

1 The Biologist (Lima), 2026, vol. 24(2), XX-XX.

2 DOI: <https://doi.org/10.62430/rtb20262422214>

3 Este artículo es publicado por la revista The Biologist (Lima), de la Facultad de Ciencias Naturales y
4 Matemática de la Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. Este es un artículo de acceso
5 abierto, distribuido bajo los términos de la licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC
6 BY 4.0) [<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>], que permite el uso, la distribución y la
7 reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original sea debidamente citada como su fuente
8 original.



9 REVIEW ARTICLE / ARTÍCULO DE REVISIÓN

13 SYSTEMATICS AND PHYLOGEOGRAPHY OF THE GENUS 14 *CONIROSTRUM* (THRAUPIDAE, PASSERIFORMES): A REVIEW

16 SISTEMÁTICA Y FILOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *CONIROSTRUM* 17 (THRAUPIDAE, PASSERIFORMES): UNA REVISIÓN

18
19
20 Enzo Peralta-Alcántara^{1*}, Abel Salinas-Inga^{1,2}, Victor Santos-Linares^{1,2},
21 Henry Angulo-Paz¹, Matias Laynes-Espino¹ & Jehoshua Macedo-Bedoya^{1,2}

22
23 ¹ Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San
24 Marcos, Lima, Perú.

25 ² Red de Investigadores en Biodiversidad, Ecología y Conservación (RIBEC).

26
27 enzo.peralta@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0000-0002-7763-0794>

28 abel.salinas1@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0000-0002-2577-1130>

29 victor.santos2@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0009-0009-0379-7469>

30 henry.angulo@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0000-0002-8069-1985>

31 matias.laynes@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0009-0002-7071-7093>

32 jehoshua.macedo@unmsm.edu.pe:  <https://orcid.org/0009-0008-7958-5318>

*Corresponding author: enzo.peralta@unmsm.edu.pe

Peralta-Alcántara *et al.*

Título breve: Systematics and phylogeography of the genus *Conirostrum*

ABSTRACT

The genus *Conirostrum* belongs to the family Thraupidae and has been the subject of recent systematic studies due to its complex taxonomic classification. This article examines the systematics of the genus using molecular and morphological approaches, as well as the geographic distribution of its species. The results provide a deeper understanding of the phylogenetic relationships within the group and suggest implications for conservation and the study of its evolution.

Keywords. Biodiversity – evolution – geographical distribution – phylogeny

RESUMEN

El género *Conirostrum* pertenece a la familia Thraupidae y ha sido objeto de recientes estudios sistemáticos debido a su compleja clasificación taxonómica. Este artículo examina la sistemática del género utilizando enfoques moleculares y morfológicos, así como la distribución geográfica de sus especies. Los resultados proporcionan una comprensión más profunda de las relaciones filogenéticas dentro del grupo y sugieren implicaciones para la conservación y el estudio de su evolución.

Palabras clave: Biodiversidad – distribución geográfica – evolución – filogenia

INTRODUCCIÓN

Las aves constituyen un grupo taxonómico de notable diversidad y amplia distribución a nivel global, con aproximadamente 11000 especies descritas (Lees *et al.*, 2022). Se caracterizan por su capacidad de vuelo, aunque se observan numerosas excepciones en diversas familias que han perdido esta

63 habilidad (Maderspacher, 2022). Entre sus rasgos distintivos destacan
64 adaptaciones anatómicas y fisiológicas altamente especializadas que les han
65 permitido ocupar una diversidad de nichos ecológicos (Zeffer *et al.*, 2003;
66 Corvidae *et al.*, 2006; Caves *et al.*, 2024), así como desarrollar modos de
67 alimentación (Wang & Zhao, 2015) y estrategias reproductivas (Mayr, 2017;
68 Omogiade, 2022) que reflejan su capacidad para prosperar en entornos
69 diversos. Las aves desempeñan funciones ecológicas fundamentales en los
70 ecosistemas (Gastón *et al.*, 2018), como polinizadores (Janeček *et al.*, 2020),
71 dispersores de semillas (García & Martínez, 2012; Godínez-Alvarez *et al.*,
72 2020), reguladores de poblaciones de insectos y plagas (Van-Bael *et al.*, 2008;
73 Maas *et al.*, 2016), y facilitadores del flujo de nutrientes (Bauer & Hoyer, 2014).
74 Su diversidad y presencia son indicadores críticos de la salud ambiental
75 (Fraixedas *et al.*, 2020), lo que las convierte en un objeto de considerable
76 interés para la conservación.

77
78 La familia Thraupidae, comúnmente conocida como los "tángaras" (Burns *et al.*,
79 2014), es uno de los grupos más prominentes y emblemáticos de la
80 avifauna americana, al abarcar alrededor del 12% de la avifauna distribuida
81 por el continente americano (Clements *et al.*, 2019) y totalizar 384 especies
82 que se extienden desde el sur de los Estados Unidos hasta el extremo sur de
83 Sudamérica (Clements *et al.*, 2023). Los miembros de esta familia son
84 conocidos por su colorido plumaje (Price-Waldman *et al.*, 2020) y sus
85 melodiosos cantos (Mason *et al.*, 2017; Fjeldså, 2020), atributos que los hacen
86 particularmente atractivos para los observadores de aves. Los Thraupidae son
87 principalmente aves insectívoras (Sherry *et al.*, 2020) y frugívoras (Aximoff *et al.*,
88 2020), con picos adaptados a su dieta y ecología (Conway & Olsen, 2019;
89 Vinciguerra & Burns, 2021; Vinciguerra *et al.*, 2024). Se encuentran en
90 diversos hábitats (Naoki, 2003; Burns *et al.*, 2014; Barker *et al.*, 2015), que
91 incluyen bosques tropicales y ecosistemas con poca cobertura forestal. Su
92 diversidad morfológica y ecológica es notable, lo que ha llevado a un interés

93 creciente en su sistemática y filogenia (Barker *et al.*, 2015). Estudios recientes
94 han proporcionado información sobre la evolución y las relaciones
95 filogenéticas dentro de esta familia (Barker *et al.*, 2013, 2015; Burns *et al.*,
96 2014, 2016), revelando patrones de diversificación y adaptación.

97
98 El género *Conirostrum*, dentro de la familia Thraupidae (De Juana *et al.*, 2012),
99 se caracteriza por poseer un pico cónico y delgado, adaptado para alimentarse
100 de insectos, néctar, frutos pequeños y semillas (Fierro-Calderón *et al.*, 2006;
101 Soto-Huairi *et al.*, 2019; Gonzalez *et al.*, 2019). La distribución geográfica de
102 *Conirostrum* abarca principalmente América del Sur, con un enfoque particular
103 en regiones como Chile, Ecuador y Perú (Clements *et al.*, 2019). En los últimos
104 años, se han propuesto algunas clasificaciones basadas en análisis genéticos
105 (Burns *et al.*, 2014) que han proporcionado un enfoque más robusto para
106 entender las relaciones filogenéticas dentro del género. Los estudios
107 filogenéticos han revelado que *Oreomanes* actualmente se considera
108 *Conirostrum* (Burns *et al.*, 2003). Esta relación subraya la complejidad de la
109 taxonomía aviar en la región, donde las clasificaciones han variado entre
110 familias como Coerebidae, Parulidae y Thraupidae (Burns *et al.*, 2003). El
111 presente estudio tiene como objetivo revisar las relaciones taxonómicas del
112 género, con un enfoque en las características morfológicas, relaciones
113 filogenéticas y distribución geográfica.

114

115

116 **MATERIALES Y MÉTODOS**

117 **Análisis morfológico:** Para el análisis comparativo de las especies
118 pertenecientes al género *Conirostrum*, se realizaron evaluaciones de su
119 morfología externa, empleando un conjunto de caracteres diagnósticos
120 cuidadosamente seleccionados. Los caracteres fueron codificados siguiendo
121 criterios morfológicos estandarizados, asignando estados de caracteres (Tabla
122 1) cualitativos a cada especie en función de sus atributos observados. Los

datos morfológicos codificados se analizaron utilizando el software TNT (Tree Analysis Using New Technology), seleccionado por su capacidad de implementar algoritmos de búsqueda exhaustiva y heurística, así como por su idoneidad para manejar caracteres morfológicos en análisis filogenéticos. Se emplearon métodos de parsimonia para identificar relaciones filogenéticas, destacando aquellos caracteres compartidos que podrían indicar sinapomorfías dentro de *Conirostrum*. Además, se efectuaron análisis de bootstrap para evaluar la robustez de los nodos en el árbol filogenético resultante, asegurando una representación confiable de las relaciones evolutivas hipotéticas entre las especies. La edición final de los árboles filogenéticos se realizó en Mesquite, software especializado en la manipulación y edición de filogenias. Esto permitió la presentación clara de los clados resultantes y la identificación de patrones morfológicos compartidos, facilitando la interpretación visual de las relaciones taxonómicas dentro del género *Conirostrum*. Este árbol fue posteriormente editado y visualizado en el software FigTree (versión 1.4.4) para ajustar su presentación gráfica, incluyendo la orientación de las ramas.

Tabla 1. Caracteres polarizados para el análisis filogenético de las especies *Conirostrum*.

Caracteres	Estado 1	Estado 2
Tonalidad del píleo comparada con la frente	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de los auriculares comparado con nuca	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de la nuca comparado con el obispillo	Igual (0)	Distinto (1)

Tonalidad de las supracoberteras caudales comparado con las infracoberteras caudales	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de las supracoberteras caudales comparado con la cola	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la cola	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la frente	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con el vientre	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad del ala en general comparado con el pecho	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de las patas comparado con el área cloacal	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad del pecho comparado con la garganta	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de la garganta comparado con el mentón	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad del ala en general comparada con el píleo	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad del ala en general comparada con los auriculares	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de la cola comparado con el píleo	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de los auriculares comparado con la frente	Igual (0)	Distinto (1)
Matizes del iris comparado con los auriculares	Distintos (0)	Igual (1)
Manchas en las coberteras pequeñas	Presente (0)	Ausente (1)
Manchas en las coberteras medianas	Presente (0)	Ausente (1)
Manchas en las coberteras grandes	Presente (0)	Ausente (1)
Manchas en las plumas primarias	Presente (0)	Ausente (1)
Tonalidad de la pata comparado con el pico	Igual (0)	Distinto (1)

Tonalidad de la cola comparado con la frente	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de los auriculares comparado con el píleo	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de la cola comparado con la frente	Igual (0)	Distinto (1)
Tonalidad de los auriculares comparado con el píleo	Igual (0)	Distinto (1)

143

144 **Análisis molecular:** Para el análisis molecular, se seleccionaron genes
145 evolutivamente conservados reportados en GenBank, específicamente los
146 genes mitocondriales MT-ND2 y MT-CYB, debido a su utilidad en estudios
147 filogenéticos y por sus características de alta variabilidad interespecífica en
148 muchas taxonomías. El gen MT-ND2, que codifica la subunidad NADH
149 deshidrogenasa 2 de la cadena de transporte de electrones en la membrana
150 mitocondrial interna (Gusdon et al., 2008; Zhang *et al.*, 2015), y el gen MT-
151 CYB, que produce la proteína citocromo b implicada en la conversión de
152 energía celular (Saleh *et al.*, 2022), fueron identificados en cada organismo
153 estudiado. Es importante señalar que no se encontraron secuencias de ND2
154 para *C. rufum*, *C. binghami* y *C. albifrons*, ni de CYTB para *C. sitticolor* en
155 GenBank. Las secuencias obtenidas en formato FASTA fueron alineadas en
156 el software MEGA (versión 4.0), y se construyó la filogenia utilizando el método
157 Neighbor-Joining (NJ), con el test de p-distance y 1000 repeticiones bootstrap,
158 considerando transiciones y transversiones. Finalmente, para un análisis
159 filogenético complementario, se generó un árbol filogenético utilizando el
160 método de máxima verosimilitud (Maximum Likelihood) en IQ-TREE. Este
161 árbol fue posteriormente editado y visualizado en el software FigTree (versión
162 1.4.4) para ajustar su presentación gráfica, incluyendo la orientación de las
163 ramas y la incorporación de valores bootstrap.

164 En ambos casos, tanto para el análisis morfológico como para el molecular se
165 utilizó *Sicalis flaveola* (Linnaeus, 1766) como grupo externo porque pertenece

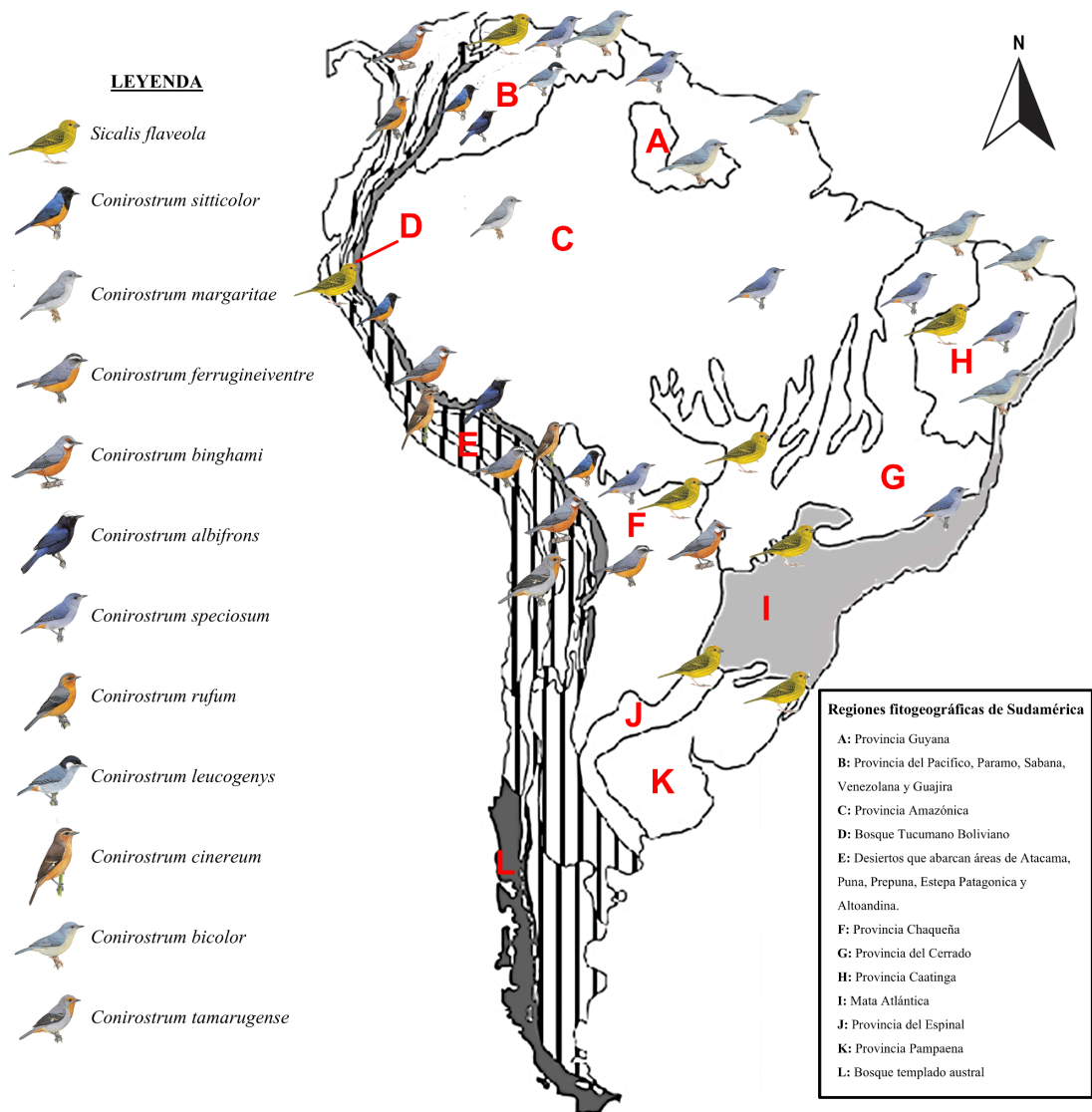
166 a un linaje cercano dentro de Thraupidae, lo que permite una comparación
167 adecuada sin formar parte del grupo interno. Su inclusión permite enraizar el
168 árbol filogenético y establecer la dirección de los cambios evolutivos,
169 facilitando la identificación del ancestro común y la resolución de las relaciones
170 entre las especies de *Conirostrum*.

171

172 **Análisis filogeográfico:** Se llevó a cabo un registro de las especies del
173 género *Conirostrum* utilizando bases de datos como eBird y Cornell Lab Birds
174 of the World. Con la información recopilada, se clasificaron las especies según
175 las provincias fitogeográficas correspondientes (Cabrera & Willink, 1973) (Fig.
176 1). Posteriormente, se empleó el software RASP para realizar el análisis, en
177 conjunto con un árbol filogenético de consenso. Finalmente, se reconstruyó un
178 árbol filogenético mediante el método de Statistical Dispersal-Vicariance
179 Analysis (S-DIVA), que sirvió como base para un análisis posterior.

180

181



182

183 **Figura 1.** Mapa de distribución del género *Conirostrum*, basado en regiones
184 fitogeográficas según Cabrera & Willink (1973).

185 **Clave dicotómica:** La clave dicotómica para el género *Conirostrum* se
186 desarrolló a partir de un conjunto de datos codificados que incluía caracteres
187 morfológicos binarios asignados a cada especie. Mediante un proceso
188 jerárquico, se seleccionaron caracteres en cada bifurcación para separar
189 eficientemente las especies hasta que todas quedaron identificadas de forma
190 única. Finalmente, la clave fue validada para asegurar su coherencia y
191 funcionalidad taxonómica.

192 **Aspectos éticos.** Aseguramos que se ha cumplido con todos los aspectos
193 éticos a nivel nacional e internacional en todo momento.

194

195 **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

196 **Análisis morfológico:** El análisis filogenético del género *Conirostrum*,
197 utilizando como grupo externo a *S. flaveola*, reveló una topología bien resuelta
198 tras examinar 10.065 reordenamientos (Fig. 2). El árbol más parsimonioso
199 obtuvo una puntuación de 116, siendo este valor retenido como el mejor score
200 tras el análisis exhaustivo, completado en 0.05 segundos. La topología
201 resultante muestra a *S. flaveola* como grupo externo, confirmando la monofilia
202 del género *Conirostrum*. El clado principal incluye una serie de relaciones
203 secuenciales entre las especies, comenzando con *C. sitticolor*, seguido de *C.*
204 *bicolor*, *C. margaritae* y *C. speciosum*. Las especies restantes (*C. leucogenys*,
205 *C. albifrons*, *C. ferrugineiventre*, *C. binghami*, *C. tamarugense*, *C. cinereum* y
206 *C. rufum*) forman un grupo monofilético derivado. Tenemos que *C. sitticolor* y
207 *C. bicolor* son especies basales dentro del género. Se observa un clado
208 terminal que incluye *C. binghami*, *C. tamarugense*, *C. cinereum* y *C. rufum*,
209 siendo estas últimas dos especies las más estrechamente relacionadas según
210 la topología obtenida.

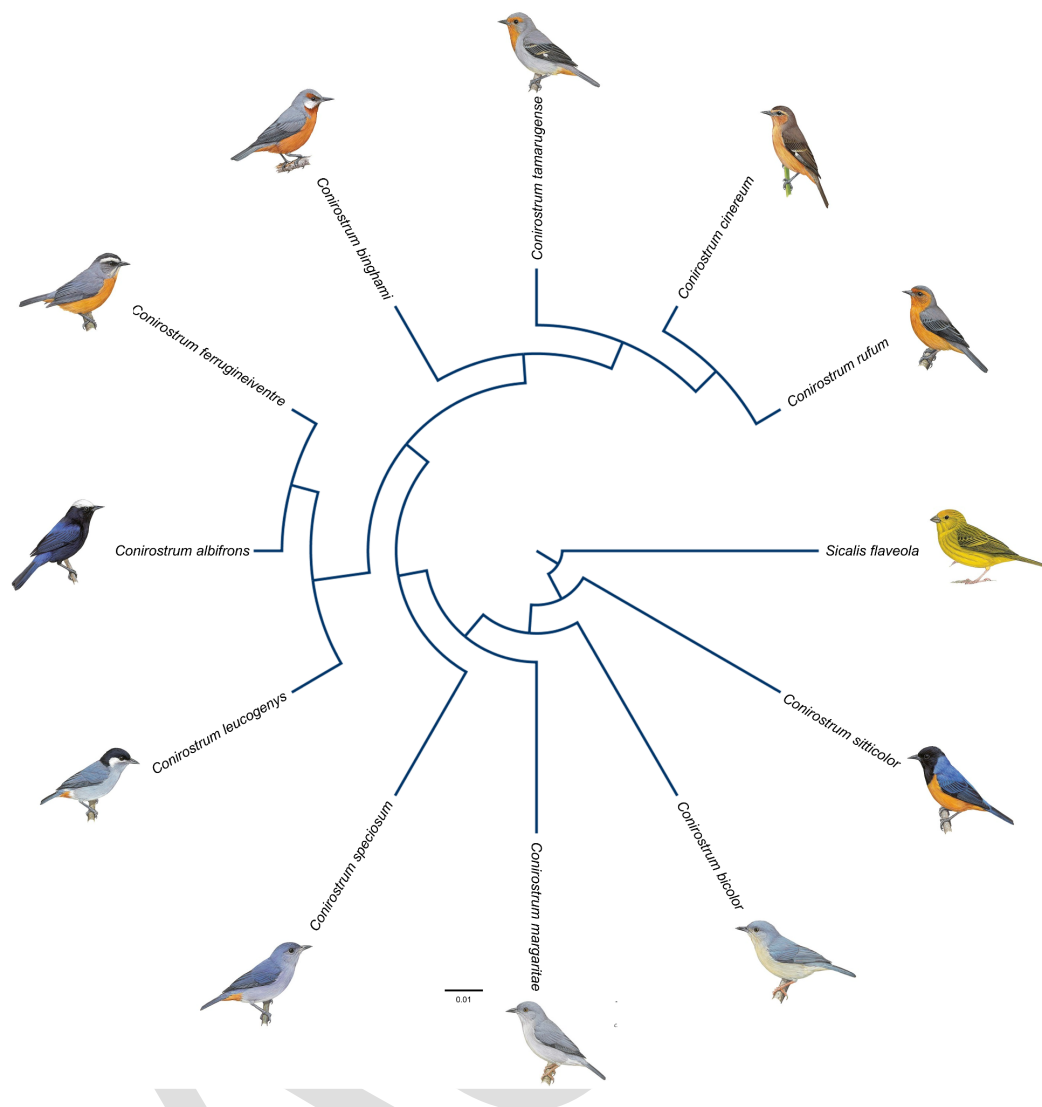


Figura 2. Árbol filogenético realizado con caracteres morfológicos.

Los índices de consistencia y retención mostraron valores idénticos de 0,480 para todos los niveles analizados. El análisis filogenético reveló que las especies del género *Conirostrum* forman un grupo monofilético con un fuerte soporte de bootstrap del 100%, como se evidencia tanto en el análisis de bootstrap estándar (1000 réplicas, cut=50) como en el análisis de Jackknifing (P=36). La topología del árbol muestra una estructura jerárquica clara donde *Sicalis flaveola* se posiciona como grupo hermano del resto de las especies. El soporte relativo de Bremer (calculado a partir de 4 árboles) muestra valores

221 significativos del 100% en varios nodos clave, particularmente en los clados
222 que incluyen a *C. leucogenys*, *C. albifrons* y *C. ferrugineiventre*, así como en
223 el nodo que incluye solamente a *C. albifrons* y *C. ferrugineiventre*.

224 La estructura jerárquica del árbol sugiere una serie de eventos de especiación
225 secuenciales que han dado forma a la diversidad actual de *Conirostrum*. Los
226 patrones de ramificación indican una diversificación gradual, con varios
227 eventos de cladogénesis bien definidos que han resultado en la actual
228 distribución de especies dentro del género.

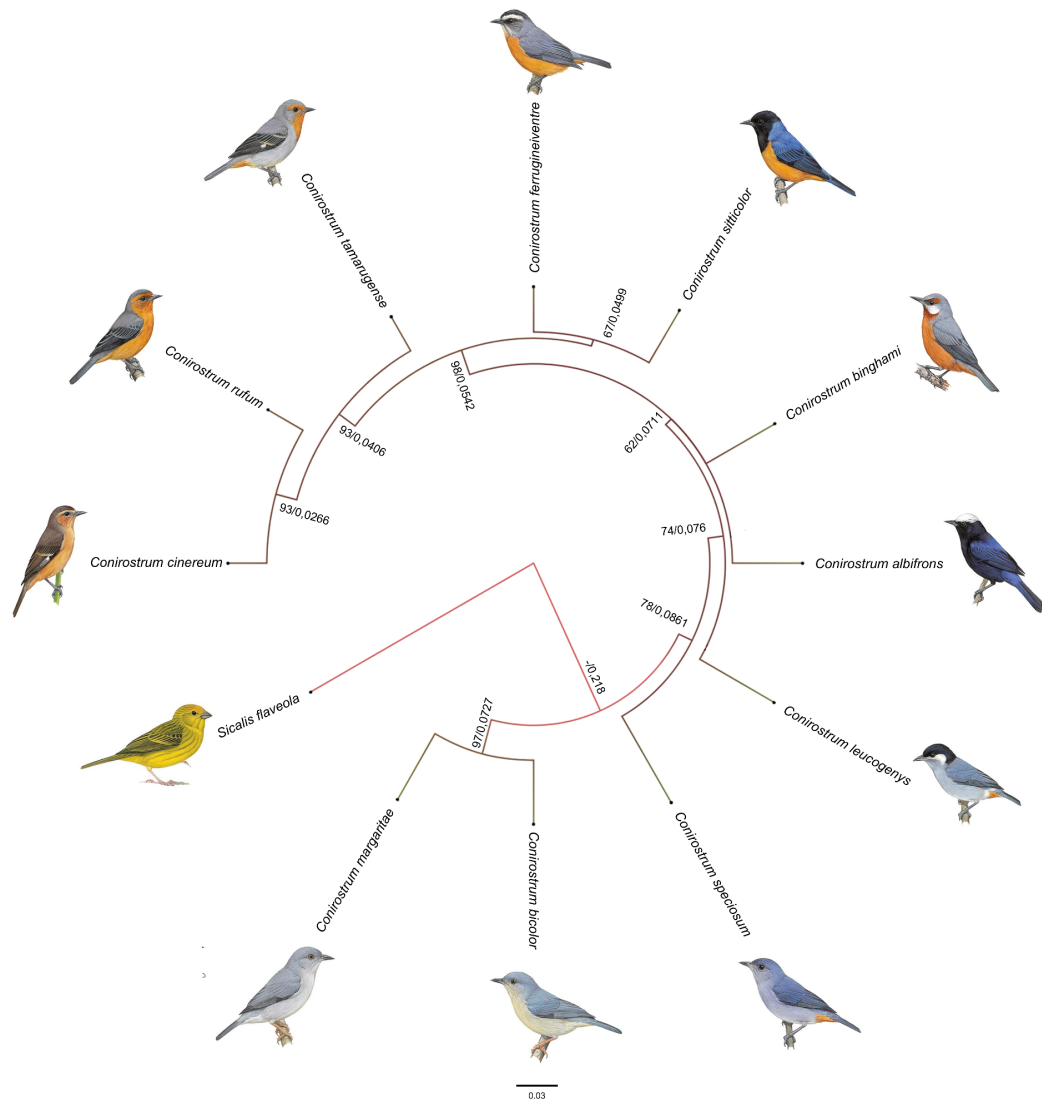
229 Si bien los valores del soporte de bootstrap y del soporte de Bremer alcanzaron
230 niveles significativos, es necesario abordar críticamente el uso exclusivo de
231 caracteres cromáticos en la reconstrucción morfológica. La literatura advierte
232 que la coloración, aunque potencialmente informativa, puede estar influida por
233 presiones selectivas no filogenéticas, como el mimetismo, el aposematismo o
234 la adaptación local (Areekul & Quicke, 2006; Pérez I de Lanuza *et al.*, 2019).
235 En especies polimórficas, como se ha evidenciado en reptiles, las variaciones
236 cromáticas suelen reflejar divergencias geográficas más que linajes
237 filogenéticos directos (Pérez I de Lanuza *et al.*, 2019). Además, se sabe que
238 en las aves, la coloración del plumaje responde a una combinación compleja
239 de presiones selectivas, entre las que destaca la selección sexual, aunque no
240 de forma exclusiva (Dale *et al.* 2015; Price, 2019). Esta puede favorecer la
241 aparición de rasgos visuales elaborados que no reflejan necesariamente la
242 historia filogenética del grupo (Dale *et al.*, 2015; Price, 2019). En
243 consecuencia, el uso exclusivo del color como carácter morfológico puede
244 introducir sesgos interpretativos (Bennett *et al.*, 1994) especialmente cuando
245 no se consideran los mecanismos evolutivos subyacentes. Por ello, si bien los
246 patrones observados en nuestro árbol morfológico pueden coincidir
247 parcialmente con agrupamientos moleculares o biogeográficos, su validez
248 debe ser evaluada con precaución. En consecuencia, el árbol morfológico
249 basado solo en patrones de color puede sobrestimar la similitud evolutiva entre

250 taxones y entrar en conflicto con topologías derivadas de datos moleculares o
251 morfología estructural. Por ello, si bien la estructura jerárquica del árbol sugiere
252 eventos de cladogénesis bien definidos, es necesario interpretar estos
253 resultados con cautela y priorizar análisis integrativos que combinen múltiples
254 líneas de evidencia para una inferencia más robusta de la historia evolutiva de
255 este género.

256 **Análisis molecular:** Los resultados del análisis filogenético del género
257 *Conirostrum* revelan una historia evolutiva compleja y bien estructurada,
258 fundamentada en el análisis combinado de valores de soporte bootstrap (BS)
259 y probabilidades posteriores bayesianas (PP). El género se confirma como un
260 grupo monofilético, con *S. flaveola* posicionada claramente como grupo
261 externo. El análisis revela varios clados con distintos niveles de soporte
262 estadístico, donde destacan particularmente las relaciones entre las especies
263 más derivadas (Fig. 3). El clado más robusto está formado por *Conirostrum*
264 *bicolor* y *C. margaritae*, con un soporte excepcionalmente alto (BS = 97%, PP
265 = 0,07), sugiriendo una divergencia evolutiva relativamente reciente y bien
266 establecida entre estas especies hermanas. Otro grupo fuertemente
267 respaldado incluye el clado formado por *C. cinereum*, *C. rufum* y *C.*
268 *tamarugense* (BS = 93%, PP = 0,02-0,04), lo que indica una estrecha relación
269 evolutiva entre estos taxones y sugiere una historia compartida de
270 diversificación. Las relaciones evolutivas se vuelven progresivamente menos
271 robustas hacia la base del árbol, como se evidencia en el clado que incluye *C.*
272 *ferrugineiventris* y *C. sitticolor*, que muestra un soporte moderado (BS = 67%,
273 PP = 0,049), y el grupo que incorpora a *C. leucogenys* con un soporte similar
274 (BS = 74%, PP = 0,07). Esta pérdida gradual de soporte estadístico hacia la
275 base del árbol es un patrón común en análisis filogenéticos y puede
276 interpretarse como el resultado de eventos de diversificación rápida o antiguos
277 que han dejado señales filogenéticas más difíciles de resolver. La topología
278 general del árbol sugiere un patrón de diversificación gradual dentro del

género, con eventos de especiación bien definidos en los clados terminales y relaciones más ambiguas en los nodos basales. La congruencia entre los valores de bootstrap y las probabilidades posteriores bayesianas en los clados principales refuerza la confiabilidad de estas relaciones evolutivas, particularmente en las ramas más derivadas del árbol. Esta estructura filogenética tiene importantes implicaciones para la comprensión de la historia evolutiva del género *Conirostrum*, sugiriendo que el grupo ha experimentado períodos de radiación adaptativa seguidos por una diversificación más gradual en tiempos más recientes. Los patrones de soporte estadístico observados también proporcionan información valiosa sobre la temporalidad relativa de los eventos de especiación, con las relaciones más recientes mostrando señales filogenéticas más claras y mejor resueltas. La metodología empleada, que combina análisis de bootstrap y bayesianos, proporciona una evaluación robusta y complementaria de la confiabilidad de las relaciones filogenéticas, donde los valores de bootstrap superiores al 90% y las probabilidades posteriores bayesianas mayores a 0,95 indican un soporte particularmente fuerte para las relaciones evolutivas inferidas. Según la literatura de Burns *et al.* (2014), las especies *C. bicolor* y *C. margaritae* están estrechamente relacionadas, al igual que *C. cinereum* y *C. rufum*, y *C. sitticolor* y *C. ferrugineiventre*, lo cual concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio, reforzando las evidencias sobre las relaciones filogenéticas dentro del género. Ahora, si bien los resultados muestran una alta congruencia y clados con buen soporte, debemos considerar que la confiabilidad de estas relaciones se encuentra estrechamente relacionada con el tipo de evidencia molecular usada. Se demostró que el ADN mitocondrial puede no constituir evidencia evolutiva totalmente independiente, motivo por el cual se pueden estar pasando por alto eventos evolutivos como la retención de polimorfismos ancestrales o la introgresión, lo cual puede originar la obtención de árboles sesgados (McKay & Zink, 2010; DeRaad *et al.*, 2023). Asimismo, también se sostiene que la incorporación de marcadores nucleares y el empleo de

309 métodos filogenéticos adicionales permitirían evaluar si las relaciones
 310 recuperadas se mantienen al ampliar la evidencia molecular, añadidos los
 311 cuales pueden ser sumamente útiles en futuras investigaciones acerca de la
 312 historia evolutiva del género (DeRaad *et al.*, 2023).



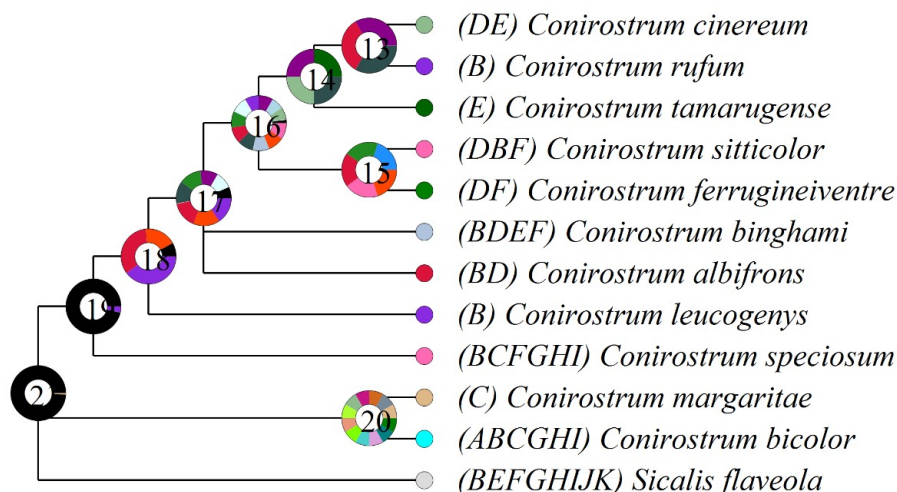
313

314 **Figura 3.** Árbol filogenético con base en caracteres genéticos.

315 **Análisis biogeográfico:** La reconstrucción biogeográfica representada en el
 316 árbol filogenético (Fig. 4) evidencia un patrón evolutivo distintivo en el género
 317 *Conirostrum* y *S. flaveola*. Cada nodo corresponde a un ancestro hipotético,

318 cuyas posibles distribuciones geográficas se infieren a partir de combinaciones
319 de provincias fitogeográficas ocupadas por las especies (Fig. 1). Las ramas
320 ilustran procesos evolutivos clave, como eventos de dispersión, vicariancia y
321 contracción de rango. El análisis filogenético con S-DIVA muestra que el
322 género *Conirostrum* se originó en la región andina del norte de Sudamérica
323 (región B del mapa), y desde allí se diversificó en dos grandes grupos. Uno se
324 dispersó hacia zonas del altiplano, desiertos y bosques tucumanos (regiones
325 D, E y F), dando lugar a especies como *C. cinereum* y *C. ferrugineiventre*,
326 mientras que el otro grupo expandió su distribución hacia la Amazonía,
327 Cerrado y zonas más australes (regiones C, G, H, I, J y K), como ocurre con
328 *C. margaritae* y *C. speciosum*. Esta historia evolutiva, representada en el árbol,
329 concuerda con el mapa de distribución actual de las especies, apoyando un
330 origen andino con múltiples eventos de dispersión hacia diferentes regiones
331 fitogeográficas de Sudamérica. Este análisis no solo destaca el impacto de
332 eventos históricos, como la orogenia andina (Moncada *et al.*, 2014) y las
333 fluctuaciones climáticas, en la configuración actual de las distribuciones del
334 género *Conirostrum*. Además, evidencia cómo las dinámicas ambientales y
335 geológicas han moldeado sus trayectorias evolutivas, favoreciendo una
336 notable plasticidad ecológica. Esta flexibilidad les permite colonizar una amplia
337 gama de ambientes, incluidos aquellos transformados por la actividad humana,
338 como paisajes agrícolas y urbanos. Se observa también que las especies con
339 mayor distribución fueron *C. bicolor* y *C. speciosum*, lo que sugiere una notable
340 capacidad de adaptación a entornos no forestales. Esto se confirma en
341 estudios recientes de *C. speciosum* (Tavares, 2024), que ponen en duda las
342 clasificaciones tradicionales que vinculan estrictamente a esta especie, junto
343 a *C. margaritae* en otros casos, con hábitats boscosos con presencia de
344 *Cecropia* (Ribon & Simon, 1997; Melo *et al.*, 2020), o manglares, como es el
345 caso de *C. bicolor* (Matta-Pereira *et al.*, 2024).

Estudios recientes revelaron que poblaciones de *G. bicolor* del río Amazonas presentan una diferenciación genómica notable con respecto a poblaciones aisladas de Río Branco, implicando que los cambios en la conectividad durante el Pleistoceno tardío causaron dicha estructura genética (Luna *et al.*, 2023). Bajo esta premisa, se debe aclarar que la historia biogeográfica de las aves no se encuentra delimitada por un único factor (Capurucho *et al.*, 2024), pues al demostrar que linajes de aves andinas y orientales de Sudamérica se encuentran conectados de manera histórica, sugiere que las barreras geográficas y vías de dispersión pueden actuar de manera complementaria al momento de reconstruir el linaje (Bolívar-Leguizamón *et al.*, 2024). Sin embargo, una mayor diferenciación filogeográfica en los Andes no implica que las tasas de especiación aumenten (Wacker & Winger, 2024). Por este motivo se hace necesario incorporar estimaciones temporales de divergencia y una comparación explícita de escenarios biogeográficos alternativos.



360

Figura 4. Resultado del análisis del S-DIVA en RASP.

La mayoría de las especies del género *Conirostrum* enfrentan serias amenazas asociadas a la pérdida y fragmentación de su hábitat, atribuibles principalmente a actividades agrícolas y ganaderas. Esta problemática es

364

365 particularmente evidente en ecosistemas críticos como los bosques de
366 *Polylepis*, donde la degradación ambiental pone en riesgo la supervivencia de
367 estas aves (Gómez *et al.*, 2019) ya que *C. binghami*, *C. tamarugense* y *C.*
368 *cinereum* se encuentran asociadas a estos bosques (Sevillano-Ríos *et al.*,
369 2018; Gómez *et al.*, 2019; Soto-Huairi *et al.*, 2019) guardando una relación
370 con lo observado en el resultado del análisis del S-DIVA. Estas especies son
371 fundamentales en los ecosistemas de alta montaña, pues contribuyen a la
372 dispersión de semillas y al control de insectos (Soto-Huairi, 2019); sin
373 embargo, muchas de ellas enfrentan riesgos significativos debido a la
374 expansión agrícola y al cambio climático, que amenazan los hábitats de los
375 que dependen (Sevillano-Ríos *et al.*, 2018; Soto-Huairi, 2019). Por otra parte,
376 en los Andes secos de Chile, las prácticas agrícolas tradicionales han
377 favorecido la creación de microhábitats que sostienen tanto especies
378 residentes como migratorias, entre ellas *C. tamarugense*. Durante las
379 estaciones no reproductivas, esta ave depende de la disponibilidad de
380 artrópodos en estos paisajes, destacando la relevancia de incorporar prácticas
381 agrícolas sostenibles en los programas de conservación (Araneda *et al.*, 2018).
382 Además, la expansión geográfica de especies como *C. bicolor* hacia el sur de
383 Brasil, registrada por Amorim & Piacentini (2007), refleja la influencia del
384 cambio climático y la transformación del hábitat en los patrones de distribución.
385 Por todo lo mencionado anteriormente, varias especies de este género están
386 clasificadas como vulnerables según la Lista Roja de la UICN, lo que resalta
387 la necesidad urgente de desarrollar estrategias de conservación específicas y
388 adaptadas a sus requerimientos ecológicos.

389

390 **Clave dicotómica del género:** La clave dicotómica para el género
391 *Conirostrum* se desarrolló a partir de características morfológicas robustas que
392 permitieron una identificación precisa y confiable de las especies. Estos rasgos
393 fueron lo suficientemente diferenciados como para construir un árbol

394 filogenético basado en ellos, lo que respalda su validez en la identificación
 395 taxonómica dentro del género.

-
- 396 1 Tonalidad del píleo comparado con la frente es igual
 397 2
- 398 1' Tonalidad del píleo comparada con la frente es
 399 distinta.....7
- 400 2 Tonalidad del ala en general comparado con los auriculares es igual
 401 3
- 402 2' Tonalidad del ala en general comparado con los auriculares es distinta
 403 5
- 404 3 Tonalidad de los auriculares comparado con nuca es
 405 igual.....4
- 406 3' Tonalidad de los auriculares comparada con nuca es distinta.....
 407 *C. sitticolor*
- 408 4 Tonalidad de la nuca comparado con el obispillo es igual
 409*C. bicolor*
- 410 4' Tonalidad de la nuca comparado con el obispillo es distinta.....*C.*
 411 *albifrons*
- 412 5 Tonalidad de la nuca comparado con el obispillo es igual
 413 6
- 414 5' Tonalidad de la nuca comparado con el obispillo es distinta*C.*
 415 *leucogenys*
- 416 6 Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con el vientre es
 417 igual*C.*
 418 *margaritae*
- 419 6' Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con el vientre es
 420 distinta
 421 *C. speciosum*
- 422 7 Tonalidad de los auriculares comparado con nuca es igual
 423 8

- 424 7' Tonalidad de los auriculares lo comparado con nuca es distinta
 425 9
- 426 8 Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la frente es igual
 427 C.
 428 *tamarugense*
- 429 8' Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la frente es
 430 distinta
 431 C.
 432 *ferrugineiventre*
- 433 9 Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la cola es igual
 434 C.
 435 *cinereum*
- 436 9' Tonalidad de las infracoberteras caudales comparado con la cola es
 437 distinta 10
- 438 10 Tonalidad de la garganta comparado con el mentón es igual
 439 C. *rufum*
- 440 10' Tonalidad de la garganta comparado con el mentón es distinta
 441 C. *binghami*
 442
- 443 La sistemática de *Conirostrum* se clarifica mediante análisis integrados de
 444 morfología y genética. Se recomienda la realización de estudios adicionales
 445 morfológicos y ecológicos para entender un poco más sobre la sistemática de
 446 este género. La investigación sobre *Conirostrum* no solo contribuye a la
 447 comprensión de este grupo, sino que también es fundamental para la
 448 conservación de sus especies en un contexto de pérdida de hábitat y cambio
 449 climático.

450
 451

452 **AGRADECIMIENTOS**

453 Agradecemos a los docentes del curso de Sistemática, quienes, con su
 454 conocimiento, dedicación y orientación, nos brindaron las herramientas
 455 conceptuales y metodológicas necesarias para la elaboración de este trabajo.

456

457 **Author contributions: CRediT (Contributor Roles Taxonomy)**

458 **EPA** = Enzo Peralta-Alcántara
 459 **ASI** = Abel Salinas-Inga
 460 **VSL** = Victor Santos-Linares
 461 **HAP** = Henry Angulo-Paz
 462 **MLE** = Matias Laynes-Espino
 463 **JMB** = Jehoshua Macedo-Bedoya
 464
 465
 466 **Conceptualization:** ASI, VSL, JMB
 467 **Data curation:** ASI, VSL, JMB
 468 **Formal Analysis:** ASI, VSL, JMB
 469 **Funding acquisition:** EPA, ASI
 470 **Investigation:** EPA, ASI, HAP, MLE, JMB
 471 **Methodology:** ASI, VSL, JMB
 472 **Project administration:** EPA, MLE, JMB
 473 **Resources:** EPA, ASI, VSL, HAP
 474 **Software:** ASI, VSL, HAP, JMB
 475 **Supervision:** EPA, ASI, HAP, MLE, JMB
 476 **Validation:** VSL, JMB, ASI, MLE
 477 **Visualization:** EPA, ASI, VSL, MLE, JMB
 478 **Writing – original draft:** ASI, VSL, JMB
 479 **Writing – review & editing:** EPA, ASI, JMB

480
 481

482 **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

483 Araneda, P., Sielfeld, W., Bonacic, C., & Ibarra, J. (2018). Bird diversity along
 484 elevational gradients in the dry tropical Andes of northern Chile: the
 485 potential role of Aymara indigenous traditional agriculture. *Plos One*, 13,
 486 e0207544.

- 487 Areekul, B., & Quicke, D. L. J. (2006). The use of colour characters in
488 phylogenetic reconstruction. *Biological Journal of the Linnean Society*,
489 88, 193-202,
- 490 Amorim, J., & Piacentini, V. (2007). Novas áreas de ocorrência de três
491 passeriformes no sul do Brasil. *Lundiana International Journal of*
492 *Biodiversity*, 8, 69-73.
- 493 Aximoff, I.A., Soares, H.M., & Bernadello, G. (2020). *Acnistus arborescens*
494 (Solanaceae): an important food resource for birds in an Atlantic Forest
495 site, Southeastern Brazil. *Rodriguésia*, 71, e02232018.
- 496 Barker, F.K., Burns, K.J., Klicka, J., Lanyon, S.M., & Lovette, I.J. (2013). Going
497 to extremes: Contrasting rates of diversification in a recent radiation of
498 New World passerine birds. *Systematic Biology*, 62, 298–320.
- 499 Barker, F.K., Burns, K.J., Klicka, J., Lanyon, S.M., & Lovette, I.J. (2015). New
500 insights into New World biogeography: An integrated view from the
501 phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and
502 allies. *The Auk*, 132, 333–348.
- 503 Bauer, S., & Hoyer, B.J. (2014). Migratory animals couple biodiversity and
504 ecosystem functioning worldwide. *Science*, 344: 1242552.
- 505 Bennett, A. T., Cuthill, I. C., & Norris, K. J. (1994). Sexual selection and the
506 mismeasure of color. *The American Naturalist*, 144, 848-860.
- 507 Bolívar-Leguizamón, S. D., Bocalini, F., Silveira, L.F., & Bravo, G. A. (2024).
508 The role of biogeographical barriers on the historical dynamics of
509 passerine birds with a circum-Amazonian distribution. *Ecology and*
510 *Evolution*, 14, e10860.
- 511 Burns, K.J., Hackett, S.J., & Klein, N.K. (2003). Phylogenetic relationships of
512 neotropical honeycreepers and the evolution of feeding morphology.
513 *Journal of Avian Biology*, 34, 360-370.
- 514 Burns, K.J., Shultz, A.J., Title, P.O., Mason, N.A., Barker, F.K., Klicka, J.,
515 Lanyon, S.M., & Lovette, I.J. (2014). Phylogenetics and diversification of
516 tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of

- 517 Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 41–
518 77.
- 519 Burns, K.J., Unitt, P., & Mason, N.A. 2016. A genus-level classification of the
520 family Thraupidae (Class Aves: Order Passeriformes). *Zootaxa*, 4088,
521 329-354.
- 522 Cabrera, A.L., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina* (Vol. 13,
523 1^{ra} ed.). Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- 524 Capurcho, J.M.G., Musher, L.J., Lees, A., Rego, M. A., Del-Rio, G., Aleixo,
525 A., Luzuriaga-Aveiga, V.E., Ferreira, M., Ribas, C.C., & Thom, G. (2024).
526 Amazonian avian biogeography: BROADSCALE patterns, microevolutionary
527 processes, and habitat-specific models revealed by multidisciplinary
528 approaches. *Ornithology*, 141, ukad051.
- 529 Caves, E.M., Fernández-Juricic, E., & Kelley, L.A. (2024). Ecological and
530 morphological correlates of visual acuity in birds. *Journal of Experimental*
531 *Biology*, 227, jeb246063.
- 532 Clements, J.F., Schulenberg, T.S., Iliff, M.J., Roberson, D., Fredericks, T.A.,
533 Sullivan, B.L., & Wood, C.L. (2019). The eBird/Clements checklist of birds
534 of the world: v2019. Cornell Lab of Ornithology, Estados Unidos,
535 consultado el 2 de mayo de 2026.
- 536 Clements, J.F., Rasmussen, P.C., Schulenberg, T.S., Iliff, M.J., Fredericks,
537 T.A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Spencer, A., Billerman, S.M., Sullivan,
538 B.L., & Wood, C.L. (2023). The eBird/Clements checklist of Birds of the
539 World: v2023. Cornell Lab of Ornithology. Estados Unidos, consultado el
540 15 de mayo de 2026.
- 541 Corvidae, E.L., Bierregaard, R.O., & Peters, S.E. (2006). Comparison of wing
542 morphology in three birds of prey: correlations with differences in flight
543 behavior. *Journal of Morphology*, 267, 612-622.
- 544 Conway, M., & Olsen, B.J. 2019. Contrasting drivers of diversification rates on
545 islands and continents across three passerine families. *Proceedings of*
546 *the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20191757.

- 547 Dale, J., Dey, C. J., Delhey, K., Kempenaers, B., & Valcu, M. (2015). The
548 effects of life history and sexual selection on male and female plumage
549 colouration. *Nature*, 527(7578), 367-370.
- 550 De Juana, E., Del Hoyo, J., Fernández-Cruz, M., Ferrer, X., Sáez-Royuela, R.,
551 & Sargatal, J. (2012). Nombres en castellano de las aves del mundo
552 recomendados por la Sociedad Española de Ornitología. *Ardeola*, 59,
553 157-166.
- 554 DeRaad, D. A., McCullough, J. M., DeCicco, L. H., Hime, P. M., Joseph, L.,
555 Andersen, M. J., & Moyle, R. G. (2023). Mitonuclear discordance results
556 from incomplete lineage sorting, with no detectable evidence for gene
557 flow, in a rapid radiation of *Todiramphus* kingfishers. *Molecular Ecology*,
558 32, 4844–4862.
- 559 Fierro-Calderón, K., Estela, F.A., & Chacón-Ulloa, P. (2006). Observaciones
560 sobre las dietas de algunas aves de la Cordillera Oriental de Colombia a
561 partir del análisis de contenidos estomacales. *Ornitología Colombiana*, 4,
562 6-15.
- 563 Fjeldså, J. (2020). The New World sparrows and their allies. In *The Largest*
564 *Avian Radiation. The Evolution of Perching Birds, or the Order*
565 *Passeriformes* (J. Fjeldså, J. Christidis, & P. G. P. Erikson, Eds.). Lynx
566 Edicions, pp. 297–318
- 567 Fraixedas, S., Lindén, A., Piha, M., Cabeza, M., Gregory, R., & Lehikoinen, A.
568 (2020). A state-of-the-art review on birds as indicators of biodiversity:
569 Advances, challenges, and future directions. *Ecological Indicators*, 118,
570 106728.
- 571 García, D., & Martínez, D. (2012). Species richness matters for the quality of
572 ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds.
573 *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3106-3113.
- 574 Gastón, K.J., Cox, D.T.C., Canavelli, S.B., García, D., Hughes, B., Maas, B.,
575 Martínez, D., Ogada, D., & Niger, R. (2018). Population Abundance and

- 576 Ecosystem Service Provision: The Case of Birds. *BioScience*, 68, 264-
577 272.
- 578 Godínez-Alvarez, H., Ríos-Casanova, L., & Peco, B. (2020). Are large
579 frugivorous birds better seed dispersers than medium- and small-sized
580 ones? Effect of body mass on seed dispersal effectiveness. *Ecology and*
581 *Evolution*, 10, 6136-6143.
- 582 Gómez, I., Calbimonte, R., Domic, A., Palabral-Aguilera, A., Hurtado, R., &
583 Liberman, M. (2019). Ensamblajes de aves de los bosques endémicos de
584 polylepis pacensis en Bolivia. *Ornitología Neotropical*, 30, 27-31.
- 585 Gonzalez, O., Díaz, C., & Britto, B. (2019). Assemblage of Nectarivorous Birds
586 and their Floral Resources in an Elfin Forest of the Central Andes of Peru.
587 *Ecología Aplicada*, 18, 21-35.
- 588 Gusdon, A.M., Votyakova, T.V., & Mathews, C.E. (2008). mt-Nd2a suppresses
589 reactive oxygen species production by mitochondrial complexes I and III.
590 *Journal of Biological Chemistry*, 283, 10690-10697.
- 591 Janeček, Š., Chmel, K., Uceda, G., Janečková, P., Chmelová, E., Sejřová, Z.,
592 & Luma, F. (2020). Ecological fitting is a sufficient driver of tight
593 interactions between sunbirds and ornithophilous plants. *Ecology and*
594 *Evolution*, 10, 1784–1793.
- 595 Lees, A.C., Haskell, L., Allinson, T., Bezeng, S.B., Burfield, I.J., Rengifo, L.M.,
596 Rosenberg, K.V., Viswanathan, A., & Butchart, A.H.M. (2022). State of
597 the World's Birds. *Annual Review of Environment and Resources*, 47,
598 231-260.
- 599 Luna, L. W., Naka, L. N., Thom, G., Knowles, L.L., Sawakuchi, A.O., Aleixo, A.,
600 & Ribas, C.C. (2023). Late Pleistocene landscape changes and habitat
601 specialization as promoters of population genomic divergence in
602 Amazonian floodplain birds. *Molecular Ecology*, 32, 214–228.
- 603 Maas, B., Karp, D.S., Bumrungsri, S., Darras, K., Gonthier, D., Huang, J.C.,
604 Lindell, C.A., Maine, J.J., Mestre, L., Michel, N.L., Morrison, E.B.,
605 Perfecto, I., Philpott, S.M., Şekercioğlu, Ç.H., Silva, R.M., Taylor, P.J.,

- 606 Tscharnkte, T., Van-Bael, S.A., Whelan, C.J., & Williams-Guillén, K.
 607 (2016). Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry
 608 landscapes. *Biological Reviews*, 91, 1081–1101.
- 609 Maderspacher, F. (2022). Flightless birds. *Current Biology*, 32, R1155-R1162.
- 610 Mason, N.A., Burns, K. J., Tobias, J.A., Claramunt, S., Seddon, N., &
 611 Derryberry, E.P. 2017. Song evolution, speciation, and vocal learning in
 612 passerine birds. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 71,
 613 786–796.
- 614 Matta-Pereira, M.E., Díaz, N., Rivero, R., & Lentino, M. (2024). Sobre el nido y
 615 los huevos del Mielero Manglero *Conirostrum bicolor bicolor* en
 616 Venezuela. *Revista Venezolana de Ornitología*, 14, 35-42.
- 617 Mayr, G. (2016). Evolution of avian breeding strategies and its relation to the
 618 habitat preferences of Mesozoic birds. *Evolutionary Ecology*, 31, 131–
 619 141.
- 620 McKay, B.D., & Zink, R.M. (2010). The causes of mitochondrial DNA gene tree
 621 paraphyly in birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 647–650.
- 622 Melo, T. N., Xavier, R.S., & Aguiar, D.P.P. (2020). First occurrence of
 623 *Conirostrum margaritae* (Passeriformes: Thraupidae) and a new
 624 occurrence of *Elaenia pelzelni* (Passeriformes: Tyrannidae) outside of
 625 river islands. *Atualidades Ornitológicas*, 215, 12-15.
- 626 Moncada, B., Aguirre, J., & Lücking, R. (2014). Ecogeografía del género *Sticta*
 627 (ascomycota liquenizados: Lobariaceae) en Colombia. *Revista de*
 628 *Biología Tropical*, 62, 266-281.
- 629 Naoki, K. (2003). *Evolution of ecological diversity in the neotropical tanagers of*
 630 *the genus Tangara (Aves: Thraupidae)*. (Ph. D. Dissertations, Louisiana
 631 State University).
- 632 Ochoa, E.P. (2014). Aves silvestres como bioindicadores de contaminación
 633 ambiental y metales pesados. *CES Salud Pública*, 5, 59-69.
- 634 Omogiade, K.I. (2022). *Avian Reproduction*. IntechOpen.

- 635 Pérez I de Lanuza, G., Bellati, A., Pellitteri-Rosa, D., Font, E., & Carretero, M.
636 A. (2019). Colour variation between different lineages of a colour
637 polymorphic lizard. *Journal of Zoology*, 308, 175–187.
- 638 Price, J. (2019). Sex differences in song and plumage color do not evolve
639 through sexual selection alone: new insights from recent research.
640 *Journal of Ornithology*, 160, 1213-1219.
- 641 Price-Waldman, R.M., Shultz, A.J., & Burns, K. J. (2020). Speciation rates are
642 correlated with changes in plumage color complexity in the largest family
643 of songbirds. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 74,
644 1155–1169.
- 645 Ribon, R., & Simon, J.E. (1997). The nest and eggs of the Chestnut-vented
646 Conebill *Conirostrum speciosum* (Temminck, 1824). *Ornitologia*
647 *Neotropical*, 8, 11.
- 648 Ruiz-Guerra, C., & Cifuentes-Sarmiento, Y. (2021). Aves acuáticas de la
649 cuenca baja del río Sinú, Córdoba, Caribe Colombiano. *Biota*
650 *Colombiana*, 22, 88-107.
- 651 Saleh, M., Hammadeh, M. E., Dahadhah, F. W., Al Zoubi, M. S., & Amor, H.
652 (2022). Association between the single nucleotide variants of the
653 mitochondrial cytochrome B gene (MT-CYB) and the male infertility.
654 *Molecular Biology Reports*, 49, 3609-3616.
- 655 Sherry, T.W., Kent, C.M., Sánchez, N.V., & Şekercioğlu, Ç.H. (2020). Aves
656 insectívoras en el Neotrópico: radiaciones ecológicas, especialización y
657 coexistencia en comunidades ricas en especies. *The Auk*, 137, ukaa049.
- 658 Sevillano-Ríos, C. S., Rodewald, A. D., & Morales, L. V. (2018). Ecología y
659 conservación de las aves asociadas con *Polylepis*: ¿qué sabemos de
660 esta comunidad cada vez más vulnerable?. *Ecología austral*, 28, 216-
661 228.
- 662 Soto-Huair, S.M., Gamarra-Toledo, V., Medina, C.E., & López, E. (2019).
663 Composición de la dieta de las aves de los bosques de Queñua (*Polylepis*

- 664 *rugulosa*) en Arequipa, suroeste del Perú. *Ornitología Neotropical*, 30,
665 217-223.
- 666 Stephen, A.F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., &
667 Lipman, D.J. (1997). Gapped BLAST and PSIBLAST: a new generation
668 of protein database search programs. *Nucleic Acids Research*, 25, 3389-
669 402.
- 670 Tavares, G. (2024). Birds from human-modified Atlantic Forest landscapes of
671 the middle-lower Paraíba do Sul River basin, southeastern Brazil. *Check*
672 *List*, 20, 778-818.
- 673 Van-Bael, S.A., Philpott, S.M., Greenberg, R., Bichier, P., Barber, N.A.,
674 Mooney, K.A., & Gruner, D.S. (2008). Birds as predators in tropical
675 agroforestry systems. *Ecology*, 89, 928-934.
- 676 Vinciguerra, N.T., & Burns, K.J. (2021). Species diversification and
677 ecomorphological evolution in the radiation of tanagers (Passeriformes:
678 Thraupidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 133, 920–930.
- 679 Vinciguerra, N.T., Mccullough, J.M., & Burns, K.J. (2024). Punctuated evolution
680 of bill morphology in the largest family of songbirds (Thraupidae).
681 *Ornithology*, 141, ukae001.
- 682 Wacker, K.S., & Winger, B.M. (2024). An elevational phylogeographic diversity
683 gradient in Neotropical birds is decoupled from speciation rates. *The*
684 *American Naturalist*, 203, 362–381.
- 685 Wang, K., & Zhao, H. (2015). Birds Generally Carry a Small Repertoire of Bitter
686 Taste Receptor Genes. *Genome Biology and Evolution*, 7, 2705-2715.
- 687 Zeffer, A., Johansson, L.C., & Marmebro, Å. (2003). Functional correlation
688 between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biological*
689 *Journal of the Linnean Society*, 79, 461-484.
- 690 Zhang, W., Hou, L., Wang, T., Lu, W., Tao, Y., Chen, W., Du, X., & Huang, Y.
691 (2015). The expression characteristics of mt-ND2 gene in chicken.
692 *Mitochondrial DNA Part A*, 27, 3787-3792.
- 693 Received July 31, 2026.

694 Accepted October 21, 2026.

695 Published online October 23, 2026.

696

697

698

ASAP