



ARTÍCULO DE REVISIÓN / REVIEW

¿ES EL COMPLEJO *SPOROPHILA LINEOLA/BOUVRONIDES/RESTRICTA*
(AVES: EMBERIZIDAE) UN CASO DE ESPECIACIÓN EN ANILLO?:
UNA APROXIMACIÓN TEÓRICA

¿IS A *SPOROPHILA LINEOLA/BOUVRONIDES/RESTRICTA*
(AVES: EMBERIZIDAE) COMPLEX A SPECIES RING CASE?:
A THEORETICAL APPROACH

Gedio Marín-Espinoza^{1,*}, Henri Ouellet(†)² & Rosauero Navarro-Rodríguez³

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

²Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá.

³Fundación Grupo de Investigaciones Ornitológicas, Ciudad Guayana, Venezuela.

*Correo electrónico: gediom@yahoo.com

Dirección Postal: Urbanización Villa Olímpica, Bloque 03, Apto 01-03, Cumaná, estado Sucre, Venezuela.

The Biologist (Lima) 8: 212-234.

ABSTRACT

Despite that no ring species have yet been convincingly demonstrated in the western hemisphere, *Sporophila lineola/bouvronides/restricta* complex may provide a plausible theoretical model in South America. There are at present three distinct forms, with varying proportions of sedentary and partially migratory “races”: *S. lineola* (*L*), *S. bouvronides* (*B*) and *S. restricta* (*R*). Two characters are most obviously subject to variation: the extent (or absence) of white on the crown, and the amount (or absence) of dark mottling or barring on the white underparts. *L* and *B* populations occur sympatrically and seasonally, with one of them breeding (*B*) and the other non-breeding (*L*) and possessing subtly different song patterns. Interestingly, *R* is a stable “race” confined to the northwestern corner of South America (i.e., NE Colombia). In addition, there is a highly variable population exhibiting a combination of characters (hybrids?) reported between breeding areas *B* (e.g., Venezuela) and breeding areas *L* (e.g., SE Brazil). Moreover, the total extent of the breeding range of the *L* population is nearly unknown; similarly, where *B* populations spend the non-breeding season is not yet known. Likewise, we don't know if *R* populations migrate. If so, it may represent an incipient ring species pattern. Indeed, our hypothesis is consistent with southern american biogeographical history, involving isolation mechanisms. In the first phase, an ancestral species was split into two populations (due to andean uplift), one to the north (*R*) and the other to the east; secondarily, Pliocene times would have subdivided *L* (subequatorial breeding) and *B* (supraequatorial breeding). With the advent of pleistocenic and holocenic regressions and climatic fluctuations, the successive secondary contacts permitted *L* and *B* interconnections, involving both ethological (e.g., the chromo-vocalic gradual differentiation) and seasonal isolating mechanisms (e.g., “turnover” of circannual rhythms), which are still in progress, giving way to subpopulations showing complicated and subtle intergradation (clines?) between the three basic forms. It should be emphasized that while we may make reasonable deductions to elucidate some problems, we admit the need for agreed-upon criteria by ornithologists about centers of origin, dispersal and vicariance-panbiogeographic events. Comparison need to be made with molecular systematics in order to reconstruct, for example, a calculation of the time that has elapsed since the *L*, *B*, *R* lineages diverged and in turn the real distributional and speciational patterns of the complex.

Key words: Emberizidae, Ring species, *Sporophila lineola/bouvronides/restricta*, Sudamérica.

RESUMEN

Aunque hasta ahora no se ha comprobado ningún patrón ornítico de especiación en anillo en el hemisferio occidental, la posibilidad de que estemos ante un caso en Sudamérica se presenta en lo que se ha denominado complejo *Sporophila lineola/bouvronides/restricta* (Emberizidae), donde se reconocen formas migratorias, de larga y corta distancia. Se sabe de la existencia de tres formas básicas cromáticamente distintas: *S. lineola* (*L*), *S. bouvronides* (*B*) y *S. restricta* (*R*), fundamentándose en la extensión (o ausencia) de la coloración blanca sobre la corona, y la cantidad (o ausencia) de barreteado oscuro en algunas áreas corporales inferiores. Adicionalmente, conocemos que *L* y *B* son estacionalmente simpátricas, difieren levemente en el canto primario y, aparentemente, no se entrecruzan en las áreas de traslape. Entre tanto, *R* parece estar confinada al NO de Sudamérica (i.e., NE de Colombia). Sin embargo, existen formas intermedias, "híbridos" de las tres formas básicas para algunos autores, registradas a medio camino entre las áreas reproductivas de *B* (e.g., Venezuela) y *L* (e.g., SE de Brasil). No obstante, no se conoce hasta donde abarca el ámbito reproductivo total de *L* (por la existencia de dos subpoblaciones vocálicamente distintas), ni hacia adonde migra *B* luego de reproducirse, y si *R* es migratoria o es sedentaria. Al parecer, estaríamos ante tres semiespecies incipientes arregladas en un patrón de especiación en anillo. El modelo se sustentaría en una serie de eventos de vicariancia que segregó la población ancestral original. El primero sería la orogénesis andina, aislando la forma *R*, y el segundo la transgresión pliocénica, subdividiendo lo que ahora son *L* (reproductivamente subecuatorial) y *B* (reproductivamente supraecuatorial). Contactos secundarios, pautados por las regresiones y fluctuaciones paleoclimáticas pleistocénicas y holocénicas, actuarían promoviendo aislamientos estacionales, e.g., desfase de los ritmos circanuales reproductivos y etológicos, e.g., diferenciación cromovocálica, los cuales, por estar aún en desarrollo, habrían generado un mosaico de formas intermedias (¿clinal?) que tienden a complicar el estatus sistemático propuesto. La búsqueda consensuada de centros de origen, rutas de dispersión y eventos de vicariancia-panbiogeografía, a la par de análisis taxomoleculares, permitirían dilucidar, entre otros, desde que tiempo aproximado divergieron las tres formas, y así poder inferir los patrones biogeográficos y de especiación definitivos del complejo.

Palabras clave: Especiación en anillo, *Sporophila lineola/bouvronides/restricta*, Emberizidae, South America.

INTRODUCCIÓN

La divergencia evolucionaria de una especie individual hacia dos especies nunca ha sido directamente observada en la naturaleza, debido principalmente a que su ocurrencia toma largo tiempo y es de naturaleza multifactorial (Irwin *et al.* 2001, Gavrilets 2003, de Queiroz 2005). No obstante, la combinación de elucubraciones biogeográficas (e.g., Burns 1997, Avise & Walker 1998, Grehan 2001, Vásquez *et al.* 2007) y la aplicación de técnicas

morfométricas de avanzada (Rohlf & Marcus 1993, Bock 1999, Baker *et al.* 1998), concomitantemente con análisis filogenéticos-moleculares basados en los métodos de hibridización ADN-ADN (e.g., para aves, Sibley & Monroe 1990), más que complicar debido quizá a ciertas reticencias y/o críticas de orden metodológico a este último respecto (e.g., Houde 1987, Sarich *et al.* 1989, Mayr & Bock 1994, Brooks & van Veller 2003, Bensch *et al.* 2006, Slack *et al.* 2007) la ya *per se* enrevesada posición de algunos grupos, particularmente en taxones orníticos passeriformes neotropicales (e.g., Cicero & Johnson 2002, Yuri & Midell 2002, Lijtmaer *et al.* 2004, Lovette 2004, Pérez-Eman 2005,

Ericson *et al.* 2006, Klicka *et al.* 2007, Rheindt *et al.* 2008, Rheindt *et al.* 2009, Cadena & Cuervo 2010, Campagna *et al.* 2010, McKay *et al.* 2010), más bien ha permitido disponer de unas herramientas filogeográficas poderosas para la resolución de problemas sistemáticos entre taxones (Avice & Walker 1998, Bermingham & Moritz 1998, Johnson & Crandall 2009).

Sin embargo, en Sudamérica, los procesos paleoclimáticos y biogeográficos (Prance 1978, Connor 1986, Ledru 1993, Martin *et al.* 1993, Bush 1994, Marroig & Cerqueira 1997, Colinvaux 1998, Morrone 1999, Rull 1999, Mayle *et al.* 2000; Vanzolini 2001; Haffer 2001; Colinvaux & De Silveira 2001, Hooghiemstra & Van der Hammen 2001; Auler y Smart 2001, Behling & Negrelle 2001, Rull 2004, Bush & De Oiveira 2006), por una parte, y los patrones de distribución y especiación ornítica (e.g., Mayr & Phelps Jr. 1967, Haffer 1969, 1985, 1987, 2001; Vuilleumier 1970, 1981, 1993, Vuilleumier 1971, Cook 1974, Croizat 1976, Vuilleumier & Ewell 1978; Simpson & Haffer 1978, Beven *et al.* 1984, Cracraft 1985, Snow 1985, Cracraft & Prum 1988, Brumfield y Capparella 1996, Stiles 1996, Blackburn & Gaston 1997, Rahbek 1997, Bates 1998, Nores 2000, García & Fjeldså 2000, Irested *et al.* 2002, Lijtmaer *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2007, Cadena & Cuervo 2010, Campagna *et al.* 2010, McKay *et al.* 2010), por otra, siempre han sido objeto de arduas polémicas de diversa índole (e.g., Croizat 1976, Villeumier 1993, Bueno & Llorente 2000, Pérez & Lew 2001, Marín 2010), dada su complejidad.

Bajo esta premisa, las controversias todavía vigentes de las relaciones sistemáticas y biogeográficas del complejo *Sporophila lineola/bouvronides/restricta* (¿Fringillidae, Emberizinae, Thraupini?) datan del siglo pasado (e.g., Hellmayr 1938, Meyer de Schauensee 1952). Y, desafortunadamente, dos de los pocos investigadores quienes durante las

tres últimas décadas del siglo XX se dedicaron a la resolución del problema (i.e., Schwartz 1975, Ouellet 1992) murieron sin haberlo esclarecido de forma contundente. No obstante, muchas de sus deducciones biogeográficas, inferencias comportamentales y datos morfométricos-cromáticos, colectados en museos y en el campo, pudieran ser la base para la resolución teórica del verdadero estatus sistemático del complejo, al combinarlos congruentemente con análisis filogeográficos.

Revisión de las Clasificaciones

Si se revisa desde el punto de vista morfológico y cromático, el género *Sporophila* (Emberizinae) comprende un heterogéneo ensamblaje de alrededor de 30 especies, si bien varias de ellas taxobiogeográficamente problemáticas (Olson 1981a,b, Ouellet 1992, Stiles 1996, Webster & Webster 1999, Restall 2002, Lijtmaer *et al.* 2004, Robbins *et al.* 2005, Areta 2008, 2009, Campagna *et al.* 2010): una es el complejo objeto de este análisis teórico.

En efecto, la dilucidación del estatus biogeográfico-sistemático definitivo del complejo *Sporophila lineola/bouvronides/restricta* nunca ha sido resuelto satisfactoriamente, pues en tanto que algunos autores los consideran como dos razas (e.g., Phelps Jr. & Meyer de Schauensee 1979), otros lo tratan como especies (e.g., Lentino 1997, Hilty 2003, Restall *et al.* 2006), o como aloespecies de una superespecie (e.g., Sibley & Monroe 1990); inclusive, hay quienes especularon agregando un mosaico de “variedades híbridas” a partir de sus tres formas básicas: “*S.l. lineola*, *S.l. bouvronides*, *S.l. restricta*” (e.g., Meyer de Schauensee 1952). Finalmente, Lijtmaer *et al.* (2004), mediante análisis filogeográficos, sugieren una fusión de los géneros *Oryzoborus* y *Sporophila* como ya había sido planteado por Olson (1981a), y concluyen que el género *Sporophila* experimentó una rápida radiación en los últimos 500 mil años, relacionada con el

alto grado de dicromatismo sexual exhibido por este género, la cual pudo haber sido estimulada por las regresiones y transgresiones marinas ocurridas en algunas regiones costeras del sur de Sudamérica a finales del Pleistoceno. Esta radiación reciente es ratificada por Campagna *et al.* (2010); sin embargo, en estos estudios no trataron con las especies involucradas en el complejo aquí analizado. Nosotros por nuestra parte asomamos aquí la posibilidad de que estemos ante un proceso biogeográfico complejo de especiación en anillo (Hennig 1968, Mayr 1970, Irwing *et al.* 2001), donde eventualmente estarían involucradas poblaciones semisimpátricas estacionales, las cuales pudieran haber establecido sucesivos contactos secundarios en diferentes épocas primigenias.

Patrones de coloración y vocalizaciones

La diferencia básica en las tres formas más abundantes y más ampliamente distribuidas, i.e., *Sporophila lineola* (Linnaeus, 1758), *S. bouvronides* (Lesson, 1831) (*B*) y *S. restricta* Todd, 1917 (*R*), radica en dos rasgos cromáticos distintivos de su plumaje: la extensión (o ausencia) de la coloración blanca sobre la corona, y la cantidad (o ausencia) de moteado o barreteado oscuro en algunas áreas corporales inferiores (Fig. 1). Para nuestro análisis, *L* es esencialmente de corona blanca, y *B* y *R*, de corona negra. Sin embargo, dentro de este diseño cromático básico existen otras “variedades intermedias”, aparentemente menos abundantes, con distribuciones dentro de las áreas de traslape de las formas básicas. Adicionalmente, cuando evaluamos diferencias perceptibles en sus vocalizaciones (Schwartz 1975; Areta & Almiron 2008) y otros rasgos cromo-morfométricos (Ouellet 1992) esta separación parece hacerse todavía más notoria. Y es que, efectivamente, las diferencias entre los cantos de las formas *B* (“dididididee” y/o “krrrrrrre”, a veces con un “chirp” al final) y *L* (*dit dit dit drdrdrdr*) proveen una de las pistas claves para el modelo teórico de solución del problema (aunque no se

tienen vocalizaciones de la forma *R*), esto es, un probable patrón de especiación en anillo (“ring species”) en desarrollo; no obstante, Schwartz (1975) abogaba que esta condición nunca había sido demostrada en el hemisferio occidental. Empero, varios nuevos hallazgos permiten apuntar decididamente en esa dirección.



Figura 1. Vista ventral y dorsal de ejemplares de *Sporophila bouvronides*, arriba, y *Sporophila lineola*, abajo.

Revisión Biogeográfica

Un problema primordial de fondo tiene que ver con los eventos geohistóricos y/o paleoclimáticos que provocaron el aislamiento y posterior especiación de la población ancestral del ahora complejo estacionalmente

simpátrico. En este sentido, algunos autores (e.g., Haffer 1969) aducen que el proceso de especiación en las aves en el Trópico sudamericano pudo haberse efectuado en 20 000 a 30 000 años, apuntando que las poblaciones amazonianas ancestrales pudieron alcanzar repetidas especiaciones durante el Cuaternario, basado en las fluctuaciones climáticas pleistocénicas (Lijtmaer *et al.* 2004, Fjeldsa & Rahbek 2006).

En este sentido, Vuilleumier (1971) postulaba que durante las épocas secas primigenias, las áreas boscosas sudamericanas cubrían sólo pequeñas secciones suficientemente húmedas desconectadas. Pero, mientras este último autor supone que durante las épocas interglaciales el clima se transformó en más árido, al menos en las cordilleras andinas, Simpson & Haffer (1978) sugieren ciclos áridos durante los períodos glaciales, con dos cambios de fase semiárida a húmeda, hace 40 000 y 10 200 años. Finalmente, Nores (2000) aduce que la diversidad ornítica de la Amazonia descansa en la fragmentación “insular” de la misma, merced de la subida del nivel del mar durante el Cenozoico. En cualquier caso, cada vez más están surgiendo nuevos modelos evolucionarios de especiación que, aunque controvertidos algunos (Bush & De Oiveira 2006), paulatinamente están permitiendo correlacionar con mayor claridad lógica los sucesos paleoclimáticos que signaron los patrones de distribución y especiación biótica sudamericana (e.g., Colinvaux 1998, Avise & Walker 1998, Haberle & Maslin 1999, Auler & Smart 2001, Cowling *et al.* 2001, Ledru *et al.* 2001, Ledru & Rull 2004; Bush & De Oiveira 2006); sin embargo, pese a las discrepancias (Bush 1994, Amorin 2001, Haffer 2001, Hooghiemstra & Van der Hammen 2001, Vanzolini 2001; Bush & De Oiveira 2006), la mayoría coincide en que la alternancia paleoclimática de los períodos glaciales e interglaciales durante el Pleistoceno (Rull 2004, Bush & De Oliveira 2006) ha tenido influencia decisiva en los

patrones de especiación y dispersión de la avifauna neotropical sudamericana (Stiles 1996).

Ahora bien, aunque el ámbito distribucional del género *Sporophila* es extenso, i.e., desde el valle del Río Grande (Texas, Sur de EUA) hasta el Norte de Chile y Argentina, el hecho de que quince especies del total ocurran exclusivamente al Sur (sólo tres al Norte) de la línea ecuatorial (aunque quizá introducida, *S. telasco* ocurre en isla Gorgona, Colombia), hace presumir que el género se originó en el Neotrópico sudamericano, al Sur del ecuador, probablemente en y alrededor del plató del Este de Brasil (Meyer de Schauensee 1952).

Este postulado se ve reforzado cuando vemos que el mayor número de especies ocurre entre los 0° y 25° Sur (Ouellet 1992). Sin embargo, esta zona del plató está considerada como un “híbrido biogeográfico” para muchos otros taxones (Cracraft & Prum 1988, Irestedt *et al.* 2002); tanto así, que la inferencia de que la diversificación de la biota Neotropical es primordiamente el resultado de eventos de vicariancia que ocasionaron aislamientos en refugios durante el Cuaternario (e.g., Haffer 1969, Mayr & O'Hara 1985; Nores 2000) se ha tornado inconsistente para algunos (e.g., Endler 1982, Connor 1986, Schubert 1988, Haberle & Maslin 1999, Colinvaux & De Oliveira 2001, Rull 2004, Bush & De Oiveira 2006).

Estas consideraciones revisten importancia particular, cuando dos de las formas del complejo, i.e., *B* y *L*, se comportan como evidentemente migrantes (*L* de más larga distancia), y Venezuela, latitudinalmente supraecuatorial, representa la mayor área de traslape de las mismas, aparte de que constituye una región clave de pernocta postreproductiva para otras especies de aves migratorias australes (Marantz & Remsen 1991, Phelps Jr. & Meyer de Schauensee 1979, Joseph & Stockwell 1996).

Ciertamente, los ámbitos distribucionales de *L* y *B* son simpátricos en una temporada y ¿alopátricos en la otra?, y ambas formas coexisten, al menos en Venezuela, desde junio/julio hasta noviembre/diciembre (puede haber individuos errabundos marginales). No obstante, mientras el ámbito reproductivo de *B*, durante el lapso anteriormente señalado, se extiende desde el Norte de Venezuela y la isla de Trinidad hasta los 7° Norte, y aún no se tiene claro hacia adonde se va fuera de esta temporada (¿Guayanas? ¿Amazonia? ¿Trinidad?), *L*, si bien estacionalmente simpátrica con *B*, no se reproduce en el ámbito de ésta sino en latitudes más sureñas, i.e., Este y Sur de Brasil, Norte de Argentina, SE de Bolivia y Paraguay (Silva 1995, Marcondes 1997, Areta & Almirón 2008). En contraste, *R* parece estar confinada al extremo NO del Norte de Sudamérica, en territorio colombiano (departamentos de Bolívar, Magdalena, Norte de Santander).

Sin embargo, Meyer de Schauensee (1952) trató como ejemplares “híbridos” ($B \times R$ y $B \times L$) la notoria variedad de formas cromáticas que examinó procedente de poblaciones del NE de Perú, Este de Ecuador, SE de Colombia, Norte y Oeste de Brasil, Venezuela, Guayana Inglesa, Surinam y Guayana Francesa (Tabla 1), y no se ha confirmado aún si *R* emprende migraciones hacia los ámbitos de *B* o *L*, o viceversa. Por otro lado, aunque *B* y *L* se retiran del área de simpatria en Venezuela casi al mismo tiempo, *B* arriba un tanto más temprano y parte un tanto más tarde que *L* de dicha área (Schwartz 1975).

Dentro de este contexto se pudiera pensar la posibilidad de que los supuestos “híbridos” (con sólo unos puntos o una fina línea blanca en la corona) pudieran ser individuos subadultos pertenecientes a poblaciones de *L*, sobre todo cuando vemos que muchos de sus registros se han señalado a medio camino entre las áreas reproductivas (subecuatorial) y postreproductivas (supraecuatorial) de dicha

forma, quizá detectados durante su pasaje migratorio hacia sitios muy específicos del Norte de Sudamérica, como se ha visto para el tiránido *Myiarchus swansonii* (Cabanis et Heine, 1859) (Marantz & Remsen 1991). No obstante, hemos capturado en el margen SE de Venezuela (estado Bolívar) individuos subadultos de *L* en plumaje de transición con la banda en la corona casi completamente formada (Fig. 2). Adicionalmente, Hilty & Brown (1986) han apuntado que la forma *B* es capaz de reproducirse sin haber alcanzado la coloración adulta; de hecho, hemos observado individuos de *B* cantando aunque no el repertorio completo en plumaje eclíptico en el NE de Venezuela.



Figura 2. *Sporophila lineola* en plumaje de transición juvenil-adulto.

Patrones migratorios y vocálicos vs. nuevos hallazgos

Pero ahora sabemos, por ejemplo, que el ámbito de “invernada” de *L* puede alcanzar la porción norcentral y parte del NE de Venezuela (aunque sólo en sitios puntuales del SO del estado Sucre, donde se traslapa con *B*), y no hay registros de *L* en el margen nororiental de Venezuela [(sin embargo, hay un registro inusual de 33 individuos en 2007 en isla de Trinidad (Kenefick et al. 2007), aunque no puede descartarse que sea una subpoblación formada a partir de ejemplares escapados del cautiverio, pues existe contrabando recurrente

de varias especies del género *Sporophila* desde Venezuela hacia esta isla (Marín *et al.* 2007)]. Por otro lado, definitivamente, *B* no estaba confinada a la isla de Trinidad como destacaban algunos autores (e.g., Phelps Jr. & Meyer de Schauensee 1979), pues regularmente se observan y colectan individuos al Norte, Centro y Este de Venezuela (Hilty 2003), inclusive en meses cuando, teóricamente, no deberían ocurrir: Enero, 1♂; Febrero, 1 ??; y Marzo, 3♂ y 3 ♀, recolectados en la península de Paria (R. McNeil, in litt.). Esto haría presumir a menos que estemos ante individuos errabundos, senescentes segregados, o escapados del cautiverio, la isla de Trinidad y/o las Guayanas como potenciales sitios-núcleo de permanencia postreproductiva de *B*, y no el “valle del Amazonas”, como presume Silva (1995) apud Ridgely & Tudor (1989). De hecho, pudimos observar durante tres días, a principios de septiembre, una pareja de *B* entremezclada en una numerosa población de la forma *L*, en un hato (sector Uputa-Guasipati), al NE del estado Bolívar, Venezuela.

Borges *et al.* (2001) señalan un hallazgo del complejo en el centro de la Amazonia (Parque Nacional Jaú), por registros de su canto (¿*L*?), en un hábitat de bosque secundario por deforestación reciente, pero llama la atención que en Guayana Francesa, en un lapso de cinco años (1990-1995), hayan sido capturadas con redes de niebla tres especies ecológicamente aliadas del complejo (i.e., *Sporophila castaneiventris* Cabanis, 1849, *Oryzoborus angolensis* Linnaeus, 1766, *Volatinia jacarina* Linnaeus, 1766), pero no individuos de *L* o *B* (Reynaud 1998). De igual modo, Stiles *et al.* (1995), en un estudio zoogeográfico de aves en la sierra de Chiribiquete, en Colombia surcentral, tampoco informan de la presencia de ninguna de las formas del complejo; pero si se tienen registros de *L* en la serranía Las Quinchas, en Colombia central (Stiles & Bohórquez 2000).

Aunque Marcondes (1997) señala individuos de *L* nidificando a 700 msnm, en São Paulo, es inusual encontrar individuos de *B* por sobre los 500 msnm (Hilty 2003), pero hay un registro de *L* en Venezuela a 1450 msnm (Sharpe *et al.* 2001). Silva (1995) informa que existen dos poblaciones bien definidas de *L*, una que se reproduce en la región caatingiana del Este de Brasil, y otra que se reproduce en el Sur de Brasil, Paraguay y norte de Argentina; inclusive, ambas poblaciones difieren en el canto, agregando, además, que el canto de la población sureña de *L* es más similar al canto de la forma *B*, que al de su contraparte *L* caatingiano. Las poblaciones de *B* comienzan sus actividades reproductivas en la región supraecuatorial con la llegada de las lluvias (mayo-junio), como es el denominador común para el grueso de las especies de aves passeriformes que habitan ecosistemas tropófilos en estas latitudes continentales del Neotrópico, pues se conoce que este evento es el principal desencadenante de tales actividades en estas regiones (e.g., Poulin *et al.* 1992, Wikelski *et al.* 2000). En Venezuela, por ejemplo, las precipitaciones se inician generalmente en mayo, aunque pueden anticiparse o retrasarse por varias semanas (o, análogamente, prolongarse al final de la época de lluvias) en algunos años, aunque sin un sincronismo aparente.

Los primeros cantos de *B* se comienzan a oír a comienzos de junio, al menos en Venezuela, y hemos notado, tanto en aves cautivas como silvestres, que para este primer mes los cantos primarios o gorjeos no son concluidos, emitiendo lo que pudiéramos calificar como “medios trinos” (krrrrrrre), los cuales se van “estirando” a medida que avanza la época de lluvias, hasta alcanzar el repertorio completo, recortándose nuevamente hacia medios trinos una vez que cesa la actividad reproductiva y se acerca la época de partida postreproductiva. En aves silvestres, tales gorjeos, conforme se va alcanzando el estado óptimo de maduración gonadal, se ven acompañados

simultáneamente de exhibiciones de vuelo, consistentes en un ascenso en ángulo casi vertical desde su “percha de canto”, hasta unos 15 a 30 m de altura, y un descenso en picado hacia el mismo sitio. Marcondes (1997), en su estudio de comportamiento reproductivo de la población sureña de *L*, no informa acerca de despliegues comportamentales de esta índole, a pesar de que los cantos de *B*, como se dijo antes, son muy similares a los de esa población de *L*.

Por otro lado, aunque eventualmente pueden cantar, las aves cautivas de *B* dejan de cantar o sólo emiten llamadas o medios trinos esporádicos y mudan el plumaje durante el lapso no reproductivo, i.e., noviembre-mayo (el cual se corresponde con el lapso reproductivo de *L*). Lo contrario sucede con *L* cautivos; los individuos de *L* cantan, pero no se reproducen, en el ámbito de *B* apunta Schwartz (1975), no obstante, durante la época reproductiva de *B*, al menos en cautiverio, *L* no canta con la misma intensidad y frecuencia (generalmente medios trinos y llamadas), que durante lo que debe ser la suya. Sin embargo, se ha señalado que *L* canta durante su migración a través de Surinam (Haverschmidt 1968) y su permanencia en la región norcentral de Venezuela (Schwartz 1975), pero estuvimos observando individuos de *L* durante varios días de agosto y septiembre en el extremo Este del estado Bolívar y nunca se les oyó cantar. Por su parte, Kenefick *et al.* (2007) afirman que las aves que llegan a Venezuela viniendo del sur no cantan, pero sí las que llegan del este a Guyana, y al estado Delta Amacuro, en Venezuela. Además, en ejemplares de *L* capturados al noreste del estado Bolívar (n=29) no se notaron indicios reproductivos (parche incubatriz o tumefacción cloacal); tampoco, en consecuencia, maduración gonadal en siete (3 ♂ y 4 ♀) individuos adultos examinados (varios de ellos, sí, estaban mudando las plumas de la cola en diferentes grados). Silva (1995) señala que el único sitio donde oyó machos adultos de la población sureña de *L* cantando, fuera de su

época reproductiva, fue en sabanas y várzeas de la región central de Amazonia (Santarém), en septiembre y octubre; indicando también que la población caatingiana de *L* es la que migra hacia la región llanera venezolana, vía Este de Pará, mientras que la población sureña migraría a través de la región central y occidental de la Amazonia.

Ahora bien, el desfase de los lapsos reproductivos de las formas *B* y *L* debió estar condicionado a variables paleoecológicas soslayadas, y que ahora conocemos un poco más. Así, retrotrayendo, aunque Vuilleumier (1971) ha sugerido una alternabilidad del bosque subtropical andino, el cual se expandiría hacia cotas más bajas durante el período glacial y se acortaría en el interglacial, Colinvaux *et al.* (1997) discrepan de este planteamiento. Análogamente, Schubert (1988) y Rull (1991, 1999) plantean una alternabilidad de períodos áridos y húmedos durante el Holoceno para Venezuela, pero nuevamente, Colinvaux & De Silveira (2001) desestiman que los ciclos de aridez en el Cenozoico hayan afectado la floresta amazónica por inconsistencia en las pruebas que tratan de insinuarlo. Y mientras Simpson y 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 zoogeográficas profundas en la Amazonia, Mayle *et al.* (2000) suponen una expansión del bosque húmedo amazónico hacia el Sur en los últimos 50 000 años hasta sus límites actuales, por una supuesta migración latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) causada por las fuerzas astronómicas de Milankovitch, y muestran correlaciones para decir que la aridez climática del Holoceno no afectó significativamente la vegetación de la margen Sur de la cuenca amazónica, sino más bien la de la parte Este y Central de la misma. Por su parte, Martin *et al.* (1997) sugieren que hace ca. 12 400 años la ZCIT durante el verano estaría más al Norte que hoy día. Finalmente,

Bush & De Oiveira (2006) refutan, mediante datos paleopalinológicos y paleoclimáticos, la hipótesis del refugio para explicar la alta diversidad biótica de la cuenca amazónica.

Estas interpretaciones son importantes si consideramos, en principio, que los demos del complejo evitan las áreas selváticas y el bosque tupido, prefiriendo los ecosistemas arbustivos, matorrales ralos y los bordes ecotonales sabana-bosque deciduo. De igual modo se deben considerar los ritmos circunuales reproductivos a que están adecuados, latitudinalmente, las diferentes poblaciones de aves con movimientos migratorios (Gwinner 1977, Joseph 1997), y los desplazamientos paleolatitudinales de la ZCIT (Martin *et al.* 1997, Hooghiemstra & Van der Hammen 2001, Mayle *et al.* 2001). Y es que, precisamente, entre los varios factores que podrían crear patrones migratorios disyuntos está la estacionalidad climática espacial y temporal (Cox 1985, Louchart 2008).

En latitudes boreales, los ritmos reproductivos, con pocas excepciones se disparan durante el verano boreal (Gwinner 1977). Entonces, suponemos que durante el invierno austral, correspondiente al inicio de la época lluviosa en latitudes circunecuatoriales, las poblaciones de *L* y *B* comienzan a arribar a la franja supraecuatorial, con la población sureña de *L* probablemente evadiendo las frías temperaturas australes, que pueden llegar hasta los 5°C y menos. Marini & Durães (2001), en los cerrados de Brasil surcentral, señalan la temporada lluviosa (octubre-enero) como la época de apogeo reproductivo en aves paserinas; en este sentido, se señala el lapso enero-mayo (población caatingiana) y noviembre-febrero (población sureña) como la época de reproducción de *L* (Sick 1984, Silva 1995, Marcondes 1997), coincidiendo con los apogeos de pluviosidad para las respectivas regiones, migrando luego hacia el Norte durante el invierno austral (junio-agosto), coincidiendo con *B*, cuya población adquirió el

ritmo circunual reproductivo característico de la mayoría de las aves “tropófilas” de latitudes circunecuatoriales neotropicales: al comienzo y durante la época de lluvias (Hau *et al.* 2008); en fin, una especie de “pluvioperiodismo”.

Podemos insinuar, basándonos en que la época de migración de *L* hacia latitudes circunecuatoriales se corresponde con la entrada de los fríos australes, que una alteración de los ritmos circunuales de reproducción, quizá fue el eventual proceso detonante de especiación, obedeciendo, en principio, a mecanismos combinados de aislamiento reproductivo, donde uno inicial geográfico preferentemente durante los períodos glaciales o interglaciales, e.g., el Plioceno (Meyer de Schauensee 1952) y finales del Pleistoceno (Lijtmaer *et al.* 2004) indujo otro estacional que desfasó la maduración gonadal de las ahora poblaciones de *B*, *L* y *R*, sincronizando a las dos primeras formas con la época lluviosa. Para *L*, sólo la población caatingiana se ajustaría al patrón de máximas lluvias, mientras que la población sureña estaría sincronizada más con el verano austral (Silva 1995). Este mecanismo estacional, a su vez, eventualmente induciría otro conductual (Anderson 1977), reflejado ahora en las diferencias perceptibles de vocalización y patrones de coloración, proceso evidenciado en otros congéneres (e.g., Stiles 1996, Grant & Grant 1997, Fjeldsa & Rahbek 2006).

Estas razonables especulaciones son compatibles con otras, en donde la existencia de individuos o subpoblaciones con rasgos cromáticos intermedios parecen describir una suerte de “arco de traslape circunecuatorial”, que va desde el Oeste de Brasil, NE de Perú, Este de Ecuador, SO de Colombia, girando hacia Venezuela hasta las Guayanas (Fig. 3). Y, quizá, sería especular demasiado sugerir que estas “subpoblaciones híbridas” sean producto de cruzamientos entre individuos, geográficamente coincidentes, con coloración



Figura 3. Distribución del “anillo” *S. lineola/S. bouvronides/S. restricta*; los rellenos elípticos cuadrículados representan las zonas de registros de “híbridos”. Línea continua, ruta cisandina; línea punteada, ruta atlántica.

subadulto o adultos senescentes, competitiva y reproductivamente marginados, de *B*, *R* y *L*, cuyos ritmos circanuales reproductivos pudieran haberse superpuesto parcialmente. Es decir, la posibilidad de que las postrimerías de la época reproductiva de una forma coincida con los inicios de la época reproductiva de la otra, asumiendo que lo permitan sus “condiciones circanuales endógenas”, pues sus lapsos y ámbitos reproductivos, según los estudios hechos hasta ahora, no se traslapan (Schwartz 1975, Silva 1995, Marcondes 1997). Sin embargo, los movimientos migratorios intrarregionales en Sudamérica son difíciles de enmarcar dentro de un patrón determinado (Joseph 1997).

En contraste, sí se pudiera sugerir que tales “formas híbridadas” pudieran ser subpoblaciones clinales, o razas en propiedad, con signos cromáticos (¿y vocálicos?) evidentes de las fases intermedias de un proceso de diferenciación específica en anillo, alrededor de la cuenca selvática amazónica y la cordillera andina, regiones ecológicamente adversas para el complejo; en definitiva, una situación similar a la presentada en Asia alrededor del

plató tibetano con el parúlido *Phylloscopus trochiloides* Sundevall, 1837 (Irwin et al. 2001, Bensch 2006); o también metapoblaciones en proceso de extinción por la inviabilidad de los híbridos o barreras genéticas de bloqueo al flujo genético interpoblacional (Gravilets 1997a,b).

No obstante, casi nada se conoce acerca de la conducta fanérica entre las tres formas, aunque Areta & Almirón (2008) afirman que, aparentemente, la población sureña de *L* responde agresivamente a vocalizaciones grabadas de la población caatingiana. De igual modo, no se sabe si todas las formas del complejo alcanzan la madurez sexual con plumaje eclíptico como se ha visto en *Sporophila minuta* Linnaeus 1758 (Phelps Jr. & Meyer de Schauensee, 1979). De cualquier modo, Lijtmaer et al. (2004) califican de inusual la hibridación en el género *Sporophila*, por lo que no sería la causa principal de su divergencia genética; de lo cual discrepan Campagna et al. (2010), alegando que estos taxones comparten ADN mitocondrial debido a la habitual hibridación introgresiva, al menos para las especies del género distribuidas al sur del ecuador. Sin embargo, la hibridación es un factor causal de la especiación bien conocido, pero en vegetales, y el número de eventos de esta índole en los animales es reducido, pues para que se produzca se requiere un alto grado de afinidad genética y comportamental por lo que no es un fenómeno habitual en animales (Arnold 1997).

Green et al. (2000) señalan que en algunos paserinos hay una clara disrupción sexual selectiva, por cuanto los machos adultos tienden a ser más agresivos contra los individuos competidores en plumaje de transición que con los de plumaje eclíptico; por su parte, Neubauer (1999), en pinzones cebras (*Taeniopygia guttata* Vieillot, 1817), señala que las hembras tienden a escoger como pareja a los machos con la mayor amplitud y variedad del canto. Finalmente, Parsons &

Baptista (1980) citan casos de dominancia reproductiva en fringílicos sedentarios y migratorios en relación con la coloración de la corona.

Y es que, aunque de incierta función conductual (¿fanérica?), se nota una tendencia a difuminarse de la franja frontal blanca (típica de aves *L*) del complejo, desde su ámbito de distribución subecuatorial hacia el circunecuatorial. Ciertamente, podemos hacer una zonación arbitraria, solamente con fines descriptivos, de tres “metapoblaciones semialopátricas” cromáticamente distintas: la primera, de distribución austral, con una franja blanca en la corona bien definida; la segunda, de distribución circunecuatorial, con una cantidad variable de puntos blancos en la corona, más o menos dispersos; la tercera, de distribución circumsupraecuatorial, con la corona completamente negra, sin visos blancos (Fig. 3).

Este patrón se ajustaría a lo que Hennig (1968) denominaba *regla de la progresión*, donde, para nuestro caso, el “estado frentibandeado” podría considerarse el carácter más plesiomórfico (ancestral), y el “estado sin banda”, el más apomórfico (derivado), con un “estado frentipunteado” como carácter intermedio. La paulatina desaparición de la banda blanca en la corona se pudo haber venido manifestando en función de la expansión geográfica hacia el Norte a partir de su hipotético centro de origen: la región subecuatorial, alrededor del escudo brasileño. La expansión hacia el norte pudiera haberse iniciado por las fuertes ventiscas heladas sudpolares que, intermitentemente, se dieron durante el Pleistoceno (Feljdsá & Rahbek 2006 apud Servant 1993). Entonces, *L* sería la forma más primitiva y *B* o *R*, la más reciente, con un mosaico de “variedades” entre ambas, distribuidas en un patrón específico anillado aún en curso.

Sin embargo, Briggs (1984), en manifiesta discrepancia, alegaba que las interpretaciones progresionistas de Hennig sólo eran válidas cuando se tergiversaban los conceptos

primitivo y *derivado*, pues la evolución puede conducir eventualmente a la ocurrencia de formas simplificadas en el área de origen, que tienden a ser confundidas como ancestrales en vez de derivadas. Aunque quizá válidos para la coloración, para el canto resulta más difícil establecer tales conceptos, pues aparte de los registros vocálicos de las formas *B* y *L* (Schwartz 1975, Areta & Almirón 2008), y una que otra grabación dispersa (e.g., Borges *et al.* 2001), no se poseen registros vocálicos de la forma *R*, ni de los “híbridos”; tampoco se han practicado ensayos, a excepción de los de Areta & Almirón (2008), para ver en qué grado las diferentes formas responden cada una al canto de la otra. Sin embargo, el hecho de que el canto de *B* sea semejante al de población sureña de *L*, más alejada, en vez de serlo con el canto de la población caatingiana, más cercana, y con la cual establece simpatria (Silva 1992), hace pensar que el canto pudiera ser un carácter desplazado, muy a pesar de la condición migratoria del complejo. De hecho, Gavrilets *et al.* (2000) han expresado que la variación geográfica puede, en última instancia, conducir a la subdivisión de una población en dos unidades reproductivamente aisladas a pesar de la migración, y que puede haber una rápida especiación parapátrica, aun cuando las subpoblaciones se intercambien en el tiempo.






Sobre la base de estas consideraciones, se pudiera inferir que el área de distribución de la forma plesiomórfica (*L*), i.e., al Sur de la línea ecuatorial, sea la región a partir de la cual se expandieron las formas apomórficas descendientes (*B* y *R*). Sin embargo, debemos acotar que Briggs (1984) sostenía que los individuos que retienen el mayor número de caracteres primitivos son incapaces de competir con los miembros más especializados de la población, por lo que las formas arcaicas pueden sobrevivir desplazándose hacia la periferia del área de distribución del taxón (especiación peripátrica). Este pudiera ser el caso de *R* confinado en el NE de Colombia, la cual carece de la franja blanca en la corona típica de *L*, pero conserva la coloración


totalmente blanca en sus partes inferiores; por su parte *B* distribuida en Trinidad, gran parte de las Guayanas y de Venezuela sin blanco en la corona al igual que *R*, pero con visos negros en sus partes inferiores blancas, se ajustaría mejor a un modelo parapátrico (Gavrilets *et al.* 2000) o simpátrico (Johannesson 2001) dada su mayor capacidad migracional. No obstante, el quid del problema parece complicarse más aún, cuando vemos que en las recopilaciones hechas


por Meyer de Schauensee (1952), en los diferentes países donde tuvo acceso a colecciones, hay una mezcla cromática en cuanto a la cantidad de blanco en la corona y de negro en las partes inferiores de buena parte de los individuos examinados (Tabla 1).


Jiggins & Mallet (2000) postulan que las rutas de especiación definitiva pasan por una serie de estados, donde pueden generarse tanto


Tabla 1. Variedades cromáticas en la cantidad de blanco en la corona y las áreas inferiores corporales encontradas en las colecciones de diferentes países donde ocurre el complejo *S. lineola/bouvronides/restricta* y sus "híbridos". Adaptada de Meyer de S. (1952).


PAÍS					
Colombia (n=12)	8%	92%	-	100%	-
Venezuela (n=26)	12%	70%	18%	19%	81%
Trinidad (n=14)	16%	84%	-	-	100%
Guayana Inglesa (n=17)	-	6%	94%	75%	25%
Surinam (n=14)	-	100%	-	-	100%
Guay. Francesa (n=23)	-	-	100%	96%	4%
Ecuador (n=1)	-	100%	-	-	100%
Perú (n=3)	33%	67%	-	-	100%
⁺ Bloque Brasileño (n=62)	-	-	100%	100%	-

 : Corona negra.

 : Corona negra con puntos blancos o banda blanca delgada.

 : Corona negra con banda blanca conspicua.

 : Partes inferiores blancas.

 : Partes inferiores blancas con visos negros.

+ : Comprende Este de Brasil, Paraguay, Sur y SE de Bolivia, Norte de Argentina.

zonas de hibridación en las cuales predominan las formas intermedias (unimodales), como estados donde predominan las formas ancestrales (bimodales), pero con zonas de hibridación muy escasas, hasta llegar a aquel donde las formas pueden traslaparse, pero no hay hibridación; por otro lado, subrayan que la ocurrencia relativamente frecuente de zonas estables de hibridación bimodal evidencian formas intermedias a lo largo de una ruta para la evolución parapátrica, sugiriendo así que la especiación parapátrica no es improbable. Gavrilets *et al.* (2000) aducen que, parapátricamente, las especies con ámbitos de distribución regional y local más pequeños y de menor capacidad de dispersión presentan una mayor tasa de especiación. Por su parte, Cadena & Cuervo (2010) afirman que si las poblaciones alopátricas o parapátricas no evidencian intergradación (intermediación fenotípica o flujo extenso de genes) a pesar de que tengan oportunidad de entrecruzamiento reproductivo, este escenario ciertamente sugeriría que son linajes evolucionando en aislamiento.

¿Un patrón de especiación en anillo?

La especiación en anillo es muy singular, pues se trata de un patrón de diferenciación poblacional donde se presentan todas las variaciones clinales para que una especie simple se transforme en dos; en rigor, gradualmente se van manifestando cambios en los rasgos genéticos y comportamentales en los demos, alrededor de una barrera que escindió la población original, que van definiendo estados raciales intermedios hacia futuras especies (Irwing *et al.* 2001).

Si combinamos los puntos de vista comentados anteriormente, persiste la posibilidad de que estemos ante un patrón de especiación en anillo, en etapa subespecífica y/o semiespecífica, de la forma siguiente: dos formas subecuatorial, cromáticamente similares pero con cantos diferentes, migratorias de larga distancia, una *Sporophila lineola* ocupando lugares adecuados en o alrededor del escudo brasileño

(incluye parte Norte de Argentina, Paraguay y SE de Bolivia), y otra *Sporophila lineola caatingicola*, distribuida al Este y Noreste de Brasil (Pará); dos alorrazas circunecuatorial, con sólo unos puntos blancos en la corona y partes inferiores veteadas de negro, una *Sporophila lineola cisandina*, discurriendo desde la margen Oeste de Brasil, NE de Perú, Este de Ecuador, Sur y SO de Colombia y quizá SO de Venezuela, y la otra *Sporophila lineola surinamensis* ocupando Surinam, Guayana Inglesa y Trinidad; finalmente, dos semiespecies supraecuatorial, una *Sporophila restricta*, con la corona completamente negra y partes inferiores blancas, ¿relativamente sedentaria?, ocupando la esquina NE de Colombia (departamentos de Norte de Santander, Bolívar y Magdalena), y la otra *Sporophila bouvronides*, migratoria de más corta distancia, con la corona similar a la anterior, pero con las partes inferiores con visos negros, distribuida en Venezuela y Trinidad (Fig. 3).

Las formas intermedias circunecuatorial propuestas como potenciales razas nuevas (*S.l. caatingicola*, *S.l. cisandina* y *S.l. surinamensis*), encontradas entre las regiones nucleares donde se distribuyen las tres formas básicas, *L*, *B* y *R*, no parecen encajar en la tesis que serían individuos o subpoblaciones “híbridas” que pudieron haberse establecido en sucesivos contactos secundarios merced de la habilidad migratoria del complejo y/o del aún incompleto proceso de aislamiento reproductivo, sino más bien deben verse como formas clinales o atávicas puntuales en proceso de especiación, bajo la forma de la bimodalidad planteada por Jiggins & Mallet (2000), pues estaríamos ante taxones cuyos rasgos morfométricos y cromáticos no son aún notoriamente distintos, pero sí comportamentales en cuanto al canto; de hecho, el canto de la población *L* del sur es distinguible del de la población caatingiana. No obstante, a pesar de que no se conoce el comportamiento reproductivo de los “híbridos” (i.e., *S.l. cisandina*, *S.l. caatingiana*

y *S.l. surinamensis*), si la selección está actuando en contra de ellos sería en cuanto al canto, aunque no por un mecanismo de aislamiento estacional, como pasa con las tres “formas parentales” del complejo aquí tratadas (por cuanto no se superponen sus épocas reproductivas); ni por la coloración, pues se ha dicho que algunas formas se reproducen con el plumaje eclíptico (Stiles & Skutch 1996, Areta 2009). En cuanto a la similitud del canto de *B* con la población sureña de *L*, el aislamiento reproductivo estacional y la ausencia de la banda en la frente estarían promoviendo la tesis de la selección por reforzamiento en contra de eventuales híbridos (Butlin 1995), aunque, al parecer, los individuos de *L* que establecen simpatria con *B* parecen ser de la población caatingiana de *L*, los cuales, reiteramos tienen canto diferente.

Jiggins & Mallet (2000) hacen hincapié en la existencia de clinas unimodales a través de zonas de hibridación bimodales atenuadas, por lo que se puede establecer un solapamiento simpátrico sin hibridación, lo que demostraría un continuo de zonas de contacto estable que proporcionan evidencia empírica para rutas de especiación que no requieren alopatría.

En retrospectiva, una primera escisión geográfica de la población ancestral original pudo haber ocurrido luego del levantamiento andino, i.e., orogénesis laramídica (Simpson 1979), confinando a lo que ahora es *R*; y la otra, durante la transgresión pliocénica (Marroig & Cerqueira 1997), aislando lo que ahora son *B* y *L*. Posteriormente, con el advenimiento de las regresiones marinas pleistocénicas (Lijtmaer et al. 2004, Fjeldsa & Rahbek 2006), se reestablecerían los contactos secundarios con la aparición y expansión del bosque amazónico y las sabanas (Hooghiemstra & Van der Hammen 2001), y comenzarían a operar los mecanismos estacionales y conductuales de aislamiento reproductivo (Anderson 1977), todavía inconclusos, y que pudieron provocar el entrecruzamiento eventual ancestral entre

individuos de las tres semiespecies básicas (Jiggins & Mallet 2000); probablemente, “*L x R*” (*S.l. cisandina*) en el Sur de Colombia, Este de Ecuador y NE de Perú; “*L x B*” (*S.l. surinamensis*) en Surinam y Guayana Inglesa; y “*R x B*” en la porción centrooccidental de Venezuela, todos condicionados por el solapamiento de los ritmos circanuales reproductivos de *L*, *R* y *B*, básicamente pluvioperiódicos. Sin embargo, la combinación *R x B* se nos antoja de exabrupta, ya que implica un movimiento migratorio en “sentido ecuatorial”, esto es, Oeste-Este/Este-Oeste, el cual es desconocido en las especies migratorias de larga distancia del Neotrópico sudamericano (Levey & Stiles 1992, Joseph 1997).

Silva (1995) ha asomado la posibilidad de que existan dos rutas tentativas de migración para la forma *L*, basándose, en parte, en la existencia de dos áreas y poblaciones reproductivamente desconectadas al Sur y al Este de Brasil. De ser así, se podría sugerir que en épocas interglaciales la ruta debió ser por la margen occidental de la cuenca amazónica, a lo largo del piedemonte cisandino, pues el “gran golfo amazónico” fungía como barrera; la otra ruta, por la margen atlántica (Fig. 3), practicándose durante los períodos glaciales, ya eliminada la barrera acuática por la regresión marina y con la aparición y expansión de las selvas y sabanas. Los cambios climáticos alternativos, en cada uno de estos períodos, en cuanto al grado de humedad o aridez, entre otros, bien pudieron provocar la aparición de subpoblaciones con rasgos intermedios (e.g., *S.l. cisandina*, *S.l. surinamensis*). De hecho, se ha sugerido que las poblaciones en alopatría sometidas a rigores climáticos distintos pudieran ser consideradas como especies diferentes al tener niveles desiguales de tolerancia ambiental (Wiens & Graham 2005). Los análisis vocálicos y taxomoleculares de las subpoblaciones “híbridas” con respecto a las formas parentales ratificarán finalmente tales

rutas, las cuales caerían en la modalidad de “Sistema de Migración Sudamericano Tropical-Templado” propuesto por Joseph (1997).

Ahora bien, coincidentalmente, la especiación en anillo planteada es congruente con varias de las áreas de endemismos propuestas por Cracraft (1985): i.e., Centro Santa Marta (*R*), Centro Pariano-Centro Guyaniano (*B*), Centro Serra do Mar-Centro Chaco-Centro Pará (*L*), en las cuales, vale decir, se han hecho un mayor número de registros del complejo en comparación con los señalamientos realizados a medio camino de estas entidades relictuales, y que pudieran ser individuos ratificados vistos, escuchados o capturados durante sus movimientos migratorios de un centro a otro.

A MANERA DE CONCLUSIÓN

En este punto, sólo en la búsqueda consensuada de centros de origen y rutas de dispersión (Croizat *et al.* 1974, Bremer 1992, Ronquist 1994), a la par de la aplicación adecuada de los postulados de vicariancia y panbiogeografía (e.g., Bueno & Llorente 2000, Pérez & Lew 2001), se podrán replantear patrones confiables de especiación del complejo, sobre todo a la luz de las nuevas orientaciones que se están planteando en ese sentido (Bremer 1992, Bush 1994, Morrone 1994, Ronquist 1994, Joseph 1996, Morrone 1999, Myers & De Graves 2000, Johannesson 2001); cotejándolos, ineludiblemente, con análisis filogeográficos (Bermingham & Moritz 1998, Lijtmaer *et al.* 2004, Cadena & Cuervo 2010, Campagna *et al.* 2010), rasgos morfométricos (Rohlf & Marcus 1993) y cromovocálicos (Schwartz 1976, Areta & Almirón 2008) de las tres formas básicas del supuesto anillo (*L*, *B*, *R*), con sus respectivas “formas híbridas” ($\checkmark LxB$, LxR , $BxR?$), si en realidad lo son.

Sería recomendable aplicar para el complejo los novedosos modelos de desciframiento de rutas migratorias basados en datos de temperaturas mes por mes practicadas por Joseph & Stockwell (2000), aprovechando que raramente los individuos de este complejo se registran por encima de los 700 m s.n.m., y sobre todo cuando se viene planteando que un enfriamiento climático pudiera ser el evento que disparó los procesos de especiación en la Amazonia (e.g., Bush 1994, Colinvaux 1998, Colinvaux & De Silveira 2001).

En definitiva, la averiguación objetiva sobre el verdadero estatus sistemático y el patrón adecuado de especiación y biogeografía del complejo será, sin duda, un arduo trabajo multidisciplinario de campo y laboratorio, el cual, por lo demás, se hace cuesta arriba cuando vemos la continua deforestación de áreas selváticas o boscosas primarias sudamericanas (Bierregaard & Lovejoy 1989, Vuilleumier 1998, Brooks *et al.* 1999, Maldonado & Marini 2000), por un lado, y su posterior colonización por otra secundaria, lo cual puede provocar la aparición eventual del complejo en parches de vegetación rala y arbustiva, que pudieran tergiversar sus patrones de ocurrencia natural (Stiles 1996), durante los movimientos interlatitudinales, y, por ende, complicar la interpretación que se haga de su verdadero estatus biogeográfico. De hecho, algunas especies exóticas de gramíneas, comercialmente cultivadas con fines de forrajeo pecuario (e.g., *Brachiaria brizantha* Hoschstetter ex Rich tax. scrut. 2000) o que crecen luego de episodios de deforestación (e.g., *Sorghum halepense* L. Pers.), son alimento habitual del complejo. Finalmente, la captura y comercialización indiscriminada como ave de ornato de los individuos de este complejo en muchas localidades de Venezuela (Marín *et al.* 2007) y Brasil (Silva 1996), y sin restricciones legales aparentes, debería ser planteada como una problemática conservacionista.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amorin, D.S. 2001.** *Dos amazonias*. pp. 245-255. 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.
- Anderson, R.F.V. 1977.** Ethological isolation and competition of allospecies in secondary contact. *American Naturalist*, 11: 399-439.
- Areta, J.I. 2008.** Entre Rios seedeater (*Sporophila zelichi*): a species that never was. *Journal of Field Ornithology*, 79: 352-363.
- Areta, J.I. 2009.** Paedomorphosis in *Sporophila* seedeaters. *Bulletin of British Ornithologists' Club* 19: 98-103.
- Areta, J.I. & Almirón, D. 2008.** Comentarios sobre la presencia, voces y alimentación del Corbatita Overo *Sporophila lineola* a orillas de los ríos Paraná e Iguazú en Misiones, Argentina. *Cotinga*, 31: 59-62.
- Arnold, M.L.** *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press. New York.
- Avise, J.C. & Walker, D. 1998.** Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceeding of the Royal Society London B*, 265: 457-463.
- 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.
- Bates, J.M. 1998.** Molecular data and basic vicariance patterns of birds in Amazonia. *Ostrich*, 69:199.
- 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.
- Bensch, S.; Irwin, D.E; Irwin, J.H.; Kvist, L. & Akesson, S. 2006.** Conflicting patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in *Phylloscopus* warblers. *Molecular Ecology*, 15:161-171.
- Bermingham, E. & Moritz, C. 1998.** Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7: 367-369.
- Beven, S.; Conner, E.V. & Beven, K. 1984.** Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. *Journal of Biogeography*, 11: 383-399.
- Bierregaard, R.O. & Lovejoy, T.E. 1989.** Effects of forest fragmentation on amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica*, 19: 215-241.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 1997.** The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *Evolutionary Ecology*, 11: 195-204.
- Bock, W.J. 1999.** Functional and evolutionary explanations in morphology. *Netherlands 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.
- Briggs, J.C. 1984.** *Centre of origin in Biogeography*. Biogeography Monographs 1. Biogeography Study Group. University of Leeds. England.

- Brooks, T.; Tobías, J. & Balmford, A. 1999. Deforestation and bird extinctions in the Atlantic forest. *Animal Conservation*, 2: 211-222.
- Brooks, D.R. & van Veller, M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819-825.
- Brumfield, R.T & Capparella, P. 1996. Historical diversification of birds in northwestern South America: A molecular perspective on the role of vicariant events. *Evolution*, 50: 1607-1624.
- Bueno, H.A. & Llorente, B.J. 2000. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia*, 22: 161-184.
- Burns, J.K. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of diverse radiation of neotropical birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8: 334-348.
- Bush, M. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 21: 5-17.
- Bush, M. & De Oliveira, P.E. 2006. The raise and fall of refuge Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6: <http://www.biotaneotropica.org.br/6/v6n1.leidoel2010>.
- Butlin, R. 1995. Reinforcement: an idea evolving. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 432-434.
- Cadena, C.D. & Cuervo, M. 2010. Molecules, morphology, ecology, and songs in concert. How many species is *Arremon torquatus* (Aves, Emberizidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 152-176.
- Campagna, L.; Litjmaer, D.A.; Kerr, K.C.R.; Barreira, A.S.; Hebert, P.D.N.; Loughheed, S.C. & Tubaro, P. 2010. DNA barcodes provide new evidence of recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Ecology Resources*, 10: 449-458.
- 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.
- Colinvaux, P.A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 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.
- Connor, E.F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 165-168.
- Cook, R. 1974. Origin of the highland avifauna of Southern Venezuela. *Systematic Zoology*, 23: 257-264.
- 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. *American Naturalist*, 126: 457-474.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84.
- Cracraft, J. & Prum, R. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-

- 620.
- Croizat, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela. Caracas.
- Croizat, L.; Nelson, G. & Rosen, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23:265-287.
- De Queiroz, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 56(Suppl. 1): 196-215.
- Endler, J.A. 1982. *Pleistocene forest refuges: Fact or fancy?* pp. 641-657. In: *Biological diversification in the tropics*. Prance, G.T. (Ed.). Columbia University Press, Nueva York.
- Ericson, G.P.; Zuccon, D.; Ohlson, J.I.; Johansson, U.S. & Alvarenga, H. 2006. Higher-level phylogeny and morphological evolution of tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and allies (Aves: Tyrannidae). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 40: 471-483.
- Fjeldså, J. & Rahbek, C. 2006. Diversification of tanagers, a species rich group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 72-81.
- García-Moreno, 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.). *Proceedings of the 4th International Symposium, Bonn*.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94: 7768-7775.
- Gavrilets, S. 1997a. Hybrids zones with Dobzhansky-type epistatic selection. *Evolution*, 51: 1027-1035.
- Gavrilets, S. 1997b. Singles locus cline. *Evolution*, 51: 979-983.
- Gravilets, S. 2003. Models of speciation. What have we learned in 40 years? *Evolution*, 57: 2197-2215.
- Gravilets, S.; Li, H. & Vose, M.D. 2000. Patterns of speciation parapatric. *Evolution*, 54: 1126-1134.
- Green, C.; Lyon, B.E.; Mughter, J.R. Ratcliffe, L.; Oliver, S.J. & Boag, P.T. 2000. Disruptive sexual selection for plumage coloration in passerine birds. *Nature*, 407: 1000-1003.
- Grehan, J.R. 2001. *Pangeografía y la biogeografía de la vida*. pp. 181-195. En: J. Llorente & J.J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D.F.
- Gwinner, E. 1977. Circannual rhythms in bird migration. *Annals Review of Ecology and Systematics*, 8: 381-405.
- 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. 1987b. *Biogeography of Neotropical birds*. pp. 105-150. In: *Biogeography and quaternary history in Tropical America*. Whitmore, T.C. & Prance, 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.
- Hau, M.; Perfito, N. & Moore, I.T. 2008. Time of breeding in tropical birds: Mechanism and evolutionary implications.

- Ornitología Neotropical, 16 (Suppl.): 39-59.
- Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. Oliver & Boyd, Edinbur and London.
- Hellmayr, C.E. 1938. Catalogue of birds of the Americas and adjacent islands. Field Museum of Natural History Zoology Service, Zoology Serie, 13: 1-662.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Argentina.
- Hilty, S.L. & Brown, W.L. 1986. *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hilty, S.L. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press. Princeton and Oxford.
- Hooghiemstra, H. & Van der Hammen, T. 2001. *Desarrollo del bosque húmedo Neotropical en el Neógeno y en el Cuaternario: La hipótesis de los refugios*. pp. 129-136. En: *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente B., J. & Morrone, J.J. (Eds.). Las Prensas de Ciencias. UNAM, México.
- Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avian systematics. *Auk*, 104: 17-32.
- Huber, O. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon*, 37:595-614.
- Irestedt, M.; Fjeldså, J.; Johansson, U.S. & Ericson, P.G.P. 2002. Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 23: 499-512.
- Irwin, D.E.; S. Bensch & T.D. Price. 2001. Speciation in the ring. *Nature*, 409: 333-337.
- Jiggins, C.D. & Mallet, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 250-255.
- Johannesson, K. 2001. Parallel speciation: a key to sympatric divergence. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:148-153.
- Johnson, J.B. & Crandall, K.A. 2009. Expanding the toolbox for phylogeographic analysis. *Molecular Ecology*, 18: 4137-4139.
- Joseph, L. 1997. Towards a broader view of neotropical migrants: consequences of a re-examination of austral migration. *Ornitología Neotropical*, 8: 31-36.
- Joseph, L. & Stockwell, D. 2000. Temperature-based models of the migration of Swainson's Flycatcher (*Myiarchus swainsoni*) across South America: A new use for museum specimens of migratory birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 150: 293-300.
- Kenefick, M.; Restall, R. & Hayes, F. 2007. *Birds of Trinidad & Tobago*. Christopher Helm. London.
- Klicka, J.; Burns, K. & Spellman, G.M. 2007. Defining monophyletic Cardinalini: A molecular perspective. *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 45: 1014-1032.
- Ledru, M.-P.; Campello, R.; Landim, J.M.; Martin, L.; Mourguiar, 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.
- Lentino, M. 1997. *Lista actualizada de las aves de Venezuela*. pp. 143-202. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (Ed.). Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida. Venezuela.
- Levey, D.J. & Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist*, 140: 447-476.
- Lijtmaer, D.A.; Sharpe, N.M.; Tubaro, P.L. & Loughheed, S.C. 2004. Molecular genetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 33: 562-569.
- Louchart, A. 2008. Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating

- global climate changes. *Naturwissenschaften* 95: 1109-1119.
- Lovette, I.J. 2004. Molecular phylogeny and plumage signal evolution in a trans andean and circum Amazonian avian species complex. *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 32: 512-523.
- Maldonado, M. & Marini, M.A. 2000. Effects of forest fragmented size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brasil. *Condor*, 102: 595-600.
- Marantz, C.A. & Remsen, J.V. 1991. Seasonal distribution of the Slaty Elaenia, a little-known austral migrant of South America. *Journal of Field Ornithology*, 62: 162-172.
- Marcondes, L.O. 1997. Comportamento reprodutivo de *Sporophila lineola* (Linnaeus) (Passeriformes: Emberizidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 14: 517-522.
- Marín, G. 2010. Acerca del origen y biogeografía de la avifauna del Pantepuy o Croizat versus Mayr: una revisión crítica. *The Biologist*, 8: 79-108.
- Marín, G.; Guevara, S. & Muñoz, J. 2007. *Comercialización ilegal de aves silvestres en el mercado municipal de Cumaná, estado Sucre, Venezuela, y su impacto sobre la biodiversidad regional*. pp. 191-192. VII Neotropical Ornithological Congress. Venezuela.
- Marini, M.Â. & Durães, R. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in South-central Brazil. *Condor*, 103: 757-767.
- Marroig, G. & R. Cerqueira. 1997. Pliopleistocene 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 University Press. Cambridge.
- Mayr, E. & O'hara, R.J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40: 55-67.
- Mayr, E. & Phelps, W.H. Jr. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136: 269-327.
- Mayr, E. & Bock, W.S. 1994. Provisional classification vs standard avian sequences: heuristic and communications in ornithology. *Ibis*, 136: 12-18.
- McLachlan, J.S. & Clark, J.S. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86: 2088-2098.
- McKay, B.D.; Barker F. K.; Mays, H.L. Jr.; Doucet, S.M. & Hill, G.E. 2010. A molecular phylogenetics hypothesis for the manakins (Aves: Pipridae). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 55: 733-737.
- Mendes, A.; Cohn-Haft, A.; Hrebk, T. & Pires, I. 2007. *Phylogeography of passerines confirms importance of small rivers between the Tapajos and Madeira rivers in the Brazilian amazon and conflicts with current taxonomy*. p. 193. VII Neotropical Ornithological Congress. Venezuela.
- Meyer de Schauensee, R. 1952. A review of the genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy Natural of Science of Philadelphia*, 104: 153-197.
- 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. *Biographica*, 75: 71-76.
- Myers, A.A. & De Grave, S. 2000. Endemism. Origins and implications. *Vie et Milieu*, 50: 195-204.
- Neubauer, R.L. 1999. Super-normal length song preferences of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) and a theory of the evolution of bird song. *Evolutionary Ecology*, 13: 365-380.
- Nores, M. 2000. Species richness in the amazonian birds fauna from an evolutionary perspective. *Emu*, 100: 419-430.
- Olson, S. 1981a. Interaction between the two subspecies groups of the seed-finch *Sporophila angolensis* in the Magdalena Valley, Colombia. *Auk*, 98: 379-381.
- Olson, S. 1981b. A revision of the subspecies of *Sporophila* ("Oryzoborus") *angolensis* (Aves: Emberizinae). *Proceeding of the Biology Society of Washington*, 94: 101-106.
- Ouellet, H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the Neotropical genus *Sporophila* (Aves: Emberizidae). *Bulletin of British Ornithologists Club Centenary Supplement*, 100: 112-225.
- Parsons, J. & Baptista, D. 1980. Crown color and dominance in the White-crowned Sparrows. *Auk*, 97: 807-815.
- Pérez-Eman, J.L. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical redstarts (*Myioborus*; Aves, Parulinae). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 37: 511-528.
- Pérez-Hernández, R. & Lew, D. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana venezolana. *Interciencia*, 26: 373-382.
- Phelps Jr., W.H. & Meyer de Schauensee, R. 1979. *Una guía de las aves de Venezuela*. Gráficas Armitano. Caracas.
- Prance, C. T. 1978. El origen y evolución de la flora amazónica. *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.
- Restall, R. 2002. *Is the Ring-necked Seedeater (Sporophila insularis) from Trinidad extinct, or is it a cryptic species widespread in Venezuela* pp. 37-44. In. *Studies in Trinidad and Tobago Ornithology*. Hayes, F. E. & Temple, S. A. (Eds.). Department of Life Sciences, University of the West Indies. St. Augustine.
- Restall, R.; Rodner, C. & Lentino, M. 2006. *Birds of Northern South America. An identification guide*. Vol. 1. Yale University Press. New Haven & London.
- Reynaud, P.A. Changes in understory avifauna along the Sinnamary river (French Guyana, South America. *Ornitología Neotropical*, 9: 51-69.
- Rheindt, F.E.; Norman, J. A. & Christidis, L. 2008. Phylogenetics relationships of tyrant-flycatchers (Aves: Tyrannidae), with an emphasis on the elaniinae assemblages. *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 46: 88-101.
- Rheindt, F.E.; Christidis, L.; Cabanne, G.S.; Miyaki, C. & Norman, J. A. 2009. The timing of Neotropical speciation dynamics: A reconstruction of *Myopagis* flycatcher diversification using phylogenetic and paleogeographic data. *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 53: 961-971.
- Robbins, M.B.; Braun, M.J.; Huddleston, C.J.; Finch, D.W. & Milensky, C.M. 2005. First Guyana record, natural history and systematic of the White-naped seedeater (*Dolospingus fringilloides*). *Ibis*, 141: 334-341.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 129-132.
- Ronquist, F. 1994. Ancestral areas and

- parsimony. *Systematic Biology*, 43 : 267-274.
- Rull, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana), clima, biogeografía y ecología. *Scientia Guianae*, 2:1-133.
- Rull, V. 1999. Palaeoclimatology and sea-level history in Venezuela. *Interciencia*, 24: 92-101.
- Rull, V. 2004. Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y origen de la biodiversidad tropical. *Orsis*, 19: 37-48.
- Sánchez, G., L.; Morrone, J. & Navarro, A. 2008. Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 175-194.
- Sarich, V.; Schmid, C.W. & Marks, J. 1989. DNA hybridization as a guide to phylogeny: A critical analysis. *Cladistics*, 5: 3-32.
- Schubert, C. 1988. Climatic changes during the Last Glacial Maximum in northern South America and the Caribbean: a review. *Interciencia*, 13:128-137.
- Schwartz, P. 1975. Solved and unsolved problems in the *Sporophila lineola/bouvronides* complex (Aves: Emberizidae). *Annals of Carnegie Museum*, 45: 277-285.
- Sharpe, C.J.; Ascanio, D. & Restall, D. 2001. Further range extensions and noteworthy records for Venezuelan birds. *Bulletin of British Ornithologists' Club*, 121: 50-62.
- Sibley, C.G. & Monroe, B.L. Jr. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press. New Haven, Connecticut.
- Sick, H. 1985. *Ornitologia Brasileira, Uma Introducao*. Editora Universidade de Brasilia. Brasilia.
- Silva, J.M. 1995. Seasonal distribution of the Lined Seedeater, *Sporophila lineola*. *Bulletin of British Ornithologists' Club*, 115: 14-21.
- Simpson, B. 1979. *Quaternary biogeography of the high montane regions of South America*. In: *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. Duellman, W. (Ed.). University of Kansas. Lawrence, Kansas. pp. 152-188.
- Simpson, B.B. & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the amazonian forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 497-518.
- Slack, K.E.; Delsuc, F.; Mclenachan, P.A.; Arnason, U. & Penny, D. 2007. Resolving of the root of the avian mitogenomic tree by breaking up long branches. *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 42: 1-13.
- Snow, D.W. 1985. Affinities and recent history of the avifauna of Trinidad and Tobago. *Ornithological Monographs*, 36: 238-246.
- Stiles, G.F. 1996. When black plus white equals gray: the nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizinae: *Sporophila*). *Ornitología Neotropical*, 7: 75-107.
- Stiles, G.F. & Bohórquez, C.L. 2000. Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la serranía de Las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia*, 22: 61-92.
- Stiles, G.F.; 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.
- Stiles, F. G. & Skutch, F. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press. Ithaca, NY.
- Vanzolini, P.E. 2001. *Paleoclimas y especiación en animales de América del Sur Tropical*. pp. 111-118. En: *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, métodos y aplicaciones*. J. Llorente, B. & Morrone, J.J. (Eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM. México.
- Vásquez, M. H.; Navarro, S.A.G. & Morrone, J.J. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean basin islands:

- a parsimony perspective. *Cladistics*, 23: 180-200.
- 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. *American Naturalist*, 104: 373-388.
- Vuilleumier, F. 1981. The origin of high Andean birds. *Journal of Natural History*, 90: 50-57.
- Vuilleumier, F. 1993. Biogeografía de aves del Neotrópico: jerarquías conceptuales y perspectivas para futuras investigaciones. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 11-51.
- Vuilleumier, F. 1998. The need of collect birds in the neotropics. *Ornitología Neotropical*, 9: 201-220.
- Vuilleumier, F. & Ewert, D. 1978. The distribution of birds in Venezuelan páramos. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162: 47-90.
- Webster, J.D. & Webster, J.R. 1999. Skeletons and the genera of sparrows (Emberizidae). *Auk*, 116: 1054-1074.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 26: 519-539.
- Wikelski, M.; Hau, M. & Wingfield, J.C. 2000. Seasonality of reproduction in a tropical rain forest bird. *Ecology*, 81: 2458-2472.
- Yuri, T. & D.P. Midell. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, "New World nine-primaried oscines" (Aves: Passeriformes). *Molecular and Phylogenetics Evolution*, 32: 229-243.

Fecha de recepción: 24 de julio del 2010.
Fecha de aceptación: 17 de noviembre del 2010.