, M. J., & Faircloth, B. C. (2019). "Earth history and the passerine superradiation". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, pp. 7916-7925.
- Si, X., Baselga, A., Leprieur, F., Song, X., & Ding, P. (2016). Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 85, pp. 409-418.
- Vrba, E. S. (1987). "Ecology in relation to speciation rates: some case histories of Miocene-Recent mammal clades". *Evolutionary Ecology* 1, pp. 283-300.
- Vrba, E. S. (1992). "Mammals as a key to evolutionary theory". *Journal of Mammalogy* 73, pp. 1-28.
- Walter, H. (1970). "Vegetationszonen und Klima". Eugen Ulmer. Stuttgart.

Weston, P., & Jordan, G. (2017). "Evolutionary biogeography of the Australian flora in the Cenozoic Era". En: Keith, D. A. (Ed)., Australian vegetation, pp. 40-62. Cambridge University Press. Padstow.



ZUBÍA

42



IER

Instituto de
Estudios Riojanos