
LA CONSERVACIÓN BIOLÓGICA Y SU PERSPECTIVA EVOLUTIVA

Biological Conservation and its Evolutionary Perspective

OLGA L. MONTENEGRO¹, Ph. D.

¹Profesora Asistente, Instituto de Ciencias Naturales.

Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia.

olmontenegrod@unal.edu.co

Presentado 7 de diciembre de 2009, aceptado 18 de diciembre de 2009, correcciones 25 de mayo de 2010.

RESUMEN

Este artículo revisa tres de las principales causas de amenaza a la diversidad biológica, como son la fragmentación y pérdida del hábitat, así como la invasión de especies exóticas, principalmente en lo que compete a sus implicaciones evolutivas. Los efectos de la fragmentación y/o pérdida del hábitat pueden revisarse a la luz de la sinergia entre factores demográficos y genéticos que moldean cambios evolutivos o que llevan a las poblaciones al vórtice de la extinción. Las invasiones biológicas, aunque han generado pérdidas considerables en la diversidad biológica, ofrecen un escenario interesante para estudiar procesos evolutivos contemporáneos.

Palabras clave: evolución contemporánea, fragmentación, invasiones biológicas, pérdida de hábitat, vórtices de extinción.

ABSTRACT

This paper reviews three of the main threats to biological diversity, such as habitat fragmentation /habitat loss, and invasion of exotic species, mainly from their evolutionary implications. Effects of habitat fragmentation/habitat loss could be addressed by looking at the synergy between demographic and genetic factors that together shape evolutionary changes or otherwise bring populations to extinction vortex. Biological invasions, in spite of their strong negative effects on biological diversity, offer an interesting scenario to study contemporary evolutionary processes.

Key words: Biological invasions, contemporary evolution, extinction vortex, fragmentation, habitat loss.

INTRODUCCIÓN

Desde hace varias décadas la humanidad ha comenzado a reflexionar sobre los límites del crecimiento poblacional, la extracción de recursos, y en últimas a su propio futuro dado lo que muchos perciben como una crisis ambiental. Tales reflexiones provienen del reconocimiento que el mundo natural que experimentamos hoy, es muy diferente al que existió 10.000 años atrás. En la actualidad, prácticamente todos los lugares de la tierra han sufrido alteraciones generadas por las acciones humanas. La magnitud de tales alteraciones varía según la región, pero en general se reconoce que buena parte de la cobertura vegetal ha sido removida o alterada, cientos de toneladas de suelo han sido erosionadas, se han generado cambios en las redes hidrológicas, cientos de especies animales

y vegetales se han extinguido prematuramente e incluso el clima del planeta se ha modificado como consecuencia de las actividades humanas (Meffe *et al.*, 2006).

Se conoce que el crecimiento poblacional humano fue inicialmente lento dado el límite de tecnologías sencillas y con baja capacidad de alteración a gran escala. También eventos epidémicos históricos contribuyeron al crecimiento demográfico lento. Por ejemplo, la llamada peste negra, ocurrida en el siglo XIV, causó cerca de 25 millones de muertes en Europa, y de 30 a 40 millones en África y Asia, generando un descenso en cerca de un tercio de la población de entonces, al menos en Europa (Sean, 2001). Sin embargo, posterior a la revolución industrial, ocurrida en la mitad del siglo XVIII y principios del XIX, la tasa de incremento poblacional humano entró en una etapa exponencial. Este crecimiento acelerado obedeció a grandes transformaciones socioeconómicas, tecnológicas y culturales consideradas entre las más significativas en la historia de la humanidad, desde el Neolítico. Para 1850 la población humana alcanzaba el billón de habitantes, y en solo 80 años, esta cifra se había duplicado (de Souza, 1990). En la primera década del 2000 esta cifra pasó de seis mil millones de habitantes y se estima que a pesar de haber un leve descenso en la tasa de crecimiento demográfico en la última década, la población mundial sobrepasará los nueve billones en 2050 (World Population Prospects, 2008).

Las implicaciones de esta forma de crecimiento demográfico son diversas, y no se limitan al tamaño poblacional por sí mismo, sino a la demanda de recursos y servicios que trae consigo. Las tasas de consumo de los recursos naturales se han incrementado considerablemente en los últimos 30 años y la tendencia seguirá en aumento. Este consumo es notoriamente desigual a nivel mundial, siendo los países industrializados los responsables de las mayores tasas de consumo (World Wildlife Fund, 2004).

La consecuencia generalizada de estos procesos es un deterioro significativo de la mayoría de los ecosistemas terrestres, incluyendo una alta tasa de extinción de especies animales y vegetales. Por ejemplo, a finales de la década de 1980 ya se había documentado que desde 1600 hasta finales del siglo XX había ocurrido la extinción de al menos 85 especies de mamíferos, 113 de aves, 21 de reptiles, dos de anfibios (aunque actualmente este número es mucho mayor), 23 de peces, 98 de invertebrados y 384 de plantas con flores (Reid y Miller, 1989).

El reconocimiento de estos hechos y sus implicaciones para la permanencia de la humanidad y las otras especies con las que comparte el planeta, ha dado origen a una disciplina relativamente reciente en las ciencias naturales, ahora conocida como biología de la conservación. Esta disciplina surge como una respuesta de la comunidad científica a la actual crisis de la pérdida de biodiversidad y tiene como finalidad, no solo investigar los efectos humanos sobre otros seres vivos, las comunidades biológicas, ecosistemas, sino buscar aproximaciones prácticas para prevenir la degradación del hábitat y la extinción de especies, restaurar ecosistemas, reintroducir poblaciones y restablecer relaciones sustentables entre las comunidades y los ecosistemas (Meffe *et al.*, 2006).

Varios principios se han atribuido a la disciplina de la biología de la conservación. Los primeros, más de carácter filosófico, fueron postulados por Soulé, 1985, e incluyen que: 1. la diversidad de organismos es buena, 2. la complejidad ecológica es buena, 3. es bueno mantener el potencial genético de las poblaciones y 4. la diversidad biótica tiene valor intrínseco, independientemente de su valor de uso. Otros principios, más de carácter biológico, fueron expresados por Meffe y Carroll, 1997, y resaltan que la evolución es el axioma básico que une toda la biología y que los sistemas ecológicos son dinámicos y mayormente no permanecen en equilibrio. De allí se deriva que un programa de conservación es exitoso cuando el sistema ecológico retiene la diversidad de su estructura y función, y cuando se permite continuar los procesos de adaptación evolutiva y cambio ecológico.

Es precisamente la perspectiva evolutiva de la conservación biológica la que motiva este artículo. El propósito de este escrito es revisar tres de las causas principales de amenaza a la

diversidad biológica, como son la fragmentación y pérdida del hábitat, así como la introducción e invasión de especies exóticas, principalmente en lo que compete a sus implicaciones evolutivas. En las siguientes secciones se revisa inicialmente el concepto de diversidad biológica y lo que se considera como sus principales amenazas, en el contexto de la conservación biológica. Posteriormente, se examina la extinción como proceso natural y se contrasta con las extinciones actuales. Más adelante se detallan los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat, así como sus efectos evolutivos. Finalmente se exploran algunos ejemplos de invasiones biológicas y su relevancia evolutiva tanto en invasores como en poblaciones residentes. El propósito general es mostrar que más allá de la pérdida de diversidad biológica, tanto la fragmentación del hábitat, como las invasiones biológicas constituyen nuevas presiones selectivas que moldean procesos evolutivos actuales.

DIVERSIDAD BIOLÓGICA

El término diversidad biológica (o biodiversidad como se empezó a usar en la década de 1980) ha tenido muchas interpretaciones y como afirma Noss, 1996, puede significar diferentes cosas para diferentes personas. Desde su aparición, este término ha venido a complementar lo que los ecólogos inicialmente llamaron diversidad de especies o riqueza de especies. El concepto incluye no solo éstas últimas, sino que se extendió a la diversidad de genes, organismos, poblaciones, comunidades y paisajes.

Los aspectos de la diversidad más frecuentemente evaluados son la riqueza (o número) de especies, y la distribución proporcional del número de individuos de cada especie. Estas mediciones son una forma de describir las comunidades ecológicas, en términos de la dominancia o equidad, como otro componente de la diversidad. Se han propuesto muchos índices para la medición de la diversidad biológica que son ampliamente disponibles (Moreno, 2001; Magurran, 2003) entre muchos otros. Sin embargo, desde hace años ha existido controversia sobre la interpretación biológica de los índices y en general del concepto diversidad de especies, lo que ha llevado a algunos a cuestionar el valor conceptual del término (Hurlbert, 1971).

Dados los patrones actuales en el uso de recursos naturales, se ha hecho necesario identificar, más que una definición universal de biodiversidad, una manera operativa de medir cambios en los componentes de la misma a lo largo del tiempo. Con este fin se ha propuesto utilizar tres atributos de la diversidad biológica (composición, estructura y función), más que una definición particular (Noss, 1996). Esta aproximación permite medir indicadores específicos en cada uno de los niveles de organización (desde genes hasta paisajes).

EXTINCIÓN

La definición más simple de extinción es “la muerte de las especies” (Raup, 1991) o como escribió Gould, 1983, “la extinción es a la especie lo que la muerte al individuo”. La extinción también puede definirse como la terminación de un linaje sin sucesión, para diferenciarla de una pseudoextinción, en la cual especies ancestrales evolucionan hacia nuevas especies, un proceso conocido como especiación. Este tipo de especiación ocurriría gracias al proceso de selección natural, siguiendo la esencia de la teoría del origen de la especie de Darwin.

Aquí se hace referencia a las extinciones verdaderas, en las cuales las especies han desaparecido completamente, sin dejar descendientes. Las extinciones han ocurrido desde la aparición de la vida en la tierra y en esencia son un proceso histórico natural. Las estimaciones que varios han hecho, indican que actualmente pueden existir cerca de 40 millones de especies, pero que en el pasado entre cinco y cincuenta mil millones de especies vivieron y desaparecieron. Esto significa que el 99,9% de especies que alguna vez han existido sobre la tierra se han extinguido (Raup, 1991).

Tales extinciones, sin embargo, no han ocurrido de la misma manera. Se distingue entre dos formas de extinción, dependiendo de la velocidad de ocurrencia. Estas formas se conocen como extinción de fondo (continua), la cual ocurre a una tasa muy lenta, y las extinciones masivas, que ocurren en períodos relativamente muy cortos, en la historia geológica de la tierra, y que involucran un gran número de especies e incluso linajes completos. Se han documentado cinco extinciones masivas a lo largo de la historia de la vida en la tierra, ocurridas en el inicio de Ordovícico (hace 488 millones de años), entre el Ordovícico y el Silúrico (hace 444 millones de años), en el Devónico (hace 360 millones de años), el Pérmico (hace 251 millones de años), y al final del período Cretácico (hace 65 millones de años). De éstas, la extinción masiva del Pérmico fué la más dramática, en la cual cerca del 95% de las especies existentes en ese momento se extinguieron (Wicander y Monroe, 1989).

Las condiciones ambientales antes y después de las extinciones masivas fueron probablemente muy diferentes. Posiblemente por esta razón, muchos de los grupos no extintos se diversificaron después de eventos de extinción masiva. Adicionalmente, con la desaparición de muchas especies, se liberaron espacios ecológicos y geográficos que pudieron ser ocupados por nuevas especies por radiación adaptativa. Estos procesos de especiación luego de una extinción masiva pueden tomar mucho tiempo. Por ejemplo, después de la extinción masiva del Pérmico, tomó cerca de 100 millones de años para que se diera una recuperación en la diversidad (Futuyma, 2005).

En este punto, surge la pregunta de ¿cuál es el papel de la extinción en la diversidad? Al respecto, Raup, 1991, argumenta que sin la extinción de especies la biodiversidad hubiera incrementado hasta un grado de saturación. La selección natural hubiera continuado operando, pero posiblemente muchas de las innovaciones evolutivas (como nuevos modos de vida o formas corporales, por ejemplo) no habrían surgido. De acuerdo con esta visión, el principal papel de la extinción en evolución es proporcionar espacio (ecológico y geográfico) disponible para la innovación.

Entonces, ¿por qué si la extinción es un proceso natural y es necesaria para la evolución de nuevas especies, existe una preocupación por las tasas de extinción actuales?. Aquí es conveniente antes mencionar que las tasas de extinción actuales han llevado a que se considere que la diversidad mundial está pasando por lo que muchos han llamado la sexta extinción masiva (Leakey y Lewin, 1996).

Para responder a la pregunta anterior, es conveniente tener en cuenta los dos aspectos siguientes : 1. Las extinciones masivas y posteriores eventos de especiación previos a la aparición de la humanidad ocurrieron en tiempos comparativamente mucho más largos (millones de años y cientos de millones de años), mientras que las extinciones más grandes generadas por actividades humanas han ocurrido en tiempos mucho más cortos (pocos miles de años). 2. Las extinciones masivas del pasado ocurrieron por causas diversas (sobre las cuales siempre ha existido controversia), pero ninguna ha sido causada por las actividades de una sola especie. La principal causa de extinciones actuales es la destrucción del hábitat generada por las actividades y tecnologías desarrolladas por una sola especie, *Homo sapiens*. La preocupación por las tasas de extinción actuales radica en que el futuro mismo de la especie causante de las actuales tasas de extinción está comprometido.

PRINCIPALES CAUSAS ACTUALES DE PÉRDIDA DE BIODIVERSIDAD Y SU RELEVANCIA EVOLUTIVA

Los principales factores causantes de las actuales tasas de extinción son la pérdida y fragmentación de los hábitats, la invasión de especies introducidas, la sobre-explotación, y de forma indirecta, el cambio climático global. De éstas, la más importante, dada su magnitud, es la pérdida y fragmentación de los hábitats. Las otras causas son también relevantes, pero su severidad varía según el área geográfica, siendo la segunda o tercera causa de pérdida de diversidad biológica, según la región. En las secciones siguientes la atención se enfoca en las dos primeras.

FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DE HÁBITATS

El concepto de fragmentación con frecuencia se confunde con el de pérdida de hábitat y debe ser examinado de forma independiente ya que sus efectos difieren en magnitud y consecuencias (Fahrig, 2002).

La fragmentación se ha definido como el rompimiento de la continuidad de un hábitat, dando como resultado varias unidades más pequeñas, fragmentos o parches, aislados entre sí y con un área resultante mucho menor que el conjunto original (Saunders *et al.*, 1991; Meffe y Carroll, 1997). Los parches resultantes de un proceso de fragmentación quedan inmersos en una matriz (el tipo de cobertura que domina en extensión) de la que difieren mucho en estructura y composición. Muchas veces esta matriz, se convierte en una barrera para el movimiento de los individuos, los cuales quedan aislados en los fragmentos. Este es un proceso que ocurre a escala de paisaje y puede tener diversos efectos en la diversidad biológica (Fahrig, 2002; Fahrig, 2003).

La fragmentación del hábitat trae consigo efectos físicos y biológicos. Entre los primeros se encuentran alteraciones microclimáticas, alrededor y dentro de los fragmentos, y el aislamiento de los mismos. Los efectos biológicos varían según el tiempo de aislamiento, la distancia entre los fragmentos, la conectividad y los cambios en el paisaje circundante (Saunders *et al.*, 1991).

Se ha estimado que existen umbrales de fragmentación de hábitat luego de los cuales la probabilidad de extinción de las poblaciones es muy alta (Fahrig, 2001). Tales umbrales varían según las especies afectadas, su habilidad de reproducción y de dispersión. Sin embargo, no todas las especies afectadas por la fragmentación del hábitat llegan a la extinción, especialmente si tienen varias poblaciones a lo largo de una amplia distribución. Algunas de sus poblaciones pueden sufrir extinciones locales, pero la especie como entidad, sigue viva en otras localidades. Además, dependiendo del patrón de fragmentación y de las características de la matriz circundante a los fragmentos, la extinción puede darse solo en algunas poblaciones, mientras otras pueden mantenerse si la matriz no es tan hostil. Sin embargo, generalmente son las especies generalistas y adaptadas a áreas perturbadas, las que pueden mantener poblaciones en ambientes fragmentados, mientras las especies con requerimientos más especializados generalmente desaparecen. Esto trae como consecuencia una simplificación de la diversidad biológica regional.

La pérdida de hábitat corresponde al proceso de modificación de las condiciones de una región al punto que no puede sostener las especies que la habitan. Tales cambios generan impactos tan severos, que todas o casi todas las especies resultan afectadas negativamente, y generalmente, el tiempo requerido para su recuperación es extremadamente largo, si es que ocurre. Los efectos de la pérdida del hábitat son mucho más severos que los de la fragmentación (Fahrig, 2001; Fahrig, 2002), y generalmente representan la extinción de las poblaciones animales y vegetales que habitan la región afectada. Si la distribución de las especies involucradas en el proceso de pérdida de hábitat está restringida a las áreas afectadas, la extinción no solo es de las poblaciones, sino de las especies mismas. Es por esto que las especies endémicas (aquellas que solo habitan en una región particular) son muy vulnerables a la extinción.

Con frecuencia la fragmentación ocasiona que las poblaciones naturales queden fraccionadas en unidades más pequeñas y aisladas. En estas condiciones las poblaciones pueden extinguirse por varios factores, ya sean estos demográficos (incremento en la mortalidad, reducción en el éxito reproductivo, reducción en el reclutamiento y en general, reducción en la tasa de crecimiento poblacional), o genéticos (baja diversidad genética, depresión endogámica y deriva genética). Todos estos efectos representan presiones selectivas que moldean procesos evolutivos actuales. A continuación se examinan algunos de estos efectos y sus implicaciones evolutivas.

EFFECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL HÁBITAT

En ambientes fragmentados y muy alterados los factores demográficos, genéticos y estocásticos pueden actuar de forma sinérgica en una población, llevando a lo que se conoce como vórtice de extinción (Gilpin y Soulé, 1986). La velocidad con la que una población puede llegar a un vórtice de extinción depende en buena parte de las características de la historia de vida de las especies.

Usualmente los organismos de gran tamaño tienen bajas tasas reproductivas derivadas de un bajo número de crías, largos períodos de cuidado parental y largos tiempos entre eventos reproductivos. Estas son alternativas en los rasgos de historia de vida, de las varias que surgieron por presiones selectivas a lo largo de la historia evolutiva de las especies. Algunos de estos rasgos son filogenéticamente fijos (son compartidos por los miembros de un linaje y son relativamente constantes) y otros pueden cambiar por factores ecológicos. Por ejemplo, algunas especies pueden tener una sola cría por evento reproductivo, y este hecho no va a cambiar si hay modificaciones en el ambiente.

Muchas de las especies amenazadas de extinción en la actualidad tienen rasgos de historia de vida como los mencionados arriba. Un ejemplo, entre especies neotropicales, se encuentra en los tapires o dantas. Estas especies llegan a la madurez sexual después de los tres años de edad, tienen una sola cría por parto, después de una gestación que dura hasta 14 meses. Los juveniles reciben cuidado parental por al menos un año, período en el cual la hembra no se reproduce. Por esta razón, el tiempo entre cada evento reproductivo es de al menos dos años.

El linaje que dió origen a estos animales apareció en el Eoceno (hace cerca de 50 millones de años) y fue mucho más diverso en el pasado. Sus representantes actuales se limitan a cuatro especies, tres de las cuales viven en América tropical. Contrario a lo que ocurrió con muchos linajes que aparecieron en esa época, los tapires han cambiado muy poco a lo largo de su historia evolutiva, al punto que algunos los han llamado fósiles vivientes (Janis, 1984). Los tapires están restringidos a la región tropical, como “congelados en el tiempo” (Eisenberg *et al.*, 1987).

Actualmente, todas las especies de tapires enfrentan en mayor o menor grado, riesgo a la extinción. De éstas, una de las más amenazadas es el tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*) principalmente por la pérdida y fragmentación de su hábitat natural (Lizcano *et al.*, 2002). Esta especie habita solamente en la región andina de Colombia, Ecuador y el norte del Perú, en bosques altoandinos y páramos. Simulaciones de la trayectoria de tres poblaciones, una en cada uno de estos países, basadas en parámetros demográficos, de historia de vida y las actuales presiones, predicen la extinción de estas poblaciones en un tiempo no mayor a 40 años (Lizcano *et al.*, 2005). Aunque el propósito de tal ejercicio fue, más que la estimación del tiempo a la extinción, la identificación de prioridades en el manejo, los modelos predicen una tendencia que muy probablemente están siguiendo las pocas poblaciones que aún persisten de esta especie.

Aunque otras especies que conviven con el tapir de montaña también podrían tener el mismo destino, la extinción de tapir de montaña (y en general de los tapires) puede considerarse una extinción mayor, debido a que todo un linaje de origen antiguo estaría desapareciendo. Al parecer el poco cambio exhibido por los tapires a lo largo de su historia evolutiva y su aparente imposibilidad para adaptarse a otros ambientes diferentes de los bosques tropicales, son factores que contribuyen a su actual estado de conservación.

EFFECTOS GENÉTICOS DE LA FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DEL HÁBITAT

Dado a que la fragmentación del hábitat puede generar que muchas poblaciones queden fraccionadas en unidades más pequeñas, generalmente aisladas, es de esperar que ocurran cambios en la diversidad genética al interior de las mismas. Esto tiene implicaciones a largo plazo,

porque el cambio evolutivo en una población es proporcional a la cantidad de diversidad genética disponible. La variación genética proporciona la materia prima para la adaptación a condiciones cambiantes, por lo tanto es crítica para el cambio evolutivo continuo.

La pérdida de diversidad genética que ocurre con la fragmentación del hábitat resulta de fenómenos como la reducción en el flujo genético, la depresión endogámica, la acumulación de mutaciones deletéreas, y la deriva genética, que por procesos estocásticos puede eliminar rápidamente genotipos especialmente si las poblaciones son pequeñas. Todos estos factores contribuyen a aumentar el riesgo a la extinción (Frankham *et al.*, 2002).

Aunque todos los fenómenos mencionados anteriormente son de importancia, aquí se examina solamente la depresión endogámica, la cual ha sido bastante documentada en años recientes, en poblaciones que están en riesgo a la extinción. En poblaciones muy pequeñas, hay alta probabilidad de que individuos muy cercanamente emparentados se entrecrucen, aumentando la probabilidad de que se expresen alelos recesivos deletéreos. Esto puede generar defectos que reducen la posibilidad de éxito y reproducción de los descendientes (reduce el *fitness*, como se conoce en inglés).

Uno de los muchos ejemplos de especies que han exhibido depresión endogámica es la pantera de Florida (*Puma concolor coryi*), un felino grande que habitaba en todo el sureste de los Estados Unidos. Debido a la pérdida de hábitat, de este felino sobrevive solamente una pequeña población en el sur de la península de la Florida en donde ha estado aislada de otras poblaciones por más de un siglo (Maehr, 1997). Los principales efectos de la depresión endogámica en este felino han sido defectos en los animales como el extremo distal de la cola retorcido, criptorquidia (no descenso de los testículos en los machos), problemas cardíacos y una baja supervivencia de las crías (Roelke *et al.*, 1993).

La preocupación por la conservación de la pantera de Florida llevó, a mediados de la década de 1990, a la introducción de algunas hembras desde el estado de Texas, consideradas como una subespecie diferente (*Puma concolor stanleyana*). El resultado de este manejo fue la reducción significativa de la endogamia, con la desaparición de los defectos genéticos y el aumento de la supervivencia de las crías, por lo que se ha llamado a éste como un caso de “rescate genético” (Pimm *et al.*, 2006). Este tipo de manejo ha generado fuerte controversia por numerosas razones, siendo una de ellas la posible pérdida de identidad taxonómica de los híbridos (Maehr y Lacy, 2002). A pesar del candente debate sobre este manejo, la población actual ha incrementado en tamaño y redujo los efectos de la depresión endogámica rápidamente, aunque algunos opinan que es muy pronto llamarla un éxito. Aunque es difícil probar, se espera que este rescate genético aumente la posibilidad a la pantera de Florida de seguir su curso evolutivo y genere cambios adaptativos a las nuevas condiciones de alteración del hábitat.

Otro ejemplo de rescate genético se dio en una población de la serpiente *Vipera berus* del sur de Suecia, la cual quedó aislada de otras poblaciones desde hace por lo menos un siglo (Madsen *et al.*, 1999). Esta población quedó restringida a una delgada banda de hábitat costero de 1 km de longitud y de 50 a 200 m de ancho, separada de la población más cercana por 20 km de terrenos cultivados, no aptos para la especie. Luego de un descenso significativo en abundancia, la población mostró severos signos de depresión endogámica como muerte o deformidades en recién nacidos, muy bajo reclutamiento de los juveniles y muy baja diversidad genética. Esta población detuvo su camino hacia la extinción gracias a la introducción temporal de 20 machos adultos en el año 1992, provenientes de otra población de mayor tamaño y diversidad genética. Luego de la introducción de estos machos, los signos de la depresión endogámica se redujeron rápidamente. De 1996 a 1999 se incrementó la supervivencia y reclutamiento de los juveniles, aumentó la diversidad genética y la población se recuperó dramáticamente (Madsen *et al.*, 1999).

Aunque ha existido una tendencia a dar más peso a los factores poblacionales o los genéticos, según la orientación de los distintos investigadores, hay evidencia de que es la sinergia, entre estos dos aspectos, lo que debe tenerse en cuenta en el análisis de vórtices de extinción y en la búsqueda de acciones de conservación (Brook, 2008). Ambas aproximaciones tienen relevancia evolutiva y deben considerarse en conjunto para el entendimiento del papel de la fragmentación en los procesos de cambio adaptativo.

INVASIÓN DE ESPECIES INTRODUCIDAS: PERSPECTIVA EVOLUTIVA

Las especies introducidas o exóticas son aquellas que existen en un lugar, área o región determinada como resultado del traslado directo o indirecto, deliberado o accidental realizado por los humanos, gracias a lo cual la especie ha cruzado barreras naturales para su dispersión (Noss y Cooperrider, 1994).

Las importantes consecuencias de la colonización humana y la introducción de especies no-nativas ha sido de gran interés, especialmente porque éstas han coincidido con la extinción de muchas especies endémicas. Una de las consecuencias más severas de la introducción de especies no-nativas ocurre cuando éstas se convierten en invasoras. Esto no necesariamente caracteriza a todas las especies introducidas, pero cuando ocurre, tiene efectos severos sobre la biota local. Las especies invasoras pueden actuar como depredadores, competidores, patógenos, parásitos o huéspedes (Mitchell *et al.*, 2006), afectando la supervivencia de las especies nativas.

La introducción de especies exóticas parece haber sido una actividad relativamente temprana en la historia de la humanidad. Uno de los ejemplos más antiguos de introducción de especies ocurrió en las islas oceánicas de Polinesia durante el Neolítico. Los Polinesios (quienes se llamaron así mismos Maori o nativos del suelo) llegaron a Nueva Zelanda y otras islas del Pacífico desde el sureste asiático, gracias a sus grandes habilidades para la navegación. Estos grupos humanos llegaron a las islas llevando consigo una gran diversidad de plantas alimenticias principalmente tubérculos como el ñame, taro, patata dulce, y algunos animales domésticos, como los perros y las ratas (éstas posiblemente inadvertidas en las canoas).

Nueva Zelanda había permanecido como un grupo de islas oceánicas de número, tamaño y extensión cambiantes desde antes del Cenozoico. Muchos nichos ocupados por mamíferos terrestres en otras partes del mundo fueron llenados por aves no voladoras llamadas “moas”, insectos grandes y otras especies no mamíferas (Bull y Whitaker, 1975).

Tal vez el efecto más dramático de la colonización humana y la introducción de ratas y perros en Nueva Zelanda fue la extinción de las moas. Éstas especies evolucionaron en formas endémicas, en ausencia de mamíferos terrestres y llenaron parcialmente el nicho de los mamíferos herbívoros. La diversidad de estas especies estaba representada por diez especies de seis géneros. Aunque existe un debate sobre las causas de la extinción de las moas (Marshall, 1984), es claro que ellas se extinguieron después de que humanos prehistóricos alcanzaran las islas (Anderson, 1984; Trotter y McCulloch, 1984). Además de las moas, hubo al menos otras 15 especies de aves endémicas que se extinguieron también. Todas estas especies de aves tenían en común gran tamaño, baja fecundidad, inhabilidad para volar y alto grado de endemismo (Cassels, 1984). Algunas especies anidaban en colonias, sobre el suelo, hecho que pudo ser aprovechado por las ratas y los perros quienes fueron serios depredadores de nidos. Las moas habían evolucionado en ausencia de estos animales y no tuvieron tiempo de modificar sus hábitos de anidación, ni ninguna de sus otras características, lo que facilitó su rápida extinción.

Existen muchos otros ejemplos más recientes de extinciones causadas por la introducción de especies. Algunas de estas introducciones han sido accidentales, mientras otras han sido motivadas por el comercio, el deporte o el control de otras especies (Wonham, 2006). En oca-

siones las especies introducidas se han expandido más allá de los límites internacionales de donde fueron inicialmente llevadas, como ha ocurrido con los castores americanos (*Castor canadensis*; Lizarralde, 1993), y los conejos europeos (*Oryctolagus cuniculus*) que fueron inicialmente introducidos en Chile, y actualmente ya tienen distribución en Argentina (Bonino y Soriguer, 2004). Estas introducciones no solo afectan a la fauna nativa, sino a los ecosistemas en donde se establecen (Bonino y Soriguer, 2004; Lizarralde y Vanegas, 2001).

Además de la extinción de las especies nativas como consecuencia a la invasión de exóticas, se han venido documentando eventos de carácter evolutivo que son de particular interés aquí. Las especies involucradas en invasiones, tanto los invasores como las especies afectadas por los mismos, pueden cambiar fenotípicamente después de la invasión. Esto puede ser el resultado de plasticidad fenotípica, evolución en el cambio genético o ambos (Carroll y Fox, 2008). La plasticidad fenotípica se refiere a la variación en una característica (morfología, comportamiento, historia de vida o cualquier otra) que se expresa dependiendo del ambiente. A continuación se revisan cuatro ejemplos de especies invasoras y los cambios evolutivos que han ocurrido tanto en éstas como en especies residentes.

La culebra arborícola café, *Boiga irregularis*, es un reptil cuya distribución original es el norte de Australia. Esta especie llegó accidentalmente a la isla de Guam a finales de la segunda guerra mundial (en la década de los años 60), presumiblemente en un avión de transporte militar. Pocos años después de su introducción, esta especie había formado una población muy alta y llevado a la extinción a casi toda la avifauna nativa, principalmente por depredación. En su lugar de origen, esta culebra es nocturna y principalmente arborícola. Sin embargo, en Guam, esta especie se ha vuelto más diurna y terrestre, y ahora incluye en su dieta lagartos que permanecen refugiados durante la noche (Fritts y Rodda, 1998). Es posible que el cambio en los hábitos de actividad en esta culebra se deban a plasticidad fenotípica y su modificación de dieta a cambios genéticos adaptativos (Carroll y Fox, 2008).

Otro ejemplo similar lo ilustra el macaco cangrejero *Macaca fascicularis*, un primate original del sureste asiático (Wolfheim, 1983), que fue introducido hace cerca de 300 años en la isla africana Mauricio (Sussman y Tattersall, 1986). Estos macacos se han identificado como la mayor causa de extinción de muchas especies de la flora y fauna local. Este macaco se considera en Mauricio como una especie plaga que explota con mucho éxito ambientes transformados por el hombre, alcanzando densidades altas y dispersando semillas de plantas introducidas. Los macacos cangrejeros tienen menos parásitos en la isla Mauricio que en su región de origen (Matsubayashi *et al.*, 1993). Además, en su área de distribución original, estos macacos co-existen con otras especies del mismo género, como *Macaca nemestrana*, lo que parece influir en que tengan hábitos arborícolas, mientras que en la isla de Mauricio tienen hábitos más terrestres (Sussman y Tattersall, 1986). Este cambio de hábitos puede deberse también a plasticidad fenotípica, que se expresa en ausencia de especies competidoras.

El tercer ejemplo se refiere a la invasión del bufo *Rhinella marina* (conocida por mucho tiempo como *Bufo marinus*) en Australia. Este anfibio, nativo de Centro y Sur América, fue introducido en el noreste de Queensland en 1935 (Phillips *et al.*, 2007), para el control de un insecto plaga de los cultivos de caña de azúcar. Este control resultó infructuoso, puesto que estos bufos no pueden saltar muy alto, y no podían alimentarse de los insectos que motivaron su introducción, ya que éstos viven principalmente en los tallos altos de la caña de azúcar. En lugar de alimentarse de los insectos plaga, como los agricultores habían planeado, los bufos empezaron a consumir todo lo demás: otros insectos (no necesariamente plagas), huevos de aves (Boland, 2004) e incluso ranas nativas. El bufo es tóxico para la fauna nativa, lo que pudo ayudarle en su rápida naturalización. Se han documentado altas tasas de mortalidad de la fauna nativa como depredadores grandes,

tanto terrestres (Phillips *et al.*, 2003) como acuáticos (Letnic *et al.*, 2008), y mortalidad masiva de renacuajos de anfibios nativos, que parecen sufrir intoxicación cuando consumen los huevos del bufo (Crossland *et al.*, 2008).

Desde su introducción, el bufo se ha expandido por más de un millón de kilómetros cuadrados de la región tropical y subtropical de Australia. La velocidad de expansión del bufo en Australia ha aumentado en 5 veces desde su introducción inicial (Phillips *et al.*, 2006). Actualmente se estima que los bufos expanden su invasión a una tasa de 55 km por año. El seguimiento de bufos radiomarcados sugiere que esta alta tasa de expansión se debe principalmente a una habilidad de rápido movimiento detectada en los bufos. Se ha estimado que en promedio un bufo en Australia puede desplazarse más de 200 m. por noche y se tiene el record de un bufo que en un período de 30 días se desplazó más de 21.800 m, siendo la tasa de movimiento más alta antes registrada para un anuro (Phillips *et al.*, 2007).

La actual tasa de expansión del bufo en Australia parece estar asociada a un cambio en la velocidad de movimiento de este anfibio desde su llegada al país. Se ha encontrado que los bufos de piernas más largas pueden moverse a mayor velocidad y pueden llegar a nuevos lugares más rápidamente que otros bufos. Además, se encontró que los bufos que están en el frente de expansión tienen las piernas más largas que aquellos que llevan más tiempo establecidos (Phillips *et al.*, 2006). Estos cambios parecen reflejar un rápido cambio adaptativo del bufo invasor, bajo una presión selectiva que favorece las características asociadas a la expansión de esta especie.

Otro aspecto evolutivo interesante en esta historia es la adaptación que parece estar experimentando una de las especies de depredador nativas de Australia. Es el caso de la culebra negra australiana (*Pseudechis porphyriacus*) cuyo comportamiento y resistencia fisiológica a la bufotoxina muestran una respuesta adaptativa sorprendentemente rápida al bufo invasor. Las culebras provenientes de localidades donde existe este bufo han mostrado mayor resistencia a la toxina y una reducción en la búsqueda del mismo como presa. Estas respuestas adaptativas han evolucionado muy rápidamente, pues han aparecido en menos de 23 generaciones de la culebra (Phillips y Shine, 2006).

Aunque los efectos de las invasiones biológicas son generalmente negativos para la diversidad biológica, como lo han demostrado cientos de casos en el mundo, hay otro aspecto de las invasiones que tiene relevancia evolutiva. Se trata del papel de las especies invasoras en la diversificación biológica.

Un caso particular se da con la hibridación entre especies que se originaron de forma alopátrida (creación de nuevas especies por divergencia genética en poblaciones geográficamente separadas). La introducción de especies puede abrir la posibilidad para hibridación y aparición de nuevas especies que pueden o no ser competidoras de las especies nativas.

Un ejemplo de esta situación es la hibridación que ocurrió en la costa sur de Inglaterra a finales del siglo XIX entre la hierba nativa *Spartina maritima* y la especie *Spartina alterniflora*, introducida del este de América del Norte. El híbrido formó una nueva especie, *Spartina anglica*, con el doble de cromosomas, que es fértil y reproductivamente aislada de las dos especies parentales (Raybould *et al.*, 1991a). La especie parental *Spartina maritima* ha mostrado reducción en sus poblaciones, pero al parecer la especie nueva *Spartina anglica* no es la razón, ya que estas dos especies rara vez se encuentran ocupando el mismo hábitat (Raybould *et al.*, 1991b). La perturbación del hábitat parece ser el factor involucrado en el estado poblaciones del *S. maritima*.

De los ejemplos en esta sección se puede ver que las invasiones biológicas tienen implicaciones evolutivas interesantes. La invasión de especies exóticas puede promover diversificación evolutiva, a través del incremento en la diferenciación genética entre poblaciones, y a través de la hibridación (Vellend *et al.*, 2007). A pesar de esto, el efecto negativo de las invasiones biológicas sobrepasa en gran magnitud sus efectos en la diversificación biológica. Aunque el entendimiento del papel de

la evolución y su interacción con procesos ecológicos en las invasiones biológicas está en su infancia (Carroll y Fox, 2008), es un tema que seguramente estimulará nuevas investigaciones.

SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

El propósito de este escrito fué revisar algunos de efectos de la fragmentación y/o pérdida de hábitat y la invasión de especies exóticas, en relación a ciertas implicaciones evolutivas. El alcance no fue hacer una revisión exhaustiva de estos dos temas, sino más bien ilustrar con algunos ejemplos, cómo en la biología de la conservación, la teoría evolutiva de la selección natural, propuesta por Darwin hace 150 años, sigue siendo muy relevante.

La diversidad biológica es el resultado de procesos evolutivos que han operado en el pasado y que siguen operando, ahora en buena parte, modulados por nuevas presiones selectivas generadas por la acción humana en el planeta. Los efectos de la fragmentación y/o pérdida de hábitat sobre la diversidad biológica pueden revisarse a luz de la sinergia entre factores demográficos y genéticos que moldean cambios evolutivos o que llevan a las poblaciones al vértice de la extinción.

La invasión de especies exóticas ha generado, por un lado, un buen número de extinciones, reduciendo la diversidad biológica, pero por el otro, ha estimulado procesos evolutivos rápidos tanto en los invasores como en los invadidos, contribuyendo a la diversificación. Esto último, sin embargo, no compensa la magnitud en la pérdida de diversidad, pero ofrece un escenario interesante para evaluar lo que algunos han llamado evolución contemporánea (que ocurre en lapsos de tiempo a la escala de la vida humana).

El enfoque evolutivo en biología de la conservación no es nuevo, pero si ha ido en aumento, como se puede deducir de la literatura reciente. La expectativa es que este campo seguirá en aumento, y seguramente tendrá cada vez más influencia en la parte operativa de la conservación biológica, a medida que decisiones de conservación tomen en cuenta un marco conceptual evolutivo.

AGRADECIMIENTOS

La escritura de este artículo y la participación en las conferencias sobre diversos temas en evolución dentro de la Cátedra Darwin 200 años, fue estimulada por la amable invitación de Eugenio Andrade, Profesor Titular del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia. Estoy agradecida con el Profesor Andrade por brindarme una excelente oportunidad para organizar algunas reflexiones sobre el aspecto evolutivo de la conservación biológica. También agradezco al grupo de estudiantes de la Carrera de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, que han colaborado en la organización de la cátedra. En particular, deseo agradecer a Lina Caballero por su paciencia y colaboración. Finalmente agradezco a los evaluadores del manuscrito, cuyos comentarios contribuyeron a mejorar versiones previas del mismo.

BIBLIOGRAFÍA

ANDERSON A. The extinction of Moa in southern New Zealand. En: Martin PS, Klein RG, editors. Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution. Tucson: The University of Arizona Press; 1984. p. 278-740.

BOLAND CRJ. Introduced cane toads *Bufo marinus* are active nest predators and competitors of rainbow bee-eaters *Merops ornatus*: observational and experimental evidence. Biol Conserv. 2004;120(1)53-62.

BONINO N, SORIGUER RC. Distribución actual y dispersión del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Mendoza (Argentina). *Mastozoología Neotropical*. 2004;11(2):237-241.

BROOK BW. Demographics versus genetics in conservation biology. En: Carroll SP, Fox CW, editors. *Conservation Biology: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press; 2008. p. 35-49.

BULL PC, WITAKER AH. The amphibians, reptiles, birds and mammals. En: Kuschel G, editor. *Biogeography and Ecology in New Zealand*. Dr. W. Junk B. V. Publishers the Hague; 1975. p. 231-276.

CARROLL SP, FOX CW. The next communities: evolution and integration of invasive species. En: Carroll SP, Fox CW, editors. *Conservation Biology: Evolution in Action*. Oxford: Oxford University Press; 2008. p. 239-251.

CASSELS R. The role of prehistoric man in the faunal extinctions of New Zealand and other Pacific Islands. En: Martin PS, Klein RG, editors. *Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution*. Tucson: The University of Arizona Press; 1984. p. 741-767,

CROSSLAND MR, BROWN GP, ANSTIS M, SHILTON CM, SHINE R. Mass mortality of native anuran tadpoles in tropical Australia due to the invasive cane toad (*Bufo marinus*). *Biol Conserv*. 2008;141(9):2387-2394.

DE SOUZA AR. *A Geography of World Economy*. New York: Macmillan Publishing Company; 1990.

EISENBERG JF, GROVES CP, MACKINNON K. Tapire. En *Grzimeks Encyclopadie, Säugetiere*; 1987;4. p. 598-609.

FAHRIG L. How much habitat is enough? *Biol Conserv*. 2001;100(1):65-74.

FAHRIG L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol Appl*. 2002;12(2):346-353.

FAHRIG L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2003;34:487-515.

FRANKHAM R, BALLOU JD, BRISCOE DA. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, U.K: Cambridge University Press; 2002.

FRITTS RS, RODDA GH. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annu Rev Ecol Syst*. 1998;39:113-140.

FUTUYMA DJ. *Evolution*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland. 2005.

GILPIN ME, SOULÉ ME. Minimum viable populations: Processes of species extinction. En: Soulé ME, editor. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates; 1986. p. 19-34.

GOULD SJ. *Hen's teeth and horse's toes: Further reflections in natural history*. New York.: W. W. Norton & Company; 1983.

HURLBERT SH. The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*. 1971;52(4):577-586.

JANIS C. Tapirs as living fossils. En: Eldredge N, Stanley S, editors. *Living Fossils*. New York: Springer Verlag; 1984. p. 80-86.

LEAKEY R, LEWIN R. *The Sixth Extinction: Patterns of life and the future of humankind*. Anchor Books. New York: Random House, Inc; 1996.

LETNIC M, WEBB JK, SHINE R. Invasive cane toads (*Bufo marinus*) cause mass mortality of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*) in tropical Australia. *Biol Conserv*. 2008;141(7):1773-1782.

LIZARRALDE MS. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio*. 1993;22 351-358.

LIZARRALDE MS, VANEGAS C. El castor: un ingeniero exótico en las tierras más australes del planeta. En Primack R, Rozzi R, Feinsinger P, Dirzo R y Massardo F, editores. Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas. Ciudad de México: Fondo de Cultura Económica; 2001. p. 231-232.

LIZCANO DJ, PIZARRO V, CAVALIER J, CARMONA J. Geographic distribution and population size of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in Colombia. J Biogeogr. 2002;29(1):7-16.

LIZCANO DJ, MEDICI P, MONTENEGRO O, CARRILLO L, CAMACHO A, MILLER PS, editores. Taller de conservación de la danta de montaña (*Tapirus pinchaque*). Reporte Final. 2005. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN, USA. Disponible en línea URL://www.tapirs.org.; 2009.

MADSEN T, SHINE R, OLSSON R, WITZELL H. Restoration of an inbred adder population. Nature. 1999;402:34-35.

MAEHR DS. The Florida panther: life and death of a vanishing carnivore. Washington, DC: Island Press; 1997.

MAEHR DS, LACY RC. Avoiding the lurking pitfalls in Florida panther recovery. Wildl Soc Bull. 2002;30(3):971-978.

MAGURRAN AE. Measuring Biological Diversity. Malden: Wiley-Blackwell; 2003.

MARSHALL LG. Who killed Cock Robin? An investigation of the extinction controversy. En: Martin PS, Klein RG, editors. Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution. Tucson: The University of Arizona Press; 1984. p. 785-823.

MATSUBAYASHI K, GOTOH S, KAWAMOTO Y, WATANABE T, NOZAWA K, TAKASAKA M, NARITA T, GRIFFITHS O, STANLEY MA. Clinical examinations on crab-eating macaques in Mauritius. Primates. 1993;33(2):281-288.

MEFFE GK, CARROLL CR, GROOM MJ. What is Conservation Biology? En: Groom MJ, Meffe GK, Carroll CR, editors. Principles of Conservation Biology. Third Edition. Sunderland: Sinauer Associates, Inc; 2006. p. 3-25.

MEFFE GK, CARROLL CR. Principles of Conservation Biology. Second Edition. Sunderland: Sinauer Associates, Inc; 1997.

MITCHELL CE, AGRAWAL AA, BEVERN JD, GILBERT GS, HUFBAUER RA, KLIRONOMOS JN, MARON JL, MORRIS WF, TORCHIN IM, VELASQUEZ DP. Biotic interactions and plant invasions. Ecol Lett. 2006;9(6):726-740.

MORENO C. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, Zaragoza; 2001.

NOSS RF. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. Conserv Biol. 1996;4(4):355-364.

NOSS RF, COOPERRIDER AY. Saving nature's legacy: Protecting and restoring biodiversity. Washington, D.C.: Island Press; 1994.

PHILLIPS BL, BROWN GP, SHINE R. Assessing the potential impact of cane toads on Australian snakes. Conserv Biol. 2003;17(6):1738-1747.

PHILLIPS RF, SHINE GP. An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. Proc R Soc Biol. 2006;273:1545-1550.

PHILLIPS BL, BROWN GP, WEBB JK, SHINE R. Invasion and the evolution of speed in toads. Nature. 2006;439:803.

PHILLIPS B, BROWN GP, GREENLESS M, WEBB JK, SHINE R. Rapid expansion of the cane toad (*Bufo marinus*) invasion front in tropical Australia. Austral Ecol. 2007;32(2):169-176.

PIMM SL, DOLLAR L, BASS OL. The genetic rescue of the Florida panther. Anim Conserv. 2006.9(2)115-122.

RAUP DM. Extinction. Bad genes or bad luck?. W.W. New York: Norton & Company; 1991.

RAYBOULD AF, GRAY AJ, LAWRENCE MJ, MARSHALL DF. The evolution of *Spartina anglica* G. E. Hubbard (Gramineae): Origin and genetic variability. *Biol J Linn Soc Lond.* 1991a;43(2):111-126.

RAYBOULD AF, GRAY AJ, LAWRENCE MJ, MARSHALL DF. The evolution of *Spartina anglica* G. E. Hubbard (Gramineae): genetic variation and status of the parental species in Britain. *Biol J Linn Soc Lond.* 1991b;44(4):369-380.

REID WV, MILLER KR. Keeping Options Alive. The Scientific Basis for Conserving Biodiversity. Washington, D.C.: World Resource Institute; 1989.

ROELKE ME, MARTENSON J, O'BRIEN SJ. The consequences of demographic reduction and genetic depletion in the endangered Florida panther. *Curr Biol.* 1993;3(6):340-350.

SAUNDERS DA, HOBBS RJ, MARGULES CR. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv Biol.* 1991;5(1):18-32.

SEAN M. Black Death. Editorial Pocket Essentials; 2001.

SOULÉ ME. What is conservation biology? *BioScience.* 1985;35:727-734.

SUSSMAN RW, TATTERSALL I. Distribution, abundance and putative ecological strategy of *Macaca fascicularis* on the Island of Mauritius, southwestern Indian Ocean. *Folia Primatol.* 1986;46(1):28-43.

TROTTER MM, MCCULLOCH B. Moas, Men and Middens. En: Martin PS, Klein RG, editors. Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution. Tucson: The University of Arizona Press; 1984. p. 708-727.

VELLEND M, HARMON LJ, LOCKWOOD JL, MAYFIELD MM, HUGHES AR, WARES JP, SAX DF. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends Ecol Evol.* 2007;22(9):481-488.

WICANDER R, MONROE JS. Historical geology. Evolution of the earth and life through time. New York: Editorial West Publishing Company; 1989.

WOLFHEIM JH. Primates of the World: distribution, abundance and conservation. Seattle: University of Washington Press; 1983.

WONHAM M. Species invasions. En Groom MJ, Meffe GK y Carroll CR, editors. Principles of Conservation Biology. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers; 2006. p. 293-331.

WORLD POPULATION PROSPECTS. The 2008 Revision Global Database. United Nations World Population Division. Disponible en: URL: <http://un.org/unpp/>. September 2009.

WORLD WILDLIFE FUND. Living Planet Report 2004. World Wildlife Fund for Nature. Gland, Switzerland. Disponible en: URL: <http://www.unep.org>. September 2009.