



ORIGINAL ARTICLE /ARTÍCULO ORIGINAL

ELAENIA RUFICEPS (AVES: TYRANNIDAE, ELAENIINAE): NEW INDICATION OF THE BIOGEOGRAPHIC INTERCONNECTIONS BETWEEN AVIFAUNAS OF GUAIANAN SHIELD AND NORTHEASTERN RANGE IN VENEZUELA

ELAENIA RUFICEPS (AVES: TYRANNIDAE, ELAENIINAE): NUEVO INDICIO DE LA INTERCONEXIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LAS AVIFAUNAS DEL MACIZO GUAYANÉS Y LA CORDILLERA NORORIENTAL DE VENEZUELA

Gedio Marín-Espinoza^{1,2*}, Luis G. González-Bruzual² & Rosauro Navarro-Rodríguez²

¹Laboratorio de Ecología de Aves, Departamento Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

²Fundación GIO (Grupo de Investigaciones Ornitológicas), Venezuela.

*Autor corresponsal: gediom@yahoo.com

Dirección postal: Urbanización Villa Olímpica, Bloque 03, Apto 01-03, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela.

ABSTRACT

The Biologist (Lima), 2014, 12 (1), jan-jun: 1-7.

The Family Tyrannidae represents one of the most complex phylogenetic groups and the highest species richness of Neotropical avian fauna. Tyrant flycatchers have a Pan-American distribution and occur in almost every continental and insular habitat. We obtained for the first time a photographic record of *Elaenia ruficeps* in mountain forest habitat (*ca.* 800 m) in the Peninsula de Paria in northeastern Venezuela. On the one hand, this record attracts attention given that *E. ruficeps* is considered a savannah specialist, and, on the other hand, it revisits the controversy, until recently, about origin and biogeographical radiation of Pantepui avifauna and their ornithological relations with Paria-Turimiquire Mountains. The occurrence of *E. ruficeps* in the Peninsula of Paria highlights the necessity to undertake detailed ecological and phylogeographic studies about the movements of species with disjunct distributions in the circumequatorial region of South America.

Keywords: biogeographical interconnection, *Elaenia ruficeps*, Pantepui, Venezuelan northeastern range.

RESUMEN

La familia Tyrannidae representa uno de los grupos filogeográficamente más complejos y el de mayor riqueza de especies en la avifauna de la Región Neotropical, con distribución panamericana, continental e insular, y dentro de una gran variedad de hábitat. Un registro fotográfico de *Elaenia ruficeps* se obtuvo por primera vez para el nororiente de Venezuela, en un hábitat boscoso montano (*ca.* 800 msnm) de la península de Paria. El hallazgo llama la atención, pues se ha considerado a *E. ruficeps* como un especialista de sabana; por otra parte, el avistamiento de *E. ruficeps* retrotrae las polémicas que, desde hace algún tiempo, se vienen suscitando acerca del origen y radiación biogeográfica de la avifauna de la formación Pantepuy, en el escudo guayanés, y su relación ornítica con la formación Paria-Turimiquire. La presencia de *E. ruficeps* en la cordillera nororiental venezolana vuelve a poner de relieve la necesidad de estudios ecológicos y filogeográficos más pormenorizados acerca de los movimientos de especies con distribución disyunta en la región circunecuatorial de Sudamérica.

Palabras clave: cordillera nororiental venezolana, *Elaenia ruficeps*, interconexión biogeográfica, Pantepuy.

INTRODUCCIÓN

La familia Tyrannidae representa uno de los grupos filogeográficamente más complejos (Fitzpatrick 1980, Lanyon 1978, 1985, Cicero & Johnson 2002, Rheindt *et al.* 2008a,b) y el de mayor riqueza de especies en la Región Neotropical (Hosner 2004). Tanto es así, que tienen distribución panamericana, continental e insular, y dentro de una gran variedad de hábitat; presentando especies residentes y migratorias (parcial o totalmente migratorias), inclusive, con razas migratorias y residentes dentro de la misma especie, *i. e.*, *Elaenia albiceps* D'Orbigny & Lafresnaye 1837 (Rheindt *et al.* 2008a).

En vista de las polémicas suscitadas sobre la relaciones biogeográficas entre la avifauna de la formación Pantepuy, asentada sobre el Macizo Guayanés, y la cordillera nororiental, en Venezuela, se plantean algunas consideraciones teóricas al respecto.

MATERIALES Y MÉTODOS

El 30 de agosto de 2009, por primera vez, se logró un registro fotográfico del Bobito Copetón Moño Rojo (*Elaenia ruficeps* Pelzeln 1868) (Figura 1), en un hábitat boscoso montano de la península de Paria, en el sector Las Melenas (*ca.* 780 msnm; 10°45'5" N/62°37'17" O), cercano al parque nacional homónimo, en el estado Sucre, Venezuela (Figura 2).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El ave estuvo cazando insectos al vuelo y regresaba siempre a la misma percha, pero a cada lance se cambiaba de postura, con respecto al observador. Aunque suele confundirse con otras especies de *Elaenia*, de

tamaño y coloración similar, es la única especie del género con la corona color rufo (Hilty 2003).

Este hallazgo llama la atención, pues en estudios ecoevolutivos del género *Elaenia* se considera a *E. ruficeps* como un especialista de sabana (Rheindt *et al.* 2008). En Venezuela, *E. ruficeps* ha sido registrado en el macizo guayanés (estados Amazonas y Bolívar), y dos registros en el río Meta y al SO del estado Anzoátegui (Hilty 2003).

Por otra parte, el avistamiento de *E. ruficeps* reaviva las polémicas que, desde hace algún tiempo, se vienen suscitando acerca del origen e historia biogeográfica de la avifauna de la formación Pantepuy, en el macizo guayanés, y su relación con la del macizo nororiental venezolano (Phelps Jr. 1966, Mayr & Phelps 1967, Cook 1974, Croizat 1976, Vuilleumier & Ewert 1978, Simpson & Haffer 1978, Cracraft 1985, Haffer 1985, 1987, Cracraft & Prum 1988, Nores 2000, Pérez & Lew 2001, Rull 2004, Marín 2010, Bonaccorso & Guayasamin 2013).

Al respecto, Marín (2010) confrontó el punto de vista tradicional de la colonización del Pantepuy desde Los Andes, vía Llanos colombo-venezolanos (Mayr & Phelps 1967), con el enfoque panbiogeográfico croizadiano, sobre la base de la mayor antigüedad geológica del Pantepuy (Berry *et al.* 1995) con respecto a Los Andes (Gregory-Wodzicki 2000), y postulaba como improbable tal colonización andino-tepuyana, esgrimiendo que la génesis de la avifauna pantepuyana derivó, dada su mayor antigüedad, en una colonización en sentido contrario: Pantepuy-Andes, sugiriendo una ruta alternativa, vía serranía nororiental y centro-costera de Venezuela.

Con ese mismo postulado se intentó congeniar una concepción moviilística (dispersión) versus otra inamoviilística (vicariancia), para lo cual se propuso la hipótesis de Centro de



Figura 1. *Elaenia ruficeps*. Nótese las plumas diagnósticas color rufo de la corona. Foto. Luis Gerardo González.

Dispersión Tepuy-Norcordillerano: “concretamente, una diseminación de buena parte de la avifauna venezolana partiendo del Pantepuy como centro de origen o de dispersión, a través del corredor ecológico deltaico-cordillerano nororiental de Venezuela, cual es, la pluviselva palustre-estuarina del eje Orinoco-San Juan (Huber 1997), o 'Pantano Oriental', hacia las cordilleras centrorientales, disintiendo así de las teorías colonizadoras desde Los Andes, vía Los Llanos, “de un solo vuelo”. Argüía, entre otras cosas, que no se ha emitido una explicación zoogeográfica convincente acerca de la presencia relictica de algunos taxones de aves típicas guayanasas en regiones desconectadas de dicho macizo, una de ellas, la cordillera Nororiental venezolana, evidenciada en algunas especies:

Nannopsittaca panychlora Salvin & Goldman 1883, *Heliothryx aurita* Gmelin 1778 (Phelps Jr. & Meyer de Schauensee 1979), *Tolmomyias poliocephalus* Hellmayr, 1903 (Lefebvre *et al.* 1994), *Frederickena viridis* Vieillot 1816 (*de visu, relato refero*), no registradas en Los Andes. Y, en este mismo contexto, la presencia a nivel tropical bajo del carpintero subtropical *Piculus rubiginosus* Swainson 1820 (Mayr & Phelps Jr. 1967, Phelps Jr. & Meyer de Schauensee 1979), en el estado Delta Amacuro, y del colibrí *Campylopterus duidae* Chapman, 1929, en el estado Sucre, en el oriente de Venezuela (Lefebvre *et al.* 1994).

Por su parte, Snow (1985) calificó como enigmática la presencia de elementos subespecíficos amazónicos-guayaneses (38 ssp.), en la isla de Trinidad, geográficamente

vecina del nororiente de Venezuela, alegando, como explicación parcial, que en el pasado hubo una extensión de la fauna amazónica-guayanesa por la costa oriental de Venezuela durante el período en que el nivel del mar fue más bajo; además, llama la atención sobre cinco especies guayanesas que ocurren en Trinidad, pero en ninguna región venezolana al norte del río Orinoco. Y es que las serranías nororientales venezolanas, esto es, el conglomerado orográfico Paria-Turimiquire-Las Palomas, conjuntamente con la serranía del norte de Trinidad, pueden considerarse geocológicamente como una “isla”, la cual nunca estuvo conectada con la Cordillera de la Costa, ubicada más al oeste, y la cual es, per se, una continuación de las cordilleras andinas.

El macizo nororiental venezolano está conformado por las serranías Turimiquire, Paria y Las Palomas: Turimiquire, abarcando los estados Anzoátegui (noreste), Monagas (Norte) y Sucre (Oeste y Sur); Paria, ubicada en la península homónima (asiento del Parque Nacional Península de Paria), corriendo en sentido este-oeste, y la última, extendiéndose perpendicular (sentido norte-sur) desde la base de la península de Paria hasta los límites norteños del estado Monagas (Figura 2).

Biogeográficamente, la región cuenta con varios endemismos de flora (Steyermark 1980, Berry *et al.* 1995) y fauna (Bisbal 1998, Hilty 2003); de hecho, se le tiene como un subcentro ornítico discreto de endemismos (Cracraft 1985, Cracraft & Prum 1988), cuya historia biogeográfica ha sido calificada tradicionalmente como originaria de las cordilleras andinas y centro-costeras venezolanas (Phelps Jr. 1966, Pérez-Eman & Miranda 2011, Buonaccorso & Guayasamin 2013). Otros la indican como mayoritariamente proveniente del Escudo Guayanés (Marín 2010).

Por su parte, el Escudo Guayanés, al norte de Sudamérica, ubicado entre las cuencas del Orinoco y del Amazonas, está entre las regiones más prístinas y biodiversas del mundo (Rull 2004). Su extraordinaria riqueza biológica y elevado grado de endemismo, especialmente en la formación Pantepuy, unida a su peculiar y espectacular fisiografía, han convertido este paisaje neotropical en una de las áreas preferenciales de preservación de la biodiversidad a nivel global, sea cual sea el criterio y los organismos implicados (Rull 2004); de hecho, constituye una de las ecorregiones seleccionadas de la World



Figura 2. Sitio del registro de *E. ruficeps*, en el cerro Las Melenas, península de Paria (estrella roja); encerrado en blanco, su distribución en Venezuela.

Wildlife Fund (WWF), para la protección de la biodiversidad (Olsson *et al.* 2000). Ciertamente, uno de los rasgos fisiográficos más característicos del Macizo Guayanés es la formación Pantepuy, montañas tabulares desarrolladas sobre areniscas y cuarcitas precámbricas del grupo Roraima, suprayacentes al Escudo de Guayana que, junto con el Escudo Brasileño, forman el núcleo ígneo-metamórfico primigenio del continente sudamericano, heredero del supercontinente de Gondwana; la altitud de los tepuyes es muy variable, desde cientos hasta más de 3 000 m, al igual que la superficie de sus cumbres planas, que va desde menos de 1 hasta más de 1 000 km² (Berry *et al.* 1995). Geomorfológicamente, los tepuyes son restos de superficies elevadas tectónicamente, que han sido progresivamente eliminadas por erosión desde el Jurásico/Cretácico, hasta dejar sólo estos testigos aislados de las tierras bajas circundantes por espectaculares paredes verticales que pueden alcanzar los 1 000 m o más (Briceño & Schubert 1990).

En Venezuela, trece miembros de la familia Tyrannidae tienen distribución exclusiva (y disyunta en la mayoría de los casos) entre el macizo guayanés y las cordilleras centrales y/o orientales, pero no se distribuyen hacia la cordillera andina venezolana: *Attila cinnamomeus* Gmelin 1789, *Elaenia strepera* Cabanis 1883, *Laniocera hypopyrra* Vieillot 1817, *Lophotriccus galeatus* Boddaert 1783, *Myiopagis flavivertex* Sclater 1887, *Onychorhynchus coronatus* Müller 1776, *Phyllomyias zeledoni* Lawrence 1869, *Ramphotrigon ruficauda* Spix 1825, *Rhytipterna simplex* Lichtenstein 1823, *Taeniotriccus andrei* Berlepsch & Hartert 1902, *Tolmomyias poliocephalus* Taczanowski 1884, *Tyrannopsis sulphurea* Spix 1825; mientras sólo cuatro especies sí se expanden hasta la cordillera andina: *Contopus cinereus* Spix 1825, *Myiornis ecaudatus* D'Orbigny & Lafresnaye 1837, *Euscarthmus melorypus* Wied 1831, *Mecocerculus leucophrys*

D'Orbigny & Lafresnaye 1837 (Hilty 2003).

La presencia de *E. ruficeps* en la serranía pariana vuelve a poner de relieve la necesidad de estudios ecológicos y filogeográficos más pormenorizados acerca de los movimientos de especies con distribución disyuntas en la región circunecuatorial de Sudamérica; de hecho, investigaciones de esta índole sobre la reconstrucción de las preferencias ancestrales de los tiránidos hacia los diferentes hábitat han revelado la existencia de diferencias ostensibles, no sólo en las épocas de aparición de preferencia hacia ciertos hábitat, sino también en la frecuencia con la cual ocurrieron los cambios de hábitat (Rheindt *et al.* 2008a).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Berry, P.E.; Holst, B.K. & Yatskievych, K. 1995. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I: *Introduction*. Missouri Botanical Garden / Timber Press, St. Louis/Portland, Oregon. pp. 161-191.
- Bisbal, F. 1998. Mamíferos de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela y sus relaciones biogeográficas. *Interciencia*, 23: 176-179.
- Bonaccorso, E. & Guayasamin, J. 2013. On the origin of Pantepui montane biotas. A perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus* toucanets. *PLoS ONE*, 8: 1-8.
- Briceño, H. & Schubert, C. 1990. Geomorphology of the Gran Sabana, Guayana Shield Southeastern, Venezuela. *Geomorphology*, 3: 125-141.
- Cicero, C. & Johnson, N.K. 2002. Phylogeny and character evolution in the *Empidonax* group of tyrant flycatchers (Aves: Tyrannidae): A test of W.E. Lanyon's hypothesis using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 22: 289-302.

- Cook, R. 1974. Origin of the highland avifauna of Southern Venezuela. *Systematic Zoology*, 23: 257-264.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84.
- Cracraft, J. & Prum, R. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-620.
- Croizat, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Vol. XV. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, Venezuela.
- Fitzpatrick, J.W. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor*, 82: 43-57.
- Gregory-Wodsicki, K.M. 2000. Unplift history of the Central and Northern Andes: a review. *GSA Bulletin*, 239: 166-219.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornithological Monographs*, 36: 113-146.
- Haffer, J. 1987. *Biogeography of Neotropical Birds*. In: *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Whitmore, T.C. & Prance, G.T. (eds.). Clarendon Press, Oxford. pp. 105-150.
- Hilty, S. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, USA.
- Hosner, P.A. 2004. *Genus Elaenia*, In: *Handbook of the Birds of the World. Cotingas to pitpit and wagtails*. Del Hoyo, J.; Elliot, A. & Christie, D.A. (eds.). Vol. 9. Lynx Ed., Barcelona, Spain.
- Huber, O. 1997. *Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela*, En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Venezuela. Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida, Mérida, Venezuela. pp. 280-298.
- Lanyon, S. M. 1985. Molecular perspectives on higher-level relationships in the Tyrannoidea (Aves). *Systematic Zoology*, 34: 404-418.
- Lanyon, W.E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 161: 429-627.
- Lefebvre, G.; Poulin, B. & McNeil, R. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *Auk*, 112: 405-415.
- Marín, G. 2010. Acerca del origen y biogeografía de la avifauna del Pantepuy o Croizat versus Mayr: una revisión crítica. *The Biologist (Perú)*, 8: 79-108.
- Mayr, E. & Phelps Jr., W.H. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of American Museum of Natural History* 136: 269-327.
- Olsson, D. M.; Dinerstein, E.; Abell, R.; Alnutt, T.; Carpenter, Ch.; McClenachan, L.; D'Amico, J.; Hurley, P.; Kassem, K.; Strand, H.; Taye, M. & Thieme, M. 2000. *The Global 2000: a representation approach to conserving Earth's distinctive ecoregions*. World Wildlife Fund, Washington, USA.
- Nores, M. 2000. Species richness in the amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu*, 100: 419-430.
- Pérez H., R. & Lew, D. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana venezolana. *Interciencia*, 26: 373-382.
- Pérez-Emán, J. & Miranda, J. 2011. *La avifauna de la región montana nororiental de Venezuela: patrones de diferenciación y pulsos de colonización en el tiempo*. IX Congreso de Ornitología Neotropical. Cusco, Perú. (Libro de Resúmenes). pp. 180.
- Phelps Jr., W.H. 1966. Contribución al análisis de los elementos que componen la

- avifauna subtropical de las Cordilleras de la Costa de Venezuela. Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, 26: 7-43.
- Phelps Jr., W.H. & Meyer de Schauensee, R. 1979. *Una guía de las aves de Venezuela*. Gráficas Armitano, Caracas, Venezuela.
- Rheindt, F.E.; Christidis, L. & Norman, J.A. 2008a. Habitat shifts in the evolutionary history of a Neotropical flycatcher lineage from forest and open landscapes. BMC Evolutive Biology, 8: 193 (18 pp).
- Rheindt, F.E.; Norman, J.A. & Christidis, L. 2008b. Phylogenetic relationships of tyrant-flycatchers (Aves: Tyrannidae), with an emphasis on the elaeniine assemblage. Molecular Phylogenetics and Evolution, 46: 88-101.
- Rull, V. 2004. Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y el origen de la biodiversidad neotropical. Orsis, 19: 37-48.
- Simpson, B.B. & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. Annals of Research Ecology and Systematics, 9: 497-518.
- Snow, D.W. 1985. Affinities and recent history of the avifauna of Trinidad and Tobago. Ornithological Monographs, 36: 238-246.
- Steyermark, J.A. 1979. *Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: Their relict and endemic element*. In: *Tropical Botany*. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B. (eds.). Press London, New York, USA. pp.185-221.
- Steyermark, J.A. 1980. *Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis*. In: *High altitudinal tropical biogeography*. Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.). Oxford University Press, New York, USA. pp. 317-373.
- Vuilleumier, F. & Ewert, D. 1978. The distribution of birds in Venezuelan páramos. Bulletin of American Museum of Natural History, 162: 47-90.

Received December 2, 2013.
Accepted February 2, 2014.