

## REVISIÓN DE TEMA

ACERCA DEL ORIGEN Y BIOGEOGRAFÍA DE LA AVIFAUNA  
DEL PANTEPUY O CROIZAT VERSUS MAYR:  
UNA REVISIÓN CRÍTICA  
ABOUT ORIGIN AND BIOGEOGRAPHY OF PANTEPUI BIRD FAUNA  
OR CROIZAT VERSUS MAYR: A CRITICAL REVISION

Gedio Marín<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Aves, Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Núcleo de Sucre, Universidad de Oriente, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. Correo electrónico: e-mail: [gediom@yahoo.com](mailto:gediom@yahoo.com)

The Biologist (Lima) 8:79-108.

**ABSTRACT**

The highland sandstones of southeastern Venezuela, termed collectively Pantepui, are one of the most wonderful landscapes of the planet because their biogeographical conditions have concentrated hot spots of high endemism, importantly birds. Analysis of some theories about the origins of endemics Pantepui bird fauna, would invoke an “andean origin” via Llanos; nevertheless, such theories revealed serious discordances: a) if the south american migrating land birds movements seem to have had a directional pattern northern-southern: how well can we to explain a “pantepuian colonization” western-eastern? b) if, geologically, orogenesis of Guayana Shield is much more ancient to Andes, some “chance colonization” could have enterprised from a vice versa route: Pantepui-Andes. c) if, ecologically and phytophysiographically, both the tropical and subtropical conditions of northern and northeastern venezuelan cordilleras are highly similar to guianan highlands than Andes ones (e.g., “messenerhebung” effect) and formerly both formations was nearest, logically, I would suggest a new route through those cordilleras, to avoiding the enormous llanean hopping (1000 km) and their antagonistic ecological features. On the grounds, it would allow to explain, partially: 1) Occurrence of guianian species, e.g., *Nannopsittaca panychlora*, relict on peninsula of Paria 2) That pantepuian species are nearest allied, numerically, with northern and eastern cordilleras species than such as andean ones. It seems likely that cordillerean route, ecologically more accesible only having two barriers, depression of Unare and Pantano Oriental, on the one hand, and the conspicuous amount of paleoendemic elements, on the other hand, it allow me to infer that the Pantepui region resulted an important diversification center instead colonization center bird fauna in ancient times. Such assumption should empathize, partially, with the controvertible croizatian school, which have inquired since long ago with the mayrian viewpoints about pantepuian bird fauna origin. In light the ever-increasing effects of new empirical and theoretical findings, I argue contribution, consistence and current of the theories so far postulated, by using the latest scientific conceptual achievements. Nevertheless, my interpretations should be considered merely a working model based on a number of inferences to it may serve for testing the biogeographical pattern of several lineages of tepuian bird fauna.

**Key words:** revision, biogeography, theories, avifauna, pantepui.

**RESUMEN**

Uno de los biomas más espectaculares del planeta lo constituyen las mesetas primigenias o Pantepuy–del SE de Venezuela, debido, entre otros, a que sus singulares condiciones biogeográficas le han permitido albergar una notoria cantidad de endemismos, y donde las aves están particularmente bien

representadas. Un análisis de las teorías que tratan de explicar el “origen andino” de la avifauna del Pantepuy guayanés colonizado a través de Los Llanos permiten entrever varias incongruencias: a) si el movimiento de las especies migratorias americanas tiene un patrón direccional Norte-Sur, ¿Cómo podría explicarse una “colonización” Oeste-Este? b) si, geológicamente, la orogénesis guayanesa es de mayor antigüedad que la andina, es plausible que la colonización si la hubo sucediera en sentido contrario: Pantepuy-Andes. c) si, ecológica y fitofisiográficamente, las condiciones tropicales y subtropicales de las cordilleras centrorientales venezolanas son más similares a las pantepuyanas (e.g., efecto “messenerhebung”) y otrora, al parecer, los límites de ambas formaciones estuvieron más cercanos, es lógico sugerir una ruta alterna de dispersión a través de aquéllas, la cual sortearía el enorme trecho 1000 km y las condiciones biogeoclimáticas antagónicas llaneras. Esto pudiera explicar, en parte: 1) la ocurrencia de especies guayanesas e.g., *Nannopsittaca panychlora relictas* en la península de Paria, mas no en Los Andes 2) el hecho de que las especies pantepuyanas estén numéricamente mejor representadas (y, por ende, quizá más emparentadas) en las regiones nororientales y cordillera de la Costa que en Los Andes. La ruta cordillerana, ecológicamente más accesible teniendo sólo la Depresión de Unare y el Pantano Oriental como solución de continuidad, por un lado, y el notorio número de elementos paleoendémicos pantepuyanos, por otro, permiten inferir que el Pantepuy, más que un centro de colonización lo fue de radiación. Esta posición empatizaría, parcialmente, con la controversial escuela croizatiana, enfrentada de marras con la mayriana, acerca del origen de la avifauna venezolana. Al respecto se discute la contribución, consistencia y vigencia de las teorías hasta ahora propuestas, a la luz del surgimiento de nuevos conocimientos ornitológicos en materia ecoevolutiva. Aun así, estas interpretaciones deben considerarse meramente como inferencias que pudieran servir de modelo para explicar otro probable patrón biogeográfico para la avifauna tepuyana.

---

**Palabras clave:** revisión, hipótesis, avifauna, biogeografía, pantepuy.

## INTRODUCCIÓN

---

Si bien la avifauna venezolana está considerada como una de las mejores conocidas a nivel de Sudamérica, en cuanto a la composición y la distribución de las especies (Dickerman & Phelps Jr. 1982, Willard *et al.* 1991, Phelps Jr. & Meyer 1994, Lentino 1997, Zimmer & Hilty 1997), su origen e historia biogeográfica (Phelps 1966, Mayr & Phelps Jr. 1967, Cook 1974, Croizat 1976, Vuilleumier & Ewert 1978, Simpson & Haffer 1978, Cracraft 1985, Haffer 1985, 1987, Cracraft & Prum 1988, Medina 1993, Nores 2000, Pérez & Lew 2001) ameritan una discusión pormenorizada y exhaustiva aparte.

En tal contexto, Venezuela cuenta con uno de los paisajes más espectaculares del planeta, desde el punto de vista paleoecológico, biogeográfico y escénico (Vuilleumier 1971, Croizat 1976, Steyermark 1979, Cracraft 1985, Barreat *et al.* 1986, Huber 1988, Cracraft y Prum 1988, George 1989, Rull 1991, Jaffe *et al.* 1993), constituido por las mesetas primigenias denominadas tepuis o tepuyes y Pantepuy al conjunto— del sudeste de Venezuela (Fig.1); entre otras cosas, debido a la notoria cantidad de endemismos específicos y subespecíficos que alberga, y donde las aves están particularmente bien representadas (Phelps Jr. & Meyer 1994). De hecho, dentro de sus singulares condiciones ecológicas hay consenso entre varios autores —*excepti excipendis* (e.g., Huber 1988, Rull

1991)–, en que, en rigor, los tepuyes se comportan como “islas de bosques subtropicales frescos y húmedos en medio de un mar de llanuras tropicales” (sic Mayr & Phelps Jr. 1967).

Sin embargo, la reconstrucción de las condiciones paleoecológicas de una región determinada usualmente involucra antecedentes geohistóricos, elementos climáticos y factores físicos (e.g., Rull 1991, Whipple *et al.* 1999, Peizhen *et al.* 2001, Lean & Rin 2001), los cuales se pueden tornar controversiales cuando se relacionan a la distribución biótica: verbigracia Sudamérica (Croizat 1976, McDowall 1978, Vuilleumier, 19881, Jaffe *et al.* 1993, Marroig & Cerqueira 1997, Haberle & Maslin 1999, Nores 2000, Bueno-Hernández & Llorente 2000, Behling & Lima 2000, Rangel 2001, Vanzolini 2001, Grehan 2001, Behling & Negrelle 2001, Auler & Smart 2001, Pérez & Lew 2001, Colinvaux & De Silveira 2001, Ledru *et al.* 2001, Yuri & Mindell 2002, Irestedt *et al.* 2002).

Con todo, la génesis del Escudo Guayanés, asiento de la formación Pantepuy, data del Precámbrico, y la geomorfología tepuyana del grupo Roraima se inició en el Mesozoico con fases erosivas durante el Terciario y Cuaternario (Schubert & Fritz 1985, Schubert 1988, Briceño & Schubert 1990).

Por otra parte, un hecho al parecer geohistóricamente aceptado es que el Pantepuy sería el remanente erosionado durante eones de lo que fue, 250 a 450 mill de años atrás, un vasto plató del supercontinente Gondwana, el cual comenzó a fraccionarse y a derivar hace ca. 90 mill de años (Prance 1978, Cooper *et al.* 2001), moldeando lo que en la actualidad es Sudamérica. Posteriormente, con los cambios geoclimáticos entre otros, la orogénesis

andina, las fluctuaciones paleoclimáticas glaciales e interglaciales y las fuerzas erosivas– se terminó de modelar a lo que es actualmente su fisiografía (Schubert & Fritz 1985, Barreat *et al.* 1986, Briceño & Schubert 1990, Rull 1999) y los rasgos biogeográficos que lo caracterizan: palmariamente, una biota compuesta por un significativo número de especies endémicas (Croizat 1976, Phelps Jr. 1977, Simpson & Haffer 1978, Steyermark 1979, 1980, Dickerman & Phelps Jr. 1982, Cracraft 1985, Barreat *et al.* 1986, Huber 1988, 1997, Jaffe *et al.* 1993, Cracraft & Prum 1988, Phelps Jr. & Meyer 1994, Nores 2000) con visos definitivamente relictuales.

### Teorías sobre el Origen de la Avifauna del Pantepuy

Acerca del origen y biogeografía de los elementos que componen la avifauna subtropical del Pantepuy (Mayr & Phelps Jr., 1967; Pérez & Lew, 2001) existen posiciones a favor –afincadas en los dispersalistas (e. g., Müller 1972, McArthur 1972, Simpson & Haffer 1978, Briggs 1984)–; y otras, antagonicas a estos últimos, marcadamente controversiales –i.e., los panbiogeografistas (e. g., Croizat 1976, Nelson 1977, Craw 1982, Morrone & Crisci 1990, Bueno-Hernández & Llorente 2000, Grehan 2001, Nelson & Ladiges 2001)– o ambivalentes (véase Grehan 2001), en cuanto a su derivación de elementos andinos, por la supuesta colonización del Pantepuy desde los Andes a través de los Llanos colombo-venezolanos. En virtud de ello, varias teorías han venido siendo postuladas para explicar el origen y biogeografía de dicha avifauna, *viz.*, *Plateau (mesetas)*, *Clima fresco*, *Clima frío modificada/Puentes montañosos*, *Cambio de hábitat*, *Dispersión a larga distancia* y *Panbiogeográfica* (Pérez & Lew 2001).

### **Teoría de la Meseta**

Esta posición básicamente se sustenta en la premisa de que la fauna pantepuyana sería el remanente relicto de otra que ocupó un área más extensa, antes de ser reducida, por procesos erosivos, a lo que vemos hoy (Chapman 1931). Análogamente, Tate (1938) las precisa como islas faunales cuyos elementos, una vez separados geográficamente, y luego del ascenso progresivo de los altiplanos, fueron desarrollando adaptaciones a los cambios ambientales, donde unos lo lograron en algunos tepuyes, mientras en otros, por “alguna condición enemiga”, no; justificando con ello, la ocurrencia de unas especies en unos tepuyes, mas no en otros.

Mayr & Phelps Jr. (1967) refutan a Chapman y Tate, basados en la cronología del Pantepuy y los Andes, con el supuesto alternativo de que el límite occidental y norte de esa gran peniplanicie primigenia eran los Andes y las cordilleras costeras venezolanas, respectivamente, y esgrimen, en consecuencia, que el fraccionamiento de la gran meseta fue muy anterior a que hubiesen aparecido, por evolución, los elementos que componen la avifauna. También aducen, ambos autores, que la distribución irregular y los diferentes grados de diferenciación avifaunal dentro del Pantepuy, o entre los parentescos más cercanos, contradicen la suposición de que la actual avifauna sea el remanente de otra que estuvo más ampliamente extendida en una gran meseta uniforme.

### **Teoría del Clima Fresco**

Esta teoría, igualmente compartida por Chapman y Tate, enfatiza la posibilidad de una baja general de las temperaturas en el Pleistoceno, la cual facilitó el acceso de las especies hacia el Pantepuy. Mayr & Phelps Jr. (1967) nuevamente discrepan, pues, de ser

así, “la fauna debiera ser uniformemente distinta de aquella de la cual se derivó, y encontraríamos una fauna más o menos uniforme por todo Pantepuy”; por lo que no debió de haber tal enlace climático—reiteran—, y afirman: “se trataba esencialmente de una corriente ininterrumpida, que disminuía durante las épocas geológicas cálidas y más secas y aumentaba vigorosamente durante las más frías y húmedas como la de las épocas glaciales”.

### **Teoría del Clima Frío Modificada/Puentes Montañosos**

Esta propuesta (Cook 1974) resume que ciertas mesetas de poca altura, < 900 m, del sudeste de Colombia, probablemente funcionaron como puentes de paso durante la época de máxima glaciación, cuando la vegetación subtropical se ubicaba a un nivel 1 000 m más baja, por lo que debió haber una inmigración discreta durante estos períodos glaciales. Las correlaciones halladas por Cook (1974), basadas en las tasas de extinción y la variación altitudinal, sustentarían parcialmente esta teoría.

### **Teoría del Cambio de Hábitat**

Esencialmente postula la derivación de la avifauna pantepuyana de elementos tropicales de las llanuras, que prefirieron cambiar de hábitat. Mayr & Phelps Jr. (1967) aceptan que buena parte de los elementos subtropicales del Pantepuy (39%) se constituyó dentro de esta teoría de “segregación altitudinal”.

### **Teoría de la Dispersión a Larga Distancia**

Fue considerada en su tiempo, la más “contundente” de las teorías. Sin embargo, la propuesta de colonización a saltos de “isla en isla” proveniente de lugares distantes (Mayr & Phelps Jr. 1967) es señalada como definitivamente improbable para algunos investigadores (e.g., Croizat 1976),

particularmente, por la extensión y condiciones ecológicas del área a sortear: las llanuras colombo-venezolanas. No obstante, mediante varios ejemplos sus autores trataron de demostrar los rutinarios saltos kilométricos practicados por especies colonizadoras insulares, las cuales, al contrario de las especies saltadoras intracontinentales, no tienen siquiera lugares de parada y reabastecimiento. La colonización –aseguraban– se debió dar como un proceso continuo, el cual se aceleraba durante los períodos climáticos menos hostiles en las llanuras, realizándose gran parte de aquella en “vuelos muy largos”. Además, aducían que el tepuy guayanés más cercano (cerro Paraque) está a tan sólo 500 km de los Andes colombianos. En fin, si se eliminan los cantilícolos y los “viejos endémicos” (paleoendémicos) concluían, esta teoría aceptaría dos probables orígenes de los elementos ornícticos subtropicales pantepuyanos, estos son: a) los derivados de la fauna tropical (39%) y b) los colonizadores de larga distancia (61%).

### Teoría Panbiogeográfica

Los postulados de esta teoría (Croizat 1976) rebaten radicalmente la posición mayrphelsiana y todos sus adeptos (e.g., Mayr & Phelps Jr., 1967; Haffer 1969, McArthur 1972, Cook 1974, Briggs 1984), opugnando consideraciones geológicas y biogeográficas a la teoría saltadora andina. Alude que en épocas primigenias, probablemente a finales del Jurásico superior, en el supercontinente único o Gondwana, ya los organismos precursores de la fauna actual existían en lo que hoy es el Pantepuy; luego vino un período de evolución geobiológica de 70 mill de años hasta su diferenciación moderna. Hacia finales del Terciario inferior, con la orogénesis laramídica y el levantamiento de Los Andes, se dividió la antigua región en dos grupos geográficamente distintos:

andino/cordillerano y el tepuyano, y, a su vez, por una probable isóstasis compensatoria, el piso tepuyano fue levantado hasta las alturas actuales de 2 000 y 3 000 m (Roraima, Duida, La Neblina), quedando, sin embargo, remanentes muy erosionados, e.g., La Macarena, en Colombia, cerros El Negro y Tabaro, en Venezuela, y otros al borde del “escudo brasileño”, como testigos de una región prelaramídica que abarcaba límites muchos más extendidos, demostrado por claras relaciones biogeográficas; es decir que, en resumidas cuentas: *“los mundos biológicos, hoy 'andino-cordillerano' y 'tepuiano', enlazados por vínculos de más o menos remota consanguinidad: siguen así, ya que tuvieron progenitores 'prelaramídicos' en común desde, por lo menos, el Jurásico hasta el Terciario inferior, cuando la orogénesis, por un lado, y la erosión, por otro, empezaron a partir sus descendientes en grupos particulares geográficamente, mas de ninguna manera todos filogenéticamente distintos: 'andino-cordillerano', por un lado, 'tepuiano' y, en general, de los 'escudos', por otro.”* (itálicas mías, mayúsculas en el original).

### Consistencia y vigencia de los postulados vs nuevos hallazgos

La comprensión de los procesos evolucionarios que generaron la diversidad de la avifauna neotropical desafía los puntos de vista de no pocos ecólogos y biogeógrafos, y ello es evidente en las variopintas propuestas que, en el caso de Pantepuy, han surgido.

Así, a pesar de que la naturaleza y dinámica geosedimentaria del Escudo Guayanés no ha permitido la obtención de registros bioestratigráficos de invertebrados, y menos aun de fósiles vertebrados (Odreman 1997), que refuercen las inferencias paleopalinoológicas (Rull 1991) y

biogeográficas que sustentan las diferentes teorías sobre la génesis y biogeografía de la biota pantepuyana (Pérez & Lew 2001), y en particular la avifauna, los eventos que finalmente la conformarían ineludiblemente estuvieron sujetos a los requerimientos ecológicos intrínsecos y extrínsecos que caracterizaron, en tiempos pretéritos, a cada taxón y su entorno vivencial, e.g., migración, vagilidad, ritmos circunuales, cambios climáticos. Éstas y otras variables deben ser reanalizadas, integral y exhaustivamente, a raíz de los hallazgos en las últimas décadas (e.g., Konishi *et al.* 1989, Winkler & Leisler 1992, Jeffree & Jeffree 1994, Klicka & Zink 1997, Cooper & Penny 1997, Whittaker *et al.* 2001). De igual modo deben considerarse los novedosos enfoques sobre relaciones sistemáticas a nivel filogeográfico (e.g., Bermingham & Moritz 1998) que, combinados con la taxonomía morfoevolutiva moderna (Rohlf & Marcus 1993, Bock 1999), virtualmente le han dado un vuelco a las relaciones filogenéticas de los diferentes linajes aviares (Sybley & Monroe 1990, Barrowclough 1992). Y sin desestimar, lógicamente, lo atinente a tasas mutagénicas, segregación ecológica (Morell 1999, Thomson 1999), dinámica metapoblacional (e.g., Gilpin & Hanski 1991) y otros basamentos ecoevolutivos (e.g., Kimura 1989, Admunson & Lauder 1994, Feduccia 1995, Margalef 1996, Cooper & Penny 1997, Gavrilets *et al.* 2000, Whittaker *et al.* 2001, Mehnavar & Jackson 2001, Elredge *et al.* 2005), en virtud de los cuales se engranan y respaldan gran parte de los propósitos y métodos que rigen la biogeografía.

De entrada, las elucubraciones y evidencias de Feduccia (1995), Cooper & Penny (1997), Noriega (1998) y López (2001), entre otros, desmentirían el argumento de que el fraccionamiento de la gran meseta fue muy anterior a que hubiesen aparecido, por

evolución, los elementos que componen su avifauna (sic Mayr & Phelps Jr. 1967).

Ahora bien, existen algunas consideraciones que parecieran sustentar el hecho de que los tepuyes del bloque Roraima de mayor extensión territorial, pero más alejados de los Andes (Fig. 2) alberguen un mayor número de endemismos que el resto más esparcidos y cercanos a dicha cordillera, que haya ciertas especies en unos tepuyes pero no en otros y la existencia de una distribución irregular de las especies endémicas.

En principio, conocemos que, ecológicamente, los factores estocásticos que condicionan las tasas de extinción afectan con una mayor intensidad a las poblaciones más pequeñas que a las grandes; en ese sentido, Briggs (1984) hipotetizaba que los procesos de especiación se ven afectados por el tamaño de la población y la cantidad de variación genética, por lo que los ritmos de especiación de las poblaciones grandes son más lentos que los de las poblaciones periféricas las cuales están aisladas y son de menor tamaño. Por su parte, Gavrilets *et al.* (2000) y Belliure *et al.* (2000) aducen que las especies con ámbitos de distribución regional o local más pequeños y menor capacidad de dispersión tienden a manifestar una mayor tasa de especiación. En contraste, Bibby *et al.* (1992) pregonan que la riqueza de las zonas de endemismos ornítricos (EBAs, por sus siglas en inglés) se incrementan con el área.

En este contexto, la fracción pantepuyana del bloque Roraima, territorialmente de mayor extensión y más agrupada y, teóricamente, con mayor número de hábitat y manchones vivenciales que los tepuyes relativamente más distanciados del bloque occidental, se debería esperar que sostuvieran demos más abundantes y con más riqueza específica y endémica, lo cual es evidente para Pantepuy

(Phelps Jr. & Meyer 1984). El presuntivo alegato de ocurrencia de especies en unos tepuyes mientras en otros no (Tate 1938), pudiera justificarse apelando a las consideraciones metapoblacionales (Gilpin & Hanski 1991), pues no se puede descartar que muchas de las subpoblaciones de los tepuyes se comportaran en primer término como metapoblaciones, dada la relativa cercanía que hay entre muchos tepuyes, donde las subpoblaciones más pequeñas experimentarían mayor probabilidad de extinción. Y es que, aparentemente, la variación geográfica, en última instancia, puede conducir a la subdivisión de las poblaciones en unidades reproductivamente aisladas a pesar de la migración, aun si hay intercambio ocasional entre poblaciones vecinas, y no parecen impedir la especiación rápida (Morell 1999, Gavrilets *et al.* 2000); por otro lado está el efecto Rapoport, que es la tendencia de las especie tropicales a tener áreas de distribución más pequeñas que las de las zonas templadas (Stevens 1989).

Adicionalmente, el intracruzamiento y la pérdida de heterocigocidad pueden funcionar como obstáculos reales para la supervivencia de las poblaciones aisladas (Graves 1988), sobre todo si hay cuellos de botella poblacionales o eventos fundacionales (Gavrilets & Hastings 1996), que provoquen éxodos y/o extinciones de fondo de algunas especies, lo cual bien pudo haber ocurrido con varias en Pantepuy; tanto es así, que Cook (1974) alegaba que el número de especies de la avifauna altitepuyana actual dependió de la probabilidad de una extinción total de la avifauna de los tepuyes de menor elevación o de la cantidad de tiempo que estos estuvieron interconectados por corredores boscosos, y enfatiza que la extinción durante el Pleistoceno y la topografía y la altura de muchos tepuyes fueron los factores más significativos en la diferenciación de la

avifauna de Pantepuy. No obstante, se debe comprender que tales extinciones debieron depender, en parte, de la tasa diferencial de mutaciones acumuladas (Higgins & Lynch 2001) característica de cada taxón, del tipo, tamaño y persistencia de metapoblaciones (Gilpin & Hanski 1991) y de los efectos del dominio medio en la riqueza específica (Colwell & Lee 2000), entre otros (sin embargo, la cantidad de endemismos subespecíficos y específicos de Pantepuy no parece haber tendido a favorecer los intercambios consuetudinarios característicos de un comportamiento metapoblacional). Holmes *et al.* (1994), mediante modelos matemáticos, han evidenciado que el tamaño mínimo crítico de un hábitat para sustentar una población determinada va a depender de la tasa de éxodo de los organismos, del grado de condiciones adversas letales de los ecosistemas aledaños y de la geometría del manchón vivencial, lo que combinado con la habilidad intrínseca competitiva diferencial para sobrevivir de la especie y la distancia de dispersión van a condicionar las tasas de invasión.

Estas cuestiones son cruciales si consideramos las relaciones evolucionarias especie-área (Zimmerman & Bierregaard 1986, Losos & Schluter 2000, Gavrilets *et al.* 2000) en estas formaciones fisiográficamente tan singulares, y en apariencia aisladas, las cuales pudieron ocasionar que los mecanismos de divergencia ecológica aparecieran antes que las incompatibilidades genéticas (Grant & Grant 1997), con énfasis en los demos periféricos. En este sentido, Losos & Schluter (2000), por ejemplo, apuntan que en los ecosistemas insulares la tasa de especiación se incrementa con el área (véanse también Sol (2000) y Blondel (2000)). Pero, en contraste, Huber (1988) considera el aislamiento de los tepuyes, según imágenes satelitales, más como una exageración visual

que como una verdadera inaccesibilidad orográfica, afirmando que en sólo 8 de 38 tepuyes florísticamente listados por él se puede asegurar que tienen cumbres relativamente aisladas. Rull (1991), por su parte, tampoco sustenta tal aislamiento basándose en datos paleopalínológicos, aunque asoma que la variabilidad climática a la que pudieron estar sometidos, apoyaría la tesis del refugio (Haffer 1969, Mayr & O'hara 1986) pese a las discrepancias de no pocos autores al respecto (e.g., Croizat 1976, Endler 1982, Connor 1986, Schubert 1988, Jaffe *et al.* 1993, Bush 1994, Colinvaux 1998, Haberle & Maslin 1999, Colinvaux & De Oliveira 2001).

En todo caso, resultaría una ligereza tratar de “insularizar” el Pantepuy (e.g., Cook 1974), como se ha hecho para las cumbres andinas (e.g., Vuilleumier 1970, Vuilleumier & Ewer 1978, Vuilleumier & Simberloff 1980), para explicar su alto grado de endemidad ornítica (Cracraft 1985, Phelps Jr. & Meyer 1984), sin aplicar análisis y criterios científicos cualicuantitativos más rigurosos (e.g., Connor & Simberloff 1979, Alatalo 1982, Barrowclough 1992, Harold & Mooi 1994, Rahbek, 1997; Bermingham & Moritz, 1998; Myers & De Graves 2000, Losos & Schluter 2000, Sol 2000, Blondel 2000, García & Fjeldså 2000, Poertner 2001, Whittaker *et al.* 2001, Grehan 2001) de cara a su historia y condiciones ecológicas y orográficas, tanto actuales como primigenias. Y a sabiendas de que presenta dos bloques ecológicos avifaunal y fitofisiográficamente relativamente distintos a cada lado del río Caroní (Mayr Jr. & Phelps 1967, Phelps Jr. 1977, Steyermark 1980, Cracraft 1985, Briceño & Schubert 1988, Huber 1988, 1997, Lentino & Bosque 1989, Barrowclough & Escalante 1990, Rull 1991, Pérez & Lew 2001).

En cuanto a la Teoría del Clima fresco, los análisis paleoclimáticos de Schubert (1988), Rull (1991, 1999), Bush (1994), Colinvaux (1998), Mayle *et al.* (2000), Vanzolini (2001) y Colinvaux y De Oliveira (2001) para las regiones amazónica y andina parecen ajustarse más a las presunciones de Chapman y Tate (véanse también Huber 1988, Whipple *et al.* 1999, Hosltetler & Clark 2000, Cowling *et al.* 2001, Haffer 2001). Huelga señalar, de igual modo, el especial cuidado que hay que tener al hacer los análisis geohistóricos de dispersión, colonización y fragmentación poblacional sin considerar particularidades ecovivenciales intrínsecas, e.g., forma y función (Novoa *et al.* 1991, Calmaestra & Moreno 2001, Poertner 2001) y extrínsecas, e.g., dinámica metapoblacional (Gilpin & Hanski 1991), diversidad beta, efecto Rapoport (Stevens 1989, Rohde 1996, Koleff & Gaston 2001, Whittaker *et al.* 2001), rasgos macroecológicos (Marquet 2000, Arita & Rodríguez 2001), efecto Allee (Keitt *et al.* 2001), en los diferentes demos, en esta región predominantemente mélica (Huber 1997), y donde la temperatura diaria en muchos tepuyes regularmente disminuye a menos de 10°C a partir de ciertas cotas elevacionales (Barreat *et al.* 1986). En este último particular, ya se ha podido establecer, por ejemplo, una interdependencia de los límites fisiológicos de tolerancia térmica, temperatura, oxígeno y cambios climáticos con la biogeografía de las poblaciones animales (Poertner 2001).

Ahora bien, al observar la Teoría del Clima Fresco Modificada, infiero que en un ecosistema subtropical territorial y ecológicamente tan “precario” como Pantepuy serían más bien cuesta arriba las probabilidades de encontrar hábitat adecuados para las nuevas inmigraciones, y menos aún las de reestablecer situaciones ideales de panmixia (Holmes *et al.* 1994) con

poblaciones ya asentadas (y en teoría, como se discutirá más adelante, con poca capacidad de dispersión), máxime si dichas recolonizaciones estuvieron sujetas a la periodicidad y/o fortuitidad de las fluctuaciones climáticas glaciares e interglaciares para la zona (Schubert 1988, Behling & Lima 2000, Vanzolini 2001, Ledru *et al.* 2001, Auler & Smart 2001). Adicionalmente, Cowling *et al.* (2001), mediante modelos simulados, desaprueban una invasión de vegetación de sabana en las tierras bajas amazónicas durante la última glaciación, y propone eventos de vicariancia para el proceso de especiación (no obstante, véanse Behling & Negrelle 2001, De Freitas *et al.* 2001). Por su parte, Colinvaux & De Oliveira (2001), en una recopilación de datos paleopalinoológicos, sugieren una estabilidad y continuidad de la cobertura boscosa en las tierras bajas amazónicas a lo largo del todo el Cenozoico, desestimando su fragmentación en refugios-islas (sensu Nores 2000).

La situación se torna aún más compleja, pues Stiles *et al.* (1995), en la sierra Chiribiquete, en el sur de Colombia, no encontraron ninguna relación zoogeográfica entre la avifauna del Escudo Guayanés y la registrada en dicha región, la cual, por lo demás, se encuentra un poco más al sur de la serranía Macarena, considerada por Croizat (1976) como un remanente del Escudo Guayanés. Y es que, efectivamente, se han hallado evidencias de similitud geológica (Galvis-Vergara 1994) y florística (Huber 1988) entre estas alejadas regiones serranas colombianas y el Escudo Guayanés. En cambio, Borges *et al.* (2001), en el Parque Nacional Jaú, en la cuenca del río Negro (Brasil Central), sí encontró elementos ornítricos guyaneses y andinos en el área.

Por su parte, la Teoría del Cambio de Hábitat contradice lo hallado por Giner & Barreto

(1997) y las inferencias de Haffer (1985). Pero Vuilleumier (1970), en su análisis del origen de avifauna altiandina, sugiere que varias de estas especies subtropicales bien pudieron haber provenido de tierras bajas, durante las reducciones del bosque andino merced del período interglaciar. De hecho, Haffer (1986) sugiere que la avifauna del valle intercordillerano de Patia, en el sudoeste de Colombia, proviene de tierras bajas caribeñas. Análogamente, Jaffe *et al.* (1993) apuntan que buena parte de la mirmecofauna altitepuyana provino de las tierras bajas circunvecinas. Finalmente, Nores (2000) afirma que entre los varios factores que durante el Cenozoico contribuyeron con la presente biodiversidad en Amazonia (incluye Pantepuy) estuvo el levantamiento del nivel del mar (100 m), el cual fragmentaría la pluviselva en verdaderas islas y archipiélagos. A este respecto se debe apuntar la influencia importante de las glaciaciones sobre las avifaunas, pero que frecuentemente es soslayada o subestimada (Ouellet 1988, Amorin 2001, Klicka & Zink 1997, Auler & Smart 2001).

Entonces, aunque parcialmente de acuerdo con la plausibilidad de que en determinadas épocas haya habido movimientos de los pisos tropicales a los subtropicales y/o viceversa, con la inherente formación de ecotonos interaltitudinales, presumo que el paulatino desgaste y reducción del Pantepuy más bien debió haber favorecido el movimiento hacia las cotas más bajas, que, a ojos vista, fueron y son de mayor extensión territorial, y, por ende, ofrecerían mayores oportunidades ecológicas. En este sentido se debe agregar que las singulares características topográficas de muchos tepuyes del bloque Roraima no han favorecido el desarrollo de una verdadera zona de transición ecológica entre sus cimas planas y los taludes aguas abajo, pues dichas zonas se presentan como

acantilados con pendientes literalmente verticalizadas (Fig. 1), donde sólo han medrado unas pocas especies cantilícolas (Mayr & Phelps Jr. 1967). Así, en aves cogenéricas subtropicales andinas del Perú se ha encontrado una correlación negativa entre la amplitud de su distribución altitudinal y la variación geográfica del plumaje, debido presumiblemente a que mientras más restringida la distribución más fácilmente es fragmentada por barreras en el flujo genético (Graves 1988). Adicionalmente, Moritz *et al.* (2000) señalan que las áreas con alta heterogeneidad de hábitat e inestabilidad climática y geológica reciente parecen sustentar especies de origen igualmente más reciente.

Ahora bien, al encarar la Teoría Saltadora desde lugares distantes se permiten establecer varias incongruencias, pues pretender que toda la avifauna subtropical pantepuyana “saltó” desde Los Andes y coincidió en mesetas de poca altura en Colombia, y luego, “en otro salto”, se dirigiría directamente al cerro Paraque, en Venezuela, antes de diseminarse en el resto del Pantepuy, sería ostensiblemente inconsistente, especulativo y simplista (Croizat 1976) (véanse también Willis 1987, Jaffe *et al.* 1993, Nelson & Ladiges 2001, Grehan 2001), pues la capacidad dispersional de las especies es el resultado de una combinación indisoluble de sus rasgos fisiológicos, comportamentales y morfológicos y la naturaleza de las barreras a sortear.

Ciertamente, en acuerdo parcial con otros autores (e. g., Chapman 1931, Croizat 1976, Craw 1982, Bueno-Hernández & Llorente 2000), luce una empresa improbable o al menos sujeta a especulación (Vuilleumier 1971) la colonización del Pantepuy, vía llanera, desde Los Andes, pues: a) Si el movimiento de las especies migratorias

sudamericanas tiene un patrón direccional norte-sur (Chesser 1994, Joseph 1996), ¿por qué pretender una “colonización” en sentido oeste-este? b) Si, geohistóricamente, la orogénesis guayanesa es de mayor antigüedad que la andina (Croizat 1976, Schubert & Fritz 1985, Rull 1991, 1999, López 2001), ¿no resultaría plausible que buena parte de la colonización sucediera en sentido contrario: Pantepuy-Andes? (Pérez & Lew 2001). c) ¿Son y fueron ecofisiográficamente las condiciones tropicales y subtropicales pantepuyanas más similares a las de las cordilleras de la Costa y Oriental venezolanas, que a las de Los Andes, como para sugerir una ruta de dispersión a través de aquéllas, la cual sortearía el enorme trecho llanero (1000 km) y sus antagónicas condiciones geoclimáticas? d) ¿Qué rol puede haber jugado el efecto “messenerhebung” (Grubb 1971, Steyermark 1979) en dicha similitud ecológica? e) ¿Otrora, los límites de ambas formaciones, andino-cordillerano/tepuyano, en realidad, estuvieron más cercanos (e.g., Mayr & Phelps Jr. 1967, Croizat 1976, Huber 1988, Galvis-Vergara 1994, López 2001), para pensar, por ejemplo, en situaciones regulares de intercambio metapoblacional, parapatría, alopatría, simpatría, peripatría, cripto y euendemismos (Morrone 1994, Gavrinlets *et al.* 2000, Myers & De Graves 2000, Johannssen 2001)?

En efecto, factores como, por ejemplo, la intensa pluviosidad, heladas y/o sequías severas, sentido de los vientos, distancia y dirección de la migración; concatenados a otros, como comportamiento “biogeomagnético” (Wiltschko & Wiltschko 2001), capacidad fisiológica (Gwinner 1990) y diseño morfoanatómico para el vuelo sostenido (Winkler & Leisler 1992, Calmaestra & Moreno 2000, 2001), debieron condicionar el “espíritu emprendedor” (sic

Mayr & Phelps Jr. 1967) de los diferentes demos ornítics especialmente los subtropicales, a la hora de iniciar un éxodo poblacional de colonización, máxime si tuvieron que arrostrar, pues no podían sortearlos de un sólo vuelo, ambientes biogeoclimáticos adversos (“sweepstakes”), para arribar a un hábitat subtropical cada vez más territorialmente precario en extensión (Rull 1991), y mas no, fitofisiográficamente, del todo aislado (Huber 1988).

En ese orden de ideas y asumiendo que, en parte, las rutas de migración pueden reflejar la historia reciente de la distribución de muchas aves (Gill 1985), la dinámica dispersional se presenta como un punto refutable y conflictivo importante, pues, haciendo abstracción del marco epistemológico (e.g., Croizat *et al.* 1974, Croizat, 1976, Armstrong 1977, Bremer 1992, Bueno-Hernández & Llorente 2000, Nelson & Ladiges 2001, Grehan 2001), involucra no sólo la capacidad de vuelo (Castro & Myers 1989), condiciones ecológicas adversas (Janzen 1967) y distancia a cubrir de las especies (Moore & Kerlinger 1991), entre otros, sino la inusual “dirección ecuatorial” (oeste-este), es decir, los Andes-Pantepuy, emprendida para la supuesta colonización de este último, lo cual implicaría ir en contra de los constantes y unidireccionales vientos alisios del noreste. A menos que en algunos períodos geológicos el patrón eólico, por algunas causas y/o procesos –e. g., inversión geomagnética polar (Piper 1987), fluctuaciones perihélicas nutacionales (Lean & Rin 2001), cambios climáticos bruscos (Schuber, 1988, Fjeldså *et al.* 1999, Hosltetler & Clark 2000), regresiones o transgresiones marinas glaciares e interglaciares (Muller & McDonald 1995), El Niño (Martin *et al.* 1993)–, haya sido marcadamente distinto al actual, y los patrones de dispersión hayan tenido, por ejemplo, una conducta circunfusa

(radial), pudiendo provocar situaciones biogeográficas inusuales, e.g., peripatría (Cracraft & Prum 1988), especiación en anillo (Mayr 1970, Hennig 1968, Irwin *et al.* 2001), cripto y euendemismos (Johannssen 2001), “efectos antirrescate” (Harding & McNamara 2002).

Simpson & Haffer (1978) asumen que no debieron haberse presentado cambios sensibles, al menos durante el Pleistoceno, en cuanto al patrón de pluviosidad para pensar en modificaciones biogeográficas profundas, lo cual discrepa con otros autores (e.g., Sarnthein 1978, Prance 1978, Marroig & Cerqueira 1997, Amorin 2001); de hecho, Nores (2000) apuesta por una fragmentación del bosque pluvial amazónico por un incremento del nivel del mar. Entre tanto, Amorin (2001) asume expansiones y regresiones del bosque andino según los períodos glaciares e interglaciares. De manera similar, Schubert (1988) y Rull (1991) sugieren una alternabilidad de períodos áridos y húmedos durante el Holoceno. Finalmente, Mayle *et al.* (2000) suponen una expansión del bosque húmedo amazónico, hacia sus límites sureños actuales, en los últimos 50 000 años por una supuesta migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical causada por las fuerzas astronómicas de Milankovitch (véanse también, Auler & Smart 2001, Behling & Negrelle, 2001, Ledru *et al.* 2001, Vanzolini 2001, Haffer 2001).

En cualquier caso, hasta donde se conoce, los movimientos migratorios distantes en las aves neotropicales sudamericanas han sido “meridionales”, esto es, norte-sur-norte, y siendo más bien exclusivos de determinadas especies (Vuilleumier 1971, Schwartz 1976, Cox 1985, Chesser 1994, Joseph 1996). Aunque no se puede negar que diversas especies de aves tienen una extraordinaria

capacidad migracional, también es cierto que ello ha conducido a que hayan evolucionado hacia una serie de peculiaridades anatómicas y fisiológicas para tal fin (Kersten & Piersma 1987, Rayner 1988, Castro & Myers 1989, Gwinner 1990, Winkler & Leisler 1992, Bock 1999, Calmaestra & Moreno 2000, 2001). Y además son muy puntuales los casos de poblaciones sedentarias y migratorias de corta y larga distancia dentro de la misma especie.

Así, aves como los limícolas charadriiformes neárticos normalmente sobrepasan en vuelo migratorio transcontinental los 10 000 km, desde las latitudes subárticas hasta las australes. Y en efecto, pueden atravesar en cinco o seis días de vuelo casi continuo el territorio que separa la tundra canadiense y la costa norte de Sudamérica (Burton & McNeil 1975), esto es mucho más de 4 000 km. Pero también se sabe, que no todos los grupos ornícticos poseen capacidades etofisiológicas para la migración, ni siquiera en distancias cortas (Brown & Lomolino 1998 *apud* McArthur *et al.* 1972).

En realidad, son comparativamente contadas las especies que han podido colonizar islas distantes (Lack 1969, Sol 2000), y más quizá por nomadismo o esporadismo. Tanto es así, que Croizat (1976) descarta, al menos en lo que se refiere a las islas circunamericanas, que hayan existido tales colonizaciones, asegurando que la mayoría de estas especies insulares son remanentes de poblaciones continentales que quedaron aisladas en distribución horstiana, una vez que desapareció, por geotectonismo, la tierra firme que las unía al continente (no obstante, véanse Lanyon 1967, Terborg *et al.* 1978, Seutin *et al.* 1993, Seutin *et al.* 1994, Burns 1997, Lovette *et al.* 1999, Grehan 2001, Lanteri 2001).

Bajo este esquema, y a excepción de los cantilícolas, la mayoría de las especies subtropicales pantepuyanas como “grupo ideal” escogido para explicar su biogeografía ornítica (Mayr & Phelps Jr. 1967) se puede considerar como poco vágiles, o a la sumo esporadistas, basado en que no existen dentro de sus respectivas familias (con muy pocas excepciones, e.g., Tyrannidae, Hirundinidae), otros congéneres migratorios de grandes distancias, y/o en que no parecen tener, asumiendo un vuelo ininterrumpido, la constitución anatomofisiológica sino para emprender cortas incursiones; no obstante, véase Willis (1987). A ello habría que agregar exigencias etoecológicas ineludibles (e.g., conductas fenológicas fuertemente arraigadas), que impedirían a muchas especies moverse grandes distancias de “un solo salto” (e.g., Levey & Stiles 1992, Brown & Lomolino 2000 *apud* McArthur *et al.* 1972).

En cualquier caso, asumiendo que pudieran sostener tales requerimientos, el factor climático siempre estaría en contra, pues es conocida la unidireccionalidad de los vientos alisios (NE-SO) durante casi todo el año en el Neotrópico circunecuatorial, precisamente en el sentido opuesto de estas migraciones saltadoras, i.e., oeste-este. Por ejemplo, los pequeños parúlidos neárticos emprenden sus migraciones otoñales desde Norteamérica en dirección a las islas Bermudas hacia el sudeste, para luego girar y aprovechar los alisios de dirección noreste para arribar a Sudamérica, y con todo llegan exhaustos y visiblemente emaciados (Gill 1985). Aun así, algunos elementos de la avifauna autóctona antillana se les considera como primariamente originarios de Centroamérica, mientras sólo las colonizaciones más recientes vendrían desde el noreste de Sudamérica (Lanyon 1967, Seutin *et al.* 1994).

Otros factores serían las fluctuaciones climáticas, por ejemplo, del Último Máximo Glacial, resumidas en intensa pluviosidad y/o altas temperaturas dominantes gran parte del año, que caracterizaron algunas regiones de la zona circunecuatorial neotropical (Schubert 1988, Rull 1991, Behling & Lima 2000), y que debieron obligar a los supuestos demos invasores subtropicales a “pernoctar” en ecosistemas tropicales, los cuales, por lo demás, permanecerían inundados, como vemos en la actualidad, la mitad del año y/o con altas temperaturas durante la otra mitad. A este último respecto se han venido desarrollando interesantes ensayos donde se puede inferir la influencia de la temperatura en los rasgos biogeográficos particulares de las diferentes regiones (e.g., Jeffree & Jeffre 1994, Poertner 2001).

Parece impensable, pues, imaginar a la avifauna subtropical pantepuyana cruzando de un solo vuelo las llanuras colombo-venezolanas desde los Andes, con los vientos alisios en contra (Alerstam 1978), con copiosas precipitaciones (Sarnthein 1978) y/o sometidos a temperaturas prohibitivas (Poertner 2001), muy a pesar de la teoría del clima fresco y de la versatilidad adaptativa de muchas especies de aves a los cambios altitudinales de temperatura (Novoa *et al.* 1991); a menos que poseyeran una ruta o corredor preestablecido de vuelo (“flyway”) Andes-Pantepuy. Pero, de ser posible, no pareciera encajar a la hora de explicar el modelo evolucionario de que un movimiento migratorio se verá favorecido sólo si, en términos de rendimiento, los beneficios superan a los costos (Cox 1985). O explicar el alto grado de endemismo de Pantepuy, si asumimos que las especies de aves con capacidad de dispersión limitada y adaptaciones especializadas para ambientes particulares tienden a exhibir un mayor grado de endemismo.

### **Centro de dispersión tepuy-norcordillerano: Un nuevo enfoque**

A la luz del surgimiento de novedosos conocimientos y puntos de vista multidisciplinarios, sobre todo en materia taxomolecular y ecoevolutiva, se hizo insoslayable realizar esta revisión retrospectiva y exhaustiva de los diferentes enfoques existentes acerca del origen y biogeografía de la avifauna pantepuyana, con la finalidad de sustentar la contribución, consistencia y vigencia de tales postulados. Entonces, considerando todas las ópticas analizadas, convendría hacer un estudio morfométrico y filogeográfico moderno y exhaustivo (e.g., Sibley & Monroe 1990, Rohlf & Marcus 1993, Bermingham & Moritz 1998, Baker *et al.* 1998) para dilucidar los verdaderos parentescos de las diferentes especies y subespecies endémicas intertepuyanas, y de sus “aliados andinos” y norcordilleranos.

Entre tanto, intentando congeniar una concepción moviilística (dispersión) versus otra inamoviilística (vicariancia) e.g., Jaffe *et al.* (1993), Pérez & Lew (2001), se propone la hipótesis de *Centro de 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 (Fig. 2), disintiendo así de las teorías colonizadoras desde Los Andes, vía Los Llanos, de un sólo vuelo.

Y es que, aunque parecen existir elementos geosedimentarios, fitogeográficos y, en fin, paleoecológicos que suponen el límite del Escudo Guayanés más al norte y occidente

que hoy día (e.g., Mayr & Phelps Jr. 1967, Croizat 1976, Huber 1988, Galvis-Vergara, 1994), persiste la disyuntiva sobre la veracidad de dicha expansión; es decir, su enlazamiento en épocas prelaramídicas esto es, antes del levantamiento andino hasta donde lo que es hoy territorio colombiano, y su consecuente reducción y fraccionamiento, debido a factores paleogeoclimáticos, hasta las altiplanicies remanentes actuales (Simpson & Haffer 1978, Huber 1988, Briceño & Schubert 1990, Rull 1991). De hecho, Phelps Jr. (1966) la objetiva alegando evidencias geológicas, y afirma que el fraccionamiento de la gran meseta ocurrió mucho antes de que aparecieran, por evolución, los componentes de la fauna; pero Croizat (1976), entre otros (e.g., Norens 2000), replicaría, basándose en un exhaustivo análisis panbiogeográfico de especies trápidas pantepuyanas y colombianas (en serranía La Macarena), que sí hubo tal conexión primigenia y que las aves ya existían para ese entonces (véanse también, Simpson & Haffer 1978, Vuilleumier & Ebert 1978, Haffer 1985, Craw 1982, Feduccia 1995, Burns 1997, Cooper & Penny 1997, Noriega 1998).

Otro punto a considerar es la existencia de situaciones singulares como el efecto “messenerhebung”, el cual permite que las condiciones subtropicales se alcancen a niveles más bajos de lo regular (Grubb 1971), siendo ello conspicuo, además de Pantepuy, en la península de Paria y el macizo Turimiquire (obs. pers.), de la cordillera Nororiental venezolana, reconocido subcentro de endemismos (Cracraft 1985). Por otra parte, no se ha emitido una explicación zoogeográfica convincente acerca de la presencia relictiva de algunos taxones de aves típicas guayanesas en zonas desconectadas de dicho Escudo. Por ejemplo, en la cordillera Nororiental venezolana i. e.,

*Nannopsittaca panychlora* (Salvin & Godman, 1883), *Heliophryx aurita* (Gmelin, 1788)(Phelps Jr. & Meyer 1994), *Tolmomyias poliocephalus* (Hellmayr, 1903) (Lefebvre *et. al.* 1994) *Frederickena viridis* (Vieillot, 1816) (*de visu, relato refero*), *Elaenia ruficeps* Pelzeln 1868(L.G. González, com. pers.) mas no 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 1994) y del colibrí *Campylopterus duidae* Chapman, 1929 (Lefebvre *et. al.* 1994), en los estados Delta Amacuro y Sucre, respectivamente, en el oriente de Venezuela.

A este señalamiento, Phelps Jr. (1966), en su análisis de la avifauna subtropical del Norte de Venezuela, reconoce que algunas especies de aves de las cordilleras costaneras pudieron provenir de la Guayana. Valdría agregar entonces, bajo tal perspectiva, que de un total de 174 especies, incluyendo varias subespecies, registradas para la región guayanesa, según datos distribucionales extractados de Phelps Jr. & Meyer (1994), 131 (75,27%) están igualmente señaladas a lo largo de la nueva ruta de dispersión propuesta –*viz.*: Escudo Guayanés - Región Nororiental - Región Norcentral - Andes–, y el resto, 43 (24,73%), en la ruta llanera “tradicional”, *viz.*: Andes - Llanos - Escudo Guayanés (Fig. 2). Siendo así, realmente debió haberse practicado una ruta alterna de dispersión, distinta a la vía llanera.

Estos planteamientos permiten sugerir que, si en realidad hubo un movimiento migratorio colonizador Andes-Pantepuy o más bien viceversa, como promulgo, no parece haber ocurrido *per se* a través de los Llanos. Pudiera haberse iniciado, por ser ecológicamente más accesible, a través del corredor palustre-estuarino del Pantano Oriental una vez que las

aguas interglaciares se retiraron (Marroig & Cerqueira 1997, Nores 2000) y las cordilleras centroorientales, teniendo como “barreras ecológicas” naturales, además del Pantano Oriental, sólo la depresión de Unare (estado Anzoátegui), lo cual implicaría dos “saltos” relativamente cortos en comparación al enorme salto llanero.

Ciertamente, bajo estas consideraciones, el Pantepuy no parece haber sido un centro de colonización, sino más probablemente un centro de origen y dispersión ornítico que una vez estuvo territorialmente mucho más extendido (Chapman 1931, Croizat *et al.* 1974, Croizat 1976), por lo que gran parte de su avifauna primordialmente la subtropical debiera mirarse como un remanente paleoendémico o relictual (no obstante, véase Myers & de Graves, 2000). Y tampoco debiera asumirse, bajo condición sine qua non, como parcialmente derivada de elementos tropicales (Phelps Jr. 1966, Mayr & Phelps Jr. 1967, Crraft, 1985, Medina 1993), sino más bien al contrario; es decir, que una vez iniciado el proceso erosodeposicional que terminó fraccionando esa gran placa, muchas especies, por la paulatina pérdida de espacio y, por ende, de recursos alimentarios, entre otros, emprendieron éxodos, debiendo descender, ineludiblemente, hacia los pisos tropicales sobre todo cuando, durante el Cuaternario, los bosques húmedos tropicales no habían sido reemplazados por sabanas (Simpson & Haffer 1978, Prance 1978, Schubert 1988, Rull 1991, Cowling *et al.* 2001, Colinvaux & De Oliveira 2001), donde la presión selectiva extinguiría a unas poblaciones, y las restantes, por los consecuentes mecanismos de aislamiento reproductivo (Anderson 1977, Morell 1999, Johannssen 2001), divergirían hasta convertirse en las especies y subespecies actuales: tropicales y/o subtropicales, según los casos. Las

remanentes, ahora paleoendemismos del Pantepuy, permanecerían en demos numéricamente cada vez más exiguos (donde probablemente estarían involucrados cuellos de botella poblacionales, efecto Allee, efecto antirrescate), lo cual ya ha sido reflejado en varias especies altitepuyanas, las cuales presentan muy poca abundancia relativa de individuos por kilómetro cuadrado en algunos tepuyes (Cook 1974, Barreat *et al.* 1986, Medina 1993).

Estas consideraciones sí pudieran explicar, en parte, la ocurrencia al norte (cordillera Nororiental de Venezuela) y al sur (Minas Gerais, Brasil) del Escudo Guayanés, de especies comunes a ambas formaciones tan alejadas entre sí, e.g., *Pyrrhura leucotis* (Kuhl, 1820), *Phyllomyias virescens* Natterer 1869 (Phelps Jr. 1966). Bajo estos puntos de vista, ratifico, una de las primeras zonas de contacto subtropical pudo haber sido la cordillera Nororiental, probablemente, el macizo Turimiquire y la península de Paria, pues en esta última formación (el macizo Turimiquire ha sido escasamente muestreado), aparte de las especies orníticas relictas antes mencionadas, se ha determinado la presencia de varios elementos florísticos (Steyermark 1979, Dutton 1990) y faunísticos (Bisbal 1998) similares a los de la biota guayanesa (no obstante, véase Huber 1988). Una de las razones que pudiera asomarse son los rasgos fisiográficos particulares del macizo Oriental, en cuanto al efecto “messenerhebung”, ya que sus condiciones subtropicales se alcanzan a partir de los 400 msnm. Algo similar ocurre en el Pantepuy (Barreat *et al.* 1986), puesto que la mayoría de sus especies orníticas subtropicales se encuentran en niveles altitudinales más bajos de lo que regularmente se hallan en las cordilleras andinas y centrocosteras (Phelps Jr. 1966, Phelps Jr. & Meyer 1979), producto quizá del

“descenso adaptativo” (Novoa *et al.* 1991) de poblaciones periféricas (¿peripatría?), ante las vicisitudes competitivas por la inevitable pérdida de espacio en las cimas; o, como se ha evidenciado para los Andes (Rahbek 1997), de la tendencia a una mayor riqueza de especies en áreas medianamente elevadas (500-1000 m) debido a la concurrencia en dichas áreas de especies provenientes tanto desde niveles más altos (> 1000 m) como desde los más bajos (< 500 m).

Sin embargo, inicialmente, la diversificación de muchas especies de aves en el Pantepuy pudo haber tenido un patrón biogeográfico vicariante (Croizat 1976, Nores, 2000), al contrario de las cordilleras norteñas y andinas venezolanas, en las cuales pareciera connotar un comportamiento colonizador linear-insular i. e., desplazamientos de una montaña a otra, a lo largo de las cordilleras, dentro de cotas elevacionales restringidas (Phelps Jr. 1966, Vuilleumier 1970, 1978, Vuilleumier 1971, Graves 1988, Phelps Jr. & Meyer 1994). Pero si esto último fuera el caso, debió iniciarse insisto desde Pantepuy como centro de dispersión (no obstante, véanse Croizat *et al.* 1974; Bueno-Hernández & Llorente 2000).

En cualquier caso, la selección y adecuación de determinados taxones ornítics para explicar y “mapear” postulados biogeográficos particulares para el Neotrópico ha tendido a crear una intrincada urdimbre de puntos de vista, que, aunque consecuentes para tales o cuales taxones, no son compatibles con otros igualmente válidos. Así, en el caso de la avifauna sudamericana están las distribuciones de Bleiweiss *et al.* (1997), Heindl & Schuchmann (1998), Hu *et al.* (2000) y Weller (2000), para Troquílidos (e.g., *Metallura* spp., *Topaza* spp. y *Saucerottia* spp.); Cracraft & Prum (1988), para Sitácidos

(*Pionopsitta* spp.) y Ranfástidos (*Selenidera* spp., *Pteroglossus* spp.); Irestedt *et al.* (2002), para Furnariidae, Dendrocolaptidae, Formicariidae, Thamnophilidae, Rhinocryptidae y Conopophagidae; Lanyon (1967, 1978) y Cicero & Johnson (2002), para Tiránidos; Schwartz (1975), Ouellet (1992) y Yuri & Midell (2002), para Emberícinos (*Sporophila* spp., *Euphonia* spp., *Piranga* spp.); Burns (1997), para Traupinos (e.g., *Euphonia*, *Chlorophonia*); Mayr & Phelps Jr. (1967), para determinados taxones subtropicales pantepuyanos; e igualmente, Vuilleumier (1970) y Vuilleumier & Ewert (1978), para otros tantos norandinos. Por otro lado estarían las distribuciones por trazos de Croizat (1976) antagónicas, de marras y por antonomasia, a las anteriores para Picidae, Rallidae (*Rallus* spp.), Corvidae (*Corvus* spp.), Paridae, Turdidae, Troglodytidae, Mimidae y Galbulidae. En esta misma instancia se debaten los modelos hipotéticos de vicariancia, refugio, centros de origen y diferenciación parapátrica, etc. (e.g., Haffer 1969, 1985, 1987, Croizat *et al.* 1974, Ferris 1980, Mayr 1981, Nelson & Platnick 1981, Croizat 1982, Briggs 1984, Cracraft 1985, Connor 1986, Seberg 1986, Cracraft & Prum 1988, Bremer 1992, Morrone 1994, 1999, Nores 2000, Bueno-Hernández & Llorente 2000, García & Fjeldså 2000), que condicionaron los procesos de especiación sudamericana.

Sin embargo, muchos debates, corrientes y postulados evolucionarios, aunque varios mutuamente excluyentes, conviene tratar de integrarlos desapasionadamente independientemente de que algunos no sean específicos para aves (e.g., Gould 1980, Nur & Ben-Avraham 1980, Kimura 1989, Margalef 1996, Colacino 1997), analizándolos con suficiente rigor y objetividad; sobre todo, a la hora de evaluar

biogeográficamente biomas como las regiones transandinas, e insular y continental circuncaribeña, donde los efectos climáticos naturales, antiguos (Schubert 1988) y recientes (Rodenhouse 1992, Ambrizzi & Bernardes, 1999), producto del tectonismo (e.g., Bocanegra *et al.* 1999), vulcanismo, huracanismo (Wiley & Wunderle 1993) y El Niño (Hall *et al.* 1986, Voiturier & Jacques 2000), entre otros, parecen tener aunque unos más sincrónicos que otros cierto grado de ritmicidad (Lean & Rin 2001), y, en términos de estabilidad ecológica global y local, bien pudieron actuar como detonadores de oleadas colonizadoras, sobre todo en un grupo faunístico tan movable como las aves.

Entonces, mi interpretación acerca de las vicisitudes y la fortuitud aunque siempre bajo una concepción holística de eventos micro (e.g., Kimura 1989) y macroevolucionarios (e.g., Ferris 1980, Marquet 2000) interdependientes (Bermingham & Moritz 1998, Moritz *et al.* 2000, Whittaker *et al.* 2001) que caracterizaron la historia biogeográfica de la avifauna pantepuyana, me permite aseverar que si bien la versatilidad genómica de una población parece dirigir, en última instancia, sus movimientos migracionales colonizadores, tal versatilidad debería conducir, intrínseca e indefectiblemente, a modificaciones fisioanatómicas (Bock 1999) y comportamentales (Grant & Grant 1997) que capacitarían a sus individuos para dichos desplazamientos.

En todo caso, si se asumiese, por ejemplo, una conducta colonizadora insular (e.g., Terborg *et al.* 1978, Connor & Simberloff 1979, Blondel 2000) para explicar biogeográficamente el grado de endemidad de la avifauna pantepuyana, ésta debería estar comprometida, indisolublemente, con un análisis pormenorizado de un flujo de

interacciones ecoevolutivas, donde, por una parte, debería haber más endemismos en taxones ornítics con menos capacidad de dispersión (en el entendido, no obstante, de que hayan tenido tiempo suficiente para la supuesta y eventual colonización y evolución). Por otra parte, habría que considerar un análisis comparativo intertepuyano de riqueza específica, diversidad de hábitat, extensión territorial, grados de endemidad, metapoblaciones, sobredensocompensación, entre otros, pues es evidente que la complejidad de las relaciones de una comunidad y su inherente estabilidad siempre ha sido objeto de acerba diatriba (e.g., Connor & Simberloff 1979, Alatalo 1982, Harold & Mooi 1994, Losos & Schluter 2000, Sol 2000, Myers & De Graves 2000, Whittaker *et al.* 2001, Koleff & Gaston 2001), y ello debería hacerse más elocuente en una región tan “compartimentalizada biogeográficamente” como el Pantepuy.

En este punto parece recomendable, pues, orientar las nuevas investigaciones sobre el Pantepuy hacia la definición del status neo o paleoendémico de su avifauna (Harold & Mooi 1994, Myers & De Graves 2000) y sus aliados llaneros, andinos y norcordilleranos –tanto tropicales como subtropicales–, utilizando, paralelamente a los análisis filogenéticos cladísticos (Ebach 2001), fenéticos (Li 1997) y morfométricos, e.g., alometría y heterocronía (Rohlf & Marcus 1993), técnicas taxomoleculares integradas (e.g., Moritz *et al.* 2000). Por otro lado, insistir en la búsqueda de fósiles para establecer la probable antigüedad de elementos faunísticos. Pero, sobre todo, intensificar los muestreos de aves en zonas susceptibles de perturbación antropógena, ante la incesante pérdida de la cobertura vegetal original (Brooks *et al.* 1999), la cacería furtiva (Vuilleumier 1998) y el recalentamiento global (Tramer 1992).

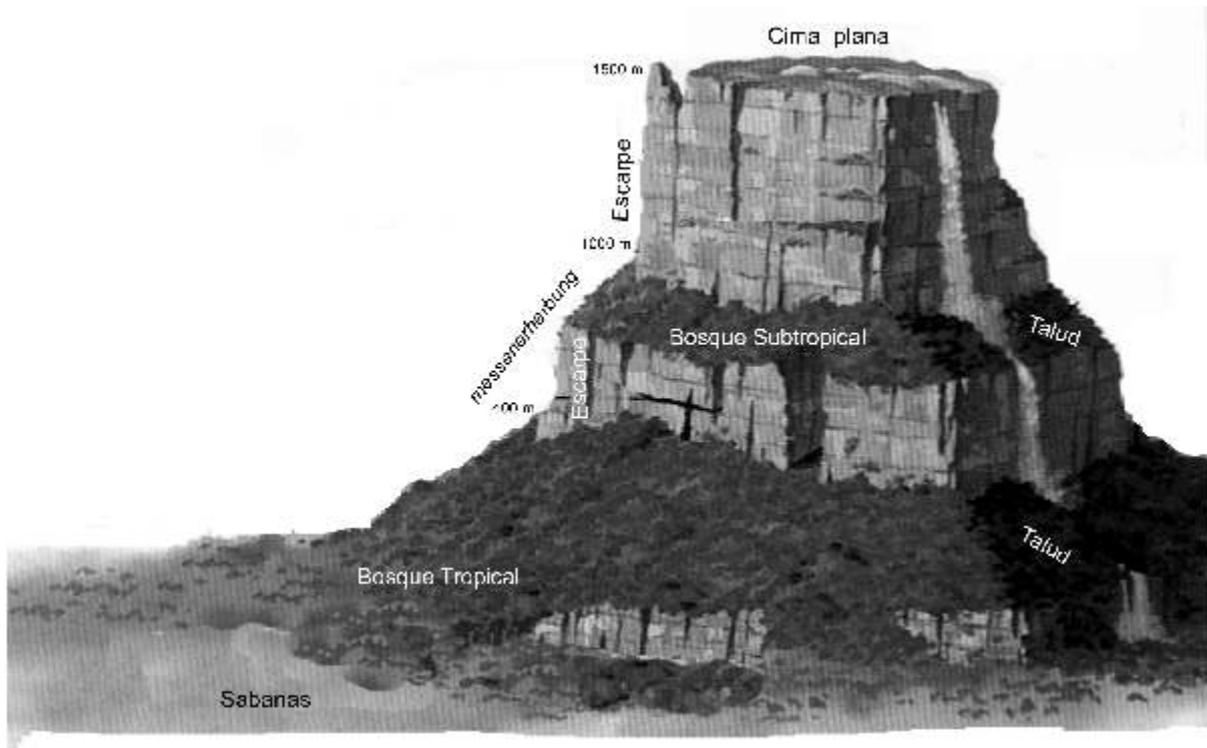


Figura 1. Tepuy típico.



Figura 2. Nueva ruta propuesta (A) y ruta tradicional desde Los Andes (B).

## CONCLUSIONES

Notoriamente, han existido –y definitivamente aún existen– incongruencias y desacuerdos por los planteamientos que, en su momento, sugirieron los diferentes investigadores para explicar el origen de los componentes de la avifauna del Pantepuy, lo cual se patentiza en las marcadas discrepancias entre las proposiciones dispersalistas mayrianas y panbiogeografistas croizatianas; en esencia, similares a las habidas, otrora, entre cuvieristas y lamarcquianos y, más recientemente, entre las teorías extincionistas exógena y endógena (e.g., Alvarez *et al.* 1980, Molina 1995, Margalef 1996), o entre neodarwinianos y neutralistas (e.g., Kimura 1989, Marone *et al.* 2002). Y ya en materia de ornitología sistemática, entre cladistas y feneticistas (e.g., Olson 1982, Cracraft 1983, Li 1997) [vale comentar, que las conclusiones de S. Olson, hace dos décadas (Olson 1982), acerca de los trabajos de Hennig, Popper y Croizat, calificándolos de conjeturas encubiertas e insustanciales, más que relegarlos y/o execrarlos –pienso–, quizá los puso de relieve y de hecho los actualizó, y, en cambio, “dogmatizó” a los olsonianos de cara a un naturalista no tan radical: el propio Charles Darwin; adicionalmente, veáse Maldonado (1994)].

En retrospectiva, la propuesta de este enfoque para tratar de explicar el origen y estatus biogeográfico de la avifauna del Pantepuy, a fin de cuentas no debe verse como una empatía hacia una u otra escolanía, sino, más bien, como una visión conjetural ecléctica y galvanizadora de las mismas, que, en último término, más que soliviantar posiciones confrontadas e/o irrevindicables (e.g., Seberg 1986, Croizat 1982, 1984, Morrone

2000, Bueno-Hernández & Llorente 2000, Nelson & Ladiges 2001, Grehan 2001), trataría de retomar y conciliar (e.g., Ferris 1980, Nelson & Platnick 1981, Mayr 1981, Jaffe *et al.* 1993, Baker *et al.* 1998, Pérez & Lew 2001), a la luz de los nuevos conocimientos biológicos que han surgido en materia ecofisiológica, taxomolecular y evolucionaria, una polémica científico-filosófica objetiva sobre lo que, en mi modesta opinión, es uno de los hitos biogeográficos más importantes del continente americano. Por lo que, mal que nos pese, la controversia deberá continuar vigente hasta tanto no se vayan elucidando, rigurosamente, las causas, procesos y efectos paleoecológicos y biogeográficos que derivaron en la biota pantepuyana actual.

Finalmente, en las ideas aquí expuestas se ha asumido que los procesos que operan durante los ciclos astronómicos, geológicos y biogeoquímicos, han sido similares desde tiempos primigenios hasta la actualidad como lo dicta el principio del uniformitarismo (actualismo), y los cuales, mal que bien, se evidencian en los registros fósiles y las formaciones geológicas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alatalo, R.V. 1982. Birds species distributions in the Galápagos and other archipelagoes: competition or chance? *Ecology*, 63: 881-887.
- Alerstam, T. 1978. Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scandinavica*, 10:76-93.
- Alvarez, L.W.; Alvarez, W.; Asaro, F. & Michel, H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208: 1095-1108.

- Ambrizzi, T. & Bernardes, A. 1999. Cold waves and the propagation of extratropical cyclones and anticyclones in South America: A synoptic-climatological overview. *Revista Geofísica*, 51: 46-67.
- Amorin, D.S. 2001. *Dos amazonias*. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, metodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F. pp. 245-255.
- Amundson, R. & Lauder G.V. 1994. Function without purpose: The use of causal role function in evolutionary biology. *Biology and Philosophy*, 9: 443-469.
- Anderson, R.F.V. 1977. Ethological isolation and competition of allospecies in secondary contact. *The American Naturalist*, 11: 939-949.
- Arita, H. & Rodríguez, P. 2001. *Ecología geográfica y macroecología*. pp. 63-80. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, metodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Armstrong, D.M. 1977. Dispersal vs. Dispersion: Process vs. Pattern. *Systematic Zoology*, 26: 210-211.
- Auler, A.S. & Smart, P.L. 2001. Late Quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from U-Series dating of travertine and water-table speleotherms. *Quaternary Research*, 55: 159-167.
- Baker, R.H.; Yu, S. & Desalle, R. 1998. Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 427-436.
- Barreat, F.; Barreto, A.; Briceño, H.; Gorzula, S.; Huber, O.; Medina, G. & Schubert, C. 1986. Reconocimiento preliminar del macizo del Chimanta, Estado Bolívar (Venezuela). *Acta Científica Venezolana*, 37: 25-42.
- Barrowclough, G. 1992. Biochemical studies of the higher level systematics of birds. *The Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 1: 39-52.
- Barrowclough, G.F. & Escalante, P. 1990. Notes on the birds of the Sierra Unturán, southern Venezuela. *The Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 110: 167-169.
- Behling, H. & Negrelle, R.R.B. 2001. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, southern Brazil, during the Late Quaternary. *Quaternary Research*, 56: 383-389.
- Behling, H. & Lima, C. M. 2000. Holocene environmental changes from the Rio Curuá record in the Caxiuanã, eastern Amazon Basin. *Quaternary Research*, 53: 369-377.
- Belliure, J.; Sorci, G.; Moeller, A.P. & Clobert, J. 2000. Dispersal distance predict subspecies richness. *The Journal of Evolutionary Biology*, 13: 480-487.
- Bermingham, E. & Moritz, C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7: 367-369.
- Bibby, C.J.; Collar, N.J.; Crosby, M.J.; Heath, M.F.; Imboden, C.H.; Johnson, T.J.; Long, A.J.; Statterfield, A.J. & Thirgood, S.J. 1992. *Putting biodiversity on the Map: Priority Areas for Global Conservation*. International Council for Bird Preservation. Cambridge.UK.
- Bisbal, F. 1998. Mamíferos de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela y sus relaciones biogeográficas. *Interciencia*, 23: 176-179.
- Bleiweiss, R.; Kirsch, J.A. & Matheus, J.C. 1997. DNA hybridization evidence for the principal lineages of hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Molecular Biology and Evolution*, 14: 325-343
- Blondel, J. 2000. Evolution and ecology of

- birds on islands: Trends and prospects. *Vie et Milieu*, 50: 205-220.
- Bocanegra, N.; Urrutia, J.G.; Soler, A.M. & Caballero, C. 1999. Paleomagnetism and tectonics of the Mexico, Central America, northern South America and Caribbean regions. *Revista Geofísica*, 51: 91-122.
- Bock, W.J. 1999. Functional and evolutionary explanations in morphology. *Journal of Zoology*, 49:45-65.
- Borges, S.H.; Cohn-Haft, M.; Pereira, A.M.; Henriques, L.M.; Pacheco, J.F. & Whittaker, A. 2001. Birds of Jaú National Park, Brazilian Amazon: species checklist, biogeography and conservation. *Ornitología Neotropical*, 12. 109-140.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: A cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, 41: 436-445.
- Briceño, H. & Schubert, C. 1990. Geomorphology of the Gran Sabana, Guayana Shield Southeastern, Venezuela. *Geomorphology*, 3: 125-141.
- Briggs, J.C. 1984. *Centre of origin in biogeography. Biogeography Monographs* 1. Biogeography Study Group. University of Leeds. England.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates. Princeton, N.J., USA.
- Bueno-Hernández, A. & Llorente, B. J. 2000. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia*, 22: 161-184.
- Burns, K.J. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8: 334-348.
- Burton, J. & McNeil, R. 1975. Les routes de migration automnale de treize espèces d'oiseaux de rivage Nord-américains. *Revue de géographie de Montréal*, 29: 305-334.
- Bush, M. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 21: 5-17.
- Calmaestra, R.G. & Moreno, E. 2000. Ecomorphological patterns related to migration: a comparative osteological study with passerines. *Journal of Ecology*, 252: 495-501.
- Calmaestra, R.G. & Moreno, E. 2001. A phylogenetically-based analysis of relationship between wing morphology and migratory behavior in passeriformes. *Ardea*, 89: 407-416.
- Castro, G. & Myers, J.P. 1989. Flight range estimates in shorebirds. *Auk*, 106: 474-476.
- Chapman, F. M. 1931. The upper zonal bird-life of Mts. Roraima and Duida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 63: 1-135.
- Chesser, R. T. 1994. Migration in South America: An overview of the austral system. *Bird Conservation International*, 4: 91-107.
- 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.
- Colacino, C. 1997. Leon Croizat's biogeography and macroevolution, or "out of nothing, nothing comes". *The Philippine Scientist*, 34: 73-88.
- Colinvaux, P.A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 7: 95-96.
- Colinvaux, P.A. & De Oliveira, P.E. 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166: 101-120.
- Colwell, R.K. & Lee, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 70-76.

- Connor, E.F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in ecology & Evolution*, 1: 165-168.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Cook, R. 1974. Origin of the highland avifauna of Southern Venezuela. *Systematic Zoology*, 23: 257-264.
- Cooper, A. & Penny, D. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, 275: 1109-1113.
- Cooper, A.; Lalueza-Fox, C.; Anderson, S.; Rambaut, A.; Austin, J. & Ward, R. 2001. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature*, 409: 704-707.
- Cowling, S.A.; Maslin, M.A. & Sykes, M.T. 2001. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. *Quaternary Research*, 55: 140-149.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. *The American Naturalist*, 126: 457-474.
- Cracraft, J. 1983. What systematic method will ornithology adopt? A replay to Olson (1982). *Auk*, 100:233-236.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monograph*, 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.
- Craw, R.C. 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Systematic Zoology*, 31: 304-316.
- Croizat, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas* Vol. XV. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Caracas.
- Croizat, L. 1982. Vicariance, vicariism, panbiogeography, vicariance biogeography, etc. A clarification. *Systematic Zoology*, 31: 291-304.
- Croizat, L. 1984. Mayr vs Croizat: Croizat vs Mayr: An enquiry. *Tuatara*, 27: 49-66.
- Croizat, L., Nelson, G., Rosen, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23: 265-287.
- De Freitas, H.A.; Passenda, L.C.; Araveana, R.; Gouveia, S.E.; Ribeiro, A.S. & Boulet, R. 2001. Late Quaternary vegetation dynamics in the southern Amazonia basin inferred from carbon isotopes. *Quaternary Research*, 55: 39-46.
- Dickerman, R.W. & Phelps Jr., W.H. 1982. An annotated list of the birds of Cerro Urutani on the border of Estado Bolívar, Venezuela, and Territorio Roraima. *American Museum Novitates*, 2732: 1-20.
- Dutton, M. 1990. *Cambridge Columbus Botanical Study Venezuela 1990*. The Expedition Report. England.
- Ebach, M.C. 2001. Extrapolating cladistic biogeography: A brief comment on van Veller *et al.* (1999, 2000, 2001). *Cladistic*, 17: 383-388.
- Eldredge, N.; Thompson, J. N.; Brakefield, P. M.; Gavrilets, S.; Jablonski, D.; Jackson, J. B. C.; Lenski, R. E.; Lieberman, B. S.; McPeck, M. A. & Miller III, W. 2005. The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31:133-145.
- Endler, J.A. 1982. *Pleistocene forest refuges: Fact or fancy?* En: Prance, G.T. (ed.). *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press. Nueva York. pp. 641-657.
- Feduccia, A. 1995. Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science*, 201: 644-654.

- Ferris, V.R. 1980. A science in search of paradigma?: Review of the symposium "Vicariance biogeography: A critique". *Systematic Zoology*, 29: 67-76.
- Fjeldså, J., Lambin, E. & Mertens, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography*, 22: 63-78.
- Galvis-Vergara, J. 1994. Estudio geológico de la Sierra de Chiribiquete y zonas aledañas (Parque Nacional Natural Chiribiquete). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 119: 275-286.
- García, M.J. & Fjeldså, J. 2000. *Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna*. pp. 25-46. In: *Isolated vertebrate communities in the tropics*. Rheinwald, G. (Ed.). Bonn. Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Symposium.
- Gavrilets, S. & A. Hastings. 1996. Founder effect speciation: A theoretical reassessment. *The American Naturalist*, 147:466-491.
- Gavrilets, S. ; Acton, R. & Gravner, J. 2000. Dynamics of speciation and diversification in a metapopulation. *Evolution*, 54: 1493-1501.
- George, U. 1989. *Venezuela's islands in time*. National Geographic Magazine. Washington. D.C.
- Gill, F.B. 1985. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company. New York. USA.
- Gilpin, M. & Hanski, I. 1991. *Metapopulation dynamics. Empirical and theoretical investigations*. Academic Press. London. UK.
- Giner, S.B. & Barreto, G.R. 1997. Caracterización de la avifauna y mastofauna de las sabanas del Norte del Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 48: 47-57.
- Gould, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Palaeobiology*, 16: 119-130.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 7768-7775.
- Graves, G.R. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of andean birds. *Auk*, 105: 47-52.
- Grehan, J.R. 2001. *Pangeografía y la biogeografía de la vida*. pp. 181-195. En *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. J. Lorente & J.J. Morrone (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Grehan, J.R. 2001. *Islas Galápagos: Biogeografía, tectónica y evolución en un archipiélago oceánico*. pp. 153-160. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Lorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Grubb, P.J. 1971. Interpretation of the effect "messenerhebung" on tropical mountains. *Nature*, 229: 44-45.
- Gwinner, E. 1990. *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin. Germany.
- Haberle, S.G. & Maslin, M.A. 1999. Late Quaternary vegetation and climate change in the Amazon Basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon Fan, ODP Site 932. *Quaternary Research*, 51: 27-38.
- Haffer, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornithological Monographs*, 36: 113-146.
- Haffer, J. 1986. On the avifauna of the upper Patia valley, southwestern Colombia. *Caldasia*, 15: 533-553.
- Haffer, J. 1987. *Biogeography of Neotropical*

- Birds*. pp. 105-150. In: *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Whitmore, T.C. & Prance, G.T. (eds.). Clarendon Press. Oxford.
- Haffer, J. 2001. *Ciclos de tiempo e indicadores de tiempo en la historia de la Amazonia*. pp. 119-128. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Hall, G.A.; Gibbs, H.L.; Grant, P.R. & Butcher, G.S. 1996. Effect of El Niño Southern Oscillation (ENSO) on terrestrial birds. *Proc. XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, 2: 1759-1775.
- Harding, K.C. & McNamara, J.M. 2002. Unifying framework for metapopulation dynamics. *The American Naturalist*, 160: 173-185.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43: 261-266.
- Heindl, M. & Schuchmann, K.L. 1998. Biogeographical, geographical variation and taxonomy of Andean hummingbird genus *Metallura* Gould, 1847. *Journal of Ornithology*, 139: 425-473.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Argentina.
- Higgins, K. & Lynch, M. 2001. Metapopulation extinction caused by mutation accumulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 2928-2933.
- Holmes, E.E.; Lewis, M.A.; Banks, J.E. & Veit, R.R. 1994. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and populations dynamics. *Ecology*, 75: 17-29.
- Hosltetler, S.W. & Clark, P.U. 2000. Tropical climate at the last glacial maximum inferred from glacier mass-balanced modeling. *Science*, 290: 1747-1750.
- Hu, D.S.; Joseph, L. & Agro, D. 2000. Distribution, variation, and taxonomy of *Topaza* hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Ornitología Neotropical*, 11: 123-142.
- Huber, O. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon*, 37: 597-614.
- Huber, O. 1997. *Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela*. pp. 280-298. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Venezuela. Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida. Mérida.
- Irestedt, M.; Fjeldså, J.; Johansson, U.S. & Ericson, P.G.P. 2002. Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogeny and Evolution*, 23: 499-512.
- Irwin, D.E.; Bensch, S. & Price, T.D. 2001. Speciation in the ring. *Nature*, 409: 333-337.
- Jaffe, K.; Lattke, J. & Pérez, R. 1993. Hormigas de los tepuis del macizo guayanés: un estudio zoogeográfico. *Ecotrópicos*, 6: 21-28.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101: 233-249.
- Jeffree, E.P. & Jeffree, C.E. 1994. Temperature and the biogeographical distributions of species. *Functional Ecology*, 8: 640-650.
- Johannssen, K. 2001. Parallel speciation: a key to sympatric divergence. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 148-153.
- Joseph, L. 1996. Preliminary climatic overview of migration patterns in South America austral migrant passerines. *Ecotropica*, 2: 185-193.

- Keitt, T.H.; Lewis, M.A. & Holt, R.D. 2001. Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *The American Naturalist*, 157: 203-216.
- Kersten, M. & Piersma, T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75: 175-187.
- Kimura, M. 1989. The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome*, 31: 24-31.
- Klicka, T. & Zink, R.M. 1997. The importance of recent Ice Ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277: 1666-1669.
- Koleff, P. & Gaston, K.J. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, 24: 341-351.
- Konishi, M.; Emlen, S.T., Ricklefs, R. & Wingfield, J. 1989. Contributions of bird studies to Biology. *Science*, 246: 465-472.
- Lack, D. 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird Study*, 16: 193-209.
- Lanteri, A.A. 2001. *Biogeografía de las islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos*. pp. 141-151. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, metodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Lanyon, W.E. 1967. Revision and probable evolution of the *Myiarchus* flycatchers of the West Indies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136: 329-370.
- Lanyon, W.E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 161: 429-627.
- Lean, J., Rin, D. 2001. Earth's response to a variable sun. *Science*, 292: 234-236.
- Ledru, M.P.; Campello, R.; Landim, J.M.; Martin, L.; Mourguiart, P.; Sifeddine, A. & Turcq, B. 2001. Late-glacial cooling in Amazonia inferred from pollen at Lagoa do Caçó, Northern Brazil. *Quaternary Research*, 55: 47-56.
- 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.
- Lentino, M. 1997. *Lista actualizada de las aves de Venezuela*. pp. 143-202. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Venezuela. Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida. Mérida.
- Lentino, M. & Bosque, C. 1989. Lista preliminar de la avifauna del Marahuaka. *Acta Terramaris*, 1: 65-70.
- Levey, D.J. & Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movements patterns in neotropical land birds. *The American Naturalist*, 140: 447-476.
- Li, W.H. 1997. *Molecular evolution*. Sinauer. Massachusetts, USA.
- López, R., E. 2001. *Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe, desde el Jurásico hasta el reciente*. pp. 15-22. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México.
- Losos, S.B. & Schluter, D. 2000. Analysis on an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 408: 847-850.
- Lovette, I.J.; Bermingham, E. & Ricklefs, R.E. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and the conservation of endangered Lesser Antillean *Icterus* orioles. *Conservation Biology*, 13: 1088-1096.
- McArthur, R.H. 1972. *Geographical*

- Ecology. Patterns in the distribution of species.* Harper and Row. New York. USA.
- Maldonado, F. 1994. No existe la inducción: La objeción de Lakatos a Popper. *Interciencia*, 19: 252-257.
- Margalef, R. 1996. ¿Pueden ser de origen endógeno las grandes catástrofes de la Biosfera? pp. 155-184. En: *La lógica de las extinciones*. Augusti, J. (Ed.). Tusquets Editorial. Barcelona.
- Marone, L.; Milesi, F.; González del Solar, R.; Mezquida, E.T.; López de Casanave, J. & Cueto, V. 2002. La teoría de evolución por selección natural como premisa de la investigación ecológica. *Interciencia*, 27: 137-142.
- Marquet, P.A. 2000. Invariants, scaling laws and ecological complexity. *Science*, 289: 1487-1488.
- Marroig, G. & Cerqueira, R. 1997. Plio-pleistocene South America history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *Journal of Comparative Biology*, 2: 103-119.
- Martin, L.; Fournier, M.; Mourguiart, P.; Sifeddine, A.; Tourcq, B.; Flexor, J.-M. & Absy, M.L. 1993. Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. *Quaternary Research*, 39: 338-346.
- Mayle, F.E.; Burbridge, R. & Killeen, T.J. 2000. Millennial-scale dynamics of southern amazonian rain forest. *Science*, 290: 2291-2294.
- Mayr, E. 1970. *Populations, species and evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- Mayr, E. 1981. Biological classification toward a synthesis of methodologies. *Science*, 214: 510-516.
- Mayr, E. & O'Hara, R.J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40: 55-67.
- Mayr, E. & Phelps Jr, W.H. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136: 269-327.
- McDowall, R.M. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 88-104.
- Medina, C. G. 1993. *Relaciones biogeográficas de la avifauna altotepuyana*. Mem. XLIII Congr. Venezol. Asovac. p. 338.
- Mehnavar, L. & Jackson, D.A. 2001. History and taxonomy: their roles in the core-satellite hypothesis. *Oecologia*, 127: 131-142.
- Molina, E. 1995. Modelos y causas de extinción masiva. *Interciencia*, 20: 83-89.
- Moore, F.R. & Kerlinger, P. 1991. *Nocturnality, long-distance migration, and ecological barriers*. Proc. XX Congr. Internationalis Ornithologici, 2: 1122-1129.
- Morell, V. 1999. Ecology returns to speciation studies. *Science*, 284: 2106-2107.
- Moritz, C.; Patton, J.L.; Schneider, C.J. & Smith, J.B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 533-563.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-445.
- Morrone, J.J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, 75: 71-16.
- Morrone, J.J. 2000. Entre el escarnio y el encomio: Leon Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 25: 41-47.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.J. 1990. Panbiogeography: fundamentals and methods. *Evolutionary Biology*, 4: 119-140.

- Müller, P. 1972. Centres of dispersal and evolution in the neotropical region. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 7: 173-185.
- Muller, R.A. & McDonald, G.J. 1995. Glacial cycles and orbital inclination. *Nature*, 377: 107-108.
- Myers, A.A. & De Graves, S. 2000. Endemism. Origins and implications. *Vie et Milieu*, 50: 195-204.
- Nelson, G. 1977. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas de L. Croizat (1976). *Systematic Zoology*, 26: 449-452.
- Nelson, G. & Platnick, N.I. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press. New York. USA.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*, 49: 389-409.
- Nores, M. 2000. Species richness in the amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu*, 100: 419-430.
- Noriega, J.I. 1998. *Aspectos paleozoogeográficos del registro de los Passeriformes (Aves) del Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires*. V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, 1: 65-71.
- Novoa, F.F.; Rosenmann, M. & Bozinovic, F. 1991. Physiological responses of four passerine species to simulated altitudes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 99A: 179-183.
- Nur, A. & Ben-avraham, Z. 1980. *Lost Pacifica continent: A mobilistic speculation*. pp. 341-366. En: Rosen D.E. & Nelson G. (Eds.) *Vicariance biogeography: A critique*. Columbia University Press. New York. USA.
- Odreman, O.E. 1997. *Lista actualizada de los fósiles de Venezuela*. pp 231-243. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida. Venezuela.
- Olson, S. 1982. A critique of Cracraft's classification of birds. *Auk*, 99: 733-739.
- Ouellet, H. 1988. *The palearctic elements of the avifauna of Canada: A review*. Proc. Int. 100 Do-G Meeting, Current Topics Avian Biology, 1: 73-80
- Ouellet, H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the Neotropical genus *Sporophila* (Aves: Emberizidae). *The British Ornithologists' Club Suppl.*, 112a: 225-235.
- Peizhen, Z.; Molnar, P. & Downs, W.R. 2001. Increased sedimentation rates and grain sizes 2-4 Myr ago due to the influence of climate change on erosion rates. *Nature*, 410: 891-897.
- Pérez, H. R. & Lew, D. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la guayana venezolana. *Interciencia*, 26: 373-382.
- 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 de Venezuela*, 26: 7-43.
- Phelps Jr, W.H. 1977. Aves colectadas en la meseta de Sarisariñama y Jaua durante tres expediciones al macizo del Jaua, Estado Bolívar. Descripción de dos nuevas subespecies. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 23(134):15-42.
- Phelps Jr., W.H. & Meyer, S. R. 1994. *Una Guía de las Aves de Venezuela*. Gráficas Armitano. Caracas.
- Piper, J.D.A. 1987. *Paleomagnetism and the continental crust*. Wiley. New York.
- Poertner, H. 2001. Climate changes and temperature-dependent biogeography

- oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 9: 137-146.
- Prance, F.T. 1978. The origin and evolution of the amazon flora. *Interciencia*, 3: 207-222.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area elevation and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*, 149: 875-902.
- Rangel, J.O. 2001. *Elementos para una biogeografía de los ambientes de alta montaña de America Latina, con especial referencia al Norte de Los Andes*. pp. 49-62. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, metodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Rayner, J.M.V. 1988. Form and function in avian flight. *Current Ornithology*, 5: 1-66.
- Rodenhouse, N.J. 1992. Potential effects of climatic change on a neotropical migrant landbird. *Conservation Biology*, 6: 263-272.
- Rohde, K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *The American Naturalist*, 149: 875-902.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 129-132.
- Rull, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana), clima, biogeografía y ecología. *Scientia Guaianae*, 2:1-133.
- Rull, V. 1999. Palaeoclimatology and sea-level history in Venezuela. *Interciencia*, 24: 92-101.
- Sarnthein, M. 1978. Sand deserts during glacial maximum and climatic optimum. *Nature*, 272: 43-46.
- Schubert, C. 1988. Climatic changes during the Last Glacial Maximum in northern South America and the Caribbean: A review. *Interciencia*, 13: 128-137.
- Schubert, C. & Fritz, P. 1985. Radiocarbon ages of peat, Guayana Highlands (Venezuela). *Naturwissenschaften*, 72: 427-429.
- Schwartz, P. 1975. Solved and unsolved problems in the *Sporophila lineola/bouvronides* complex (Aves: Emberizidae). *Annals of Carnegie Museum*, 45: 277-285.
- Seberg, O. 1986. A critique of the theory and methods of Panbiogeography. *Systematic Zoology*, 35: 369-380.
- Seutin, G.; Brawn, J.; Ricklefs, R.E. & Bermingham, E. 1993. Genetic divergence among populations of a tropical passerine, the Streaked Saltator (*Saltator albicollis*). *Auk*, 110: 117-126.
- Seutin, G.; Klein, N.K.; Ricklefs, R.E. & Bermingham, E. 1994. Historical biogeography of the bananaquit (*Coereba flaveola*) in the Caribbean region: a mitochondrial assessment. *Evolution*, 48: 1041-1061.
- Simpson, B.B. & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the amazonian forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 497-518.
- Sol, D. 2000. Are island susceptible to be invaded than continents? Birds say no. *Ecography*, 23: 687-692.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133: 240-256.
- Steyermark, J.A. 1979. *Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: Their relict and endemic element*. pp. 185-221. En: *Tropical Botany*. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B. (eds.) Press London. New York.
- Steyermark, J.A. 1980. *Speciation and endemism in the flora of the venezuelan tepuis*. pp. 317-373. En: *High altitudinal tropical biogeography*. Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.). Oxford Univ. Press.

- New York. USA.
- Stiles, F.G.; Tellería, J.L. & Díaz, M. 1995. Observaciones sobre la composición, ecología y zoogeografía de la avifauna de la sierra de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Caldasia*, 17: 481-500
- Sybley, C.G., & Monroe, Jr. B.L. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press. New Haven, Connecticut, USA.
- Tate, G.H. 1938. Auyan-tepui: Notes on the Phelps Venezuelan Expedition. *Geographical Review*, 28: 452-274.
- Terborg, J.; Faaborg, J. & Brockman, H.J. 1978. Island colonization by lesser antillean birds. *Auk*, 95:59-72.
- Thomson, J.N. 1999. The evolution of species interactions. *Science*, 284: 2116-2118.
- Tramer, E.J. 1992. Global warming: an imminent threat to birds? *Living Bird*, 11: 8-12.
- Vanzolini, P.E. 2001. *Paleoclimas y especiación en animales en América del Sur tropical*. pp. 111-118. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds.). Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Voiturier, B. & Jacques, G. 2000. *El Niño: realidad y ficción*. Ediciones UNESCO. Paris, Francia.
- Vuilleumier, B.S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-780.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *The American Naturalist*, 104: 373-388.
- Vuilleumier, F. 1998. The need of collect birds in the neotropics. *Ornitología Neotropical*, 9: 201-20
- Vuilleumier, F. & Ewert, D. 1978. The distribution of birds in Venezuelan páramos. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162: 47-90.
- Vuilleumier, F. & Simberloff, D. 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Evolutionary Biology*, 12: 235-379.
- Weller, A.A. 2000. A new hummingbird subspecies from southern Bolívar, Venezuela, with notes on biogeography and taxonomy of the *Saucerottia viridigaster-cupreicauda* species group. *Ornitología Neotropical*, 11: 143-154.
- Willis, E.O. 1987. Possible long-distance pair migration in *Cyanerpes cyaneus*. *Wilson Bulletin*, 99: 498-499.
- Winkler, H. & Leisler, B. 1992. On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, 134: 21-28.
- Whipple, K.; Kirby, E. & Brocklehurst, S.H. 1999. Geomorphic limits to climate-induced increases in topographic relief. *Nature*, 401: 39-43.
- Whittaker, R.J.; Willis, K.J. & Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiley, J.N. & Wunderle Jr, J.M. 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to caribbean islands. *Birds Conservation International*, 3: 319-349.
- Willard, D.E.; Foster, M.S.; Barrowclough, G.F.; Dickerman, R.W.; Cannell, P.F.; Cotas, S.L.; Cracraft, J.L. & O'Neill, J.P. 1991. The birds of Cerro de la Neblina, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Fieldiana Zoology*, 65: 1-90.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. 2001. Clock-shift with homing pigeons: a compromise between solar and magnetic information? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 393-400.
- Yuri, T. & Midell, D.P. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, "New World nine-primaried oscines"

(Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 32: 229-243.  
Zimmer, K.J. & Hilty, S.L. 1997. Avifauna of a locality in the upper Orinoco drainage of Amazonas, Venezuela. *Ornithological Monographs*, 48: 865-886.  
Zimmerman, B.L. & Bierregaard, R.O. 1986. Relevance of the equilibrium

theory of island biogeography and specie-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, 13: 133-143.

Fecha de recepción: 27 de agosto del 2009.  
Fecha de aceptación: 27 de marzo del 2010.