



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Biogeografía de los *Caprimulgiformes*
del Neotrópico

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

JERÓNIMO BERRUECOS FRANK



FACULTAD DE CIENCIAS

DIRECTOR DE TESIS:
BIOL. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ὁ δὲ καλούμενος αἰγοθήλας ἐστὶ μὲν ὄρεινός, τὸ δὲ μέγεθος κοττύφου μὲν μικρῶ μείζων, κόκκυγος δ' ἐλάττων. Τίκει μὲν οὖν ᾧ δύο ἢ τρία τὸ πλείστον, τὸ δ' ἦθος ἐστὶ βλακικός. Θηλάζει δὲ τὰς αἰγὰς προσπετόμενος, ὅθεν καὶ τοῦνομ' εἴληφεν· φασὶ δ', ὅταν θηλάσῃ τὸν μαστόν, ἀποσβέννυσθαι τε καὶ τὴν αἶγα ἀποτυφλοῦσθαι. Ἔστι δ' οὐκ ὄξυωπὸς τῆς ἡμέρας, ἀλλὰ τῆς νυκτὸς βλέπει.

“El llamado mamador de cabra es propio de la montaña, en cuanto a su tamaño es un poco más grande que el mirlo, pero más pequeño que el cucú. Él, en efecto, produce dos huevos o tres a lo mucho y su conducta es perezosa. Además, cuando revolotea en torno a las cabras, se amamanta de ellas, por lo que también recibe ese nombre. Dicen que, cada vez que se amamanta del seno, la cabra queda ciega y muere. No posee una vista aguda durante el día, pero de noche observa”.

**Aristóteles. *Historia Animalium* (618b.2-618b.9).
Aprox. 350 a.C.**

nam vel uti pueri trepidant atque omnia caecis
in tenebris metuunt, sic nos in luce timemus
inter dum, nihilo quae sunt metuenda magis quam
quae pueri in tenebris pavitant finguntque futura.
hunc igitur terrorem animi tenebrasque necessest
non radii solis neque lucida tela diei
discutiant, sed naturae species ratioque.

“Pues así como los niños tiemblan y temen a todas las cosas en ciegas tinieblas, así nosotros a la luz del día tememos a menudo a cosas que no son de temer más que aquellas por las que los niños se aterran en las tinieblas e imaginan las cosas futuras.

Así pues es menester que ni los rayos del sol ni las lúcidas flechas del día disipen este terror del alma y las tinieblas, sino la contemplación y la razón de la naturaleza.”

**Lucrecio, *De Rerum Natura*, (II. 55-61 III.87-93 y VI.35-41).
Año 60 a.C.**

Traducción directa del Griego y del Latín por Bernardo Berruecos Frank.



Grabado realizado por Olaus Magnus (1555). Muestra varios depredadores nocturnos y sus presas. Son buhos, lechuzas, murciélagos, mosquitos y en la esquina inferior izquierda, un chotacabras mamando de la ubre de una cabra.

A Mauricio Frank Hoeflich, diligente maquinador de simetrías cósmicas...

A María Paz Berruecos Villalobos, guía preceptora de mi infancia...

A Jesús Estudillo López, observador ornitomante, ejemplo vocacional...

... a nocturna, a mar y a noche

En primer lugar agradezco a mi familia, a Abi, Nathán, Rou, Paz, Chícharo, Katya, Ber, Tecelli y Dioné...

En segundo lugar agradezco a Jorge Soberón Mainero, por personificar a la biología en mi concepción del mundo.

Finalmente, agradezco a mis sinodales el tiempo que dedicaron a la revisión de este trabajo y sus valiosas contribuciones

ÍNDICE

Resumen.....	7
I. Introducción	8
1.1. El orden Caprimulgiformes	9
1.2. Caprimulgiformes neotropicales	13
1.3. Registro fósil	14
1.4. Biogeografía.....	16
II. Objetivos	18
2.1. Objetivo general	
2.2. Objetivos particulares	
III. Materiales y métodos	19
3.1. Número de especies y área de estudio	
3.1.1. Número de especies	
3.1.2. Área de estudio.....	20
Regiones Zoogeográficas y Mapa	21 / 25
3.2. Procesamiento y captura de datos	26
3.3. Análisis de la biogeografía histórica	27
3.3.1. Análisis de parsimonia de endemismos	
3.3.2. Método Panbiogeográfico	29
IV. Resultados	31
V. Discusión	40
Análisis de parsimonia de endemismos	41
Áreas de endemismo y sinendemismos que las caracterizan	42
Panbiogeografía	52
Otras relaciones entre las áreas	56
Otras relaciones entre las especies	58
Filogenias de Caprimulgiformes Neotropicales	62
VI. Conclusión	63
VII. Bibliografía	68

VIII.	Apéndices	77
	I Notas sobre el orden, Clasificación utilizada	
	II Tablas de las Especies	83
	III Matriz	85

Índice de Figuras

Figura 1: Regiones zoogeográficas del Neotrópico	25
Figura 2: Cladograma de áreas del PAE	31
Figura 3: Área de endemismo tierras bajas del Neotrópico	33
Figura 4: Área de endemismo insular	34
Figura 5: Área de endemismo montana del norte	35
Figura 6: Área de endemismo montana del sur	36
Figura 7: Cladograma de áreas del PAE-PCE	37
Figura 8: Área de endemismo de tierras bajas Sudamericanas	41
Figura 9: Los cuatro componentes bióticos principales	42
Figura 10: Los cinco componenetes bióticos anidados dentro del componente "Tierras bajas Neotropicales"	50
Figura 11: Nodo Panbiogeográfico	54

Resumen

Se realizó un estudio biogeográfico analizando la distribución espacio-temporal de las especies de aves pertenecientes al orden Caprimulgiformes, presentes en el neotrópico. Para esto, se utilizaron dos métodos biogeográficos que se han propuesto como complementarios entre si. El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y la panbiogeografía. Morrone (2004) propuso que ambos métodos pueden identificar componentes bióticos ó hipótesis de homología biogeográfica primaria. La panbiogeografía por medio de los trazos generalizados y el PAE con las áreas de endemismo .

El orden Caprimulgiformes está representado por 52 especies en el neotrópico, clasificadas en tres familias: Caprimulgidae con 44 spp. Nyctibiidae 7 spp. Steatornithidae con una sola especie. Sin embargo su clasificación está sujeta a cambios constantes. Se tomaron como unidades de estudio 20 regiones zoogeográficas para las aves del neotrópico, predefinidas por Stotz *et.al.* (1996). Consultando literatura especializada se recavó la información de presencia o ausencia de las especies del orden Caprimulgiformes en cada región zoogeográfica. Al realizarse el análisis de parsimonia se detectaron 8 áreas de endemismo o componentes bióticos. Al eliminar los sinendemismos por la metodología de PAE-PCE (eliminación progresiva de caracteres) se encontró una novena área de endemismo. El extremo sur de esta última área de endemismo corresponde a un nodo panbiogeográfico o área compuesta, híbrida, dentro de dos componentes bióticos de tierras bajas.

Las más recientes filogenias de la familia Caprimulgidae separan a las especies del norte de las del sur. Cuando se analizan los resultados de este trabajo, se encuentra algo similar entre los componentes bióticos montanos. Existe un componente biótico de tierras bajas que relaciona al norte con el sur, específicamente las tierras bajas de la vertiente del Golfo de México con las tierras bajas de Centroamérica y Sudamérica éste está integrado por 5 componentes bióticos. El componente antillano no se relaciona con ninguna área continental, pero las especies que lo conforman se relacionan filogenéticamente con el componente de las tierras altas del norte, la Sierra Madre. El componente de tierras altas del sur, los Andes, no se relaciona con nada más.

I. Introducción

Durante largo tiempo, la historia natural de uno de los órdenes de aves menos estudiado ha permanecido en un literal oscurecimiento. La ecología y la sistemática no han encontrado ocasión de delinear un mapa satisfactorio, capaz de esbozar un contexto más o menos verosímil, en el que sea posible emprender estudios de mayor profundidad para un ámbito biogeográfico. A pesar de la vasta distribución a nivel global y del gran número de especies reconocidas, los Caprimulgiformes aún se encuentran ensombrecidos por una combinación de la falta de información al respecto de ellos, y un desinterés general en su investigación. Sin embargo, en los últimos años, la atención de la ciencia hacia este orden, comenzó a incrementar de manera abrupta. Tan sólo en la última década y media, se han descrito tres nuevas especies pertenecientes a la familia Caprimulgidae. (Álvarez del Toro, 1980; Whitney *et al.* 1994; Holyoak y Woodcock, 2001)

Existe un gran vacío de información para la mayoría de las especies actualmente reconocidas; muy pocos estudios sistemáticos y biogeográficos, que son necesarios para describir los parámetros dentro de los que se puede establecer su estatus taxonómico (Cleere, 1998; Barrowclough *et al.*, 2006). Por esto último, no sería extraño que conforme se vayan llenando los huecos en la información, ambos tipos de aproximaciones lleguen a iluminarse de manera recíproca en un futuro cercano. A pesar de la ignorancia general sobre estas aves, es increíble descubrir que muchas de sus especies han permanecido en el folklore de diferentes culturas a lo largo de la historia humana, probablemente debido a sus llamados onomatopéyicos nocturnos tan distintivos y que en muchos casos se han convertido en sus nombres populares (Cleere, 1998).

Una de las primeras descripciones de aves en la historia de la humanidad es sobre *Caprimulgus europaeus*, realizada hace más de 2,300 años por Aristóteles en su "Tratado sobre la historia de los animales". Y fue entonces que quedó asentado el mito popular que nombra al orden entero: *Caprimulgus*, del Latín

“*caper*”, o cabra y “*mulgeo*” ordeñar, mamar, chupar, que dicho en Griego es: *Aegothales*, que es el mismo nombre del género tipo de una las familias de Caprimulgiformes con distribución Australásica.

1.1 Orden Caprimulgiformes

Los Caprimulgiformes son en conjunto las únicas aves enteramente nocturnas a excepción de los búhos. A diferencia de estos últimos, prácticamente todas las especies de las cinco familias que integran este orden son de hábitos crepusculares y nocturnos. Cada una de estas familias cuenta con distintas adaptaciones a la oscuridad (del Hoyo *et al.*, 1999).

La familia Steatornithidae, el guácharo (*Steatornis caripensis*), especie y familia monotípica que logra una forma completamente nueva de orientación en la oscuridad total de las cuevas en las que habita. Es muy similar a la ecolocación de los murciélagos, por medio de la emisión de “gritos” y chasquidos de alta frecuencia (40 kilohertz) (Harrison *et al.*, 1978) que rebotan en superficies y son recibidos por las plumas y las vibrisas del ave. A diferencia de las demás familias de Caprimulgiformes, los *Steatornis* viven en grandes colonias ubicadas en cuevas y se alimentan de frutas, que suelen tragar completas y que obtienen mediante una clase de “forrajeo”. Estas frutas carnosas no son fáciles de encontrar, y se sabe que los guácharos son capaces de viajar distancias de hasta 50 kilómetros para conseguirlas (Holyoak y Woodcock, 2001).

Los jojús o potoos, (familia Nyctiibidae), son aves de tamaño mediano a grandes (45-650gr). Suelen ser muy difíciles de ver en el día debido a la presencia de un plumaje y una conducta particularmente crípticos. Tienden a posarse en el extremo de ramas rotas con el pico estirado, semejando un extremo roto y afilado, por lo que también se han ganado el nombre de “bienparados”. Los ojos de estas aves permanecen cerrados durante el día para no romper con su forma perfectamente críptica; pero poseen ranuras o pliegues en los párpados que permiten una entrada de luz suficiente para sus sensibles y enormes ojos. Esto les permite descubrir la presencia de algún depredador, en la mitología popular se

suele decir que tienen un “ojo mágico”. Poseen una apertura bucal enorme, tan ancha como su cabeza, y comen principalmente insectos y escarabajos grandes al vuelo, aunque ocasionalmente también vertebrados pequeños (Cleere, 1998). Las vocalizaciones de estas aves deberían ser llamadas “aullidos” y, ciertamente es por estos terroríficos y fuertes sonidos que la gente las considera espíritus o fantasmas de mal agüero (Alvarez del Toro, 1971).

La familia Caprimulgidae se conoce también como chotacabras y tapacaminos en América Latina y España, y como “chupacabras” en casi todos los idiomas del Viejo Mundo (Holyoak y Woodcock, 2001) En términos generales son aves relativamente pequeñas; con hábitos, plumajes y ocasionalmente hasta huevos crípticos que las ayudan a ocultarse con su entorno. Cazan insectos tanto al vuelo como en el suelo por medio de sus gigantescos ojos y su aguda vista. Algunas especies son arborícolas y otras son más terrestres; ninguna construye nidos y algunas presentan un marcado dimorfismo sexual. También tienen adaptaciones notorias para el cortejo como son las plumas primarias y las rectrices desmesuradamente alargadas. Tienen plumas blancas con las que logran grandes contrastes en la escasa iluminación en la que habitan; presentan distintos despliegues y movimientos durante los cortejos nocturnos. Igualmente importantes para su reproducción son las complejas y diversas vocalizaciones, las cuales se utilizan para su clasificación (Harrison, *et al.* 1978; del Hoyo, *et al.*, 1999; Holyoak y Woodcock, 2001). Los chotacabras son aves de distribución cosmopolita, y algunas de ellas tienen hábitos migratorios enormes. Algunas especies suelen contar con una uña modificada en forma de peine en el largo dedo medio de cada una de sus particularmente pequeñas patas; se cree que sirven para el acicalamiento de las largas vibrisas, también presentes en algunas especies. Las vibrisas a su vez, se cree que les sirven de protección para los ojos, o para incrementar la gran área bucal durante la alimentación (Cleere, 1998).

Existen otras dos familias de este orden, una de ellas son los podargos o “boca-ranas” de tamaño mediano, (Familia Podargidae), con dos géneros y doce especies que habitan en Australasia, Indochina y sur de la India; y los más

pequeños egótelos o “búhos-chotacabras”, (familia Aegothelidae), con un género y nueve especies, presentes en Australasia (del Hoyo, *et al.*, 1999).

El orden Caprimulgiformes ha sido objeto de grandes desacuerdos taxonómicos a lo largo de la historia de su clasificación. Este grupo frecuentemente ha sido sujeto a clasificaciones ambiguas. Tradicionalmente han sido relacionados con los Strigiformes, por sus hábitos nocturnos y vocalizaciones, así como por la estructura y coloración de su plumaje (Cleere, 1998; Holyoak y Woodcock, 2001). Análisis realizados mediante hibridación de DNA-DNA (Sibley y Ahlquist, 1990) los ubicaron dentro de los Strigiformes, supuestamente corroborando lo que anteriormente se sospechaba. Sin embargo, la relación con los Strigiformes es cada vez menos aceptada en ámbitos científicos (Mayr, 2002). Trabajos recientes le han dado peso a la idea de que los Strigiformes están más emparentados con los Falconiformes, debido a la presencia del gen “Aanat” (arylalkylamina N-acetyltransferasa). (Fidler *et al.*, 2004) Aunque supuestamente este gen está relacionado con la actividad nocturna de los Strigiformes y los Caprimulgiformes, parece ser el producto de una convergencia evolutiva más que de ancestría común (Fidler *et al.*, 2004).

Estudios recientes han aportado evidencias en otra dirección. Según datos osteológicos, el orden es parafilético: Aegothelidae es el grupo hermano de los Apodiformes; las familias Nyctibiidae y Caprimulgidae son monofiléticas y hermanas del nuevo grupo propuesto, conformado por Aegothelidae y el orden Apodiformes (familias: Trochiliidae, Hemiprocnidae y Apodidae) (Mayr, 2002; Mayr y Clarke, 2003; Mayr *et al.*, 2003). Incluso se ha propuesto que este último grupo sea designado como Daedalornithes (Sangster, 2005).

La posición de la familia Podargidae es de las más inciertas de todas. Originalmente esta familia parecía ser el grupo más cercano de este orden con los Strigiformes, debido a su pico robusto y una conducta similar; pero en la actualidad se carece de evidencia para agruparlos con algún otro grupo diferente a los Caprimulgiformes (Mayr, 2002; Fidler *et al.*, 2004). También se ha propuesto

recientemente que la familia *Steatornithidae* podría ser el grupo hermano de los Trogoniformes (Mayr y Clarke, 2003).

Por lo anteriormente expuesto, es claro que en la actualidad las relaciones filogenéticas del orden no están bien resueltas. Durante los últimos veinte años la taxonomía de los Caprimulgiformes ha estado sujeta a múltiples cambios y se han descrito tres nuevas especies: *Nyctiprogne vielliardi* (Lencioni-Neto, 1994), *Caprimulgus prigoginei* (Louette, 1990) y *Caprimulgus solala* (Safford *et al.*, 1995).

El primer intento de una clasificación basada en datos moleculares de los Caprimulgiformes fue hecha por Sibley y Ahlquist (1990). Estos autores los colocaron dentro de los Strigiformes en dos subórdenes: Aegotheli, para la familia Aegothelidae, y Caprimulgi. Este último está constituida por Podargides, que contiene a las siguientes familias: 1) Podargidae y Batrachostomidae y 2) Caprimulgides, subdivididos en los parvórdenes Steatornithida, que incluye a las familias Steatornithidae y Nyctibiidae, cada uno en una superfamilia aparte; y Caprimulgida, integrada por las familias Eurostopodidae y Caprimulgidae.

Cleere (1998) reconoció cinco familias, 20 géneros y 120 especies a nivel mundial. Las agrupó en dos subórdenes: Steatornithes, para la especie *Steatornis caripensis*, y Caprimulgi para todas las demás. Para el Neotrópico consideró tres familias, 15 géneros y 53 especies. La AOU, o Unión de Ornitólogos Americanos, junto con su versión correspondiente para Sudamérica, la SACC, o Comité de Clasificación de Aves de Sudamérica (AOU, 1998; Remsen, *et al.* 2007), por su parte, reconoce 52 especies para el Neotrópico, con cuatro especies migratorias del Neártico. El "Handbook of the Birds of the World" volumen V (del Hoyo, *et al.*, 1999) se proponen 118 especies y para el Neotrópico propone el mismo número de especies que Cleere (1999).

Holyoak y Woodcock, (2001) proponen este mismo número para el Neotrópico, aunque cambió al género *Uropsalis* por *Macropsalis* y mantiene el mismo número de familias, géneros y especies propuestas por Cleere (1998) y del Hoyo *et al.* (1999). Otro cambio es que colocó al género monotípico *Podager* de la

subfamilia Chordeilinae con Caprimulginae y para el Neotrópico sólo consideró 52 especies, porque sinonimizó a *Caprimulgus ekmani* como *C. cubanensis ekmani*.

1.2. Caprimulgiformes neotropicales

La región Neotropical está constituida por México, América Central, América del Sur y las Antillas. Esta es la región más rica del mundo en especies de aves (Mittermeier *et al.*, 1997) y de Caprimulgiformes, con tres de las cinco familias que integran al orden: la familia monotípica *Steatornis caripensis*, las siete especies de *Nyctibius* y las 44 especies de la familia Caprimulgidae. El Neotrópico alberga a doce de los 16 géneros propuestos para Caprimulgidae, además de las dos subfamilias que la integran (una de ellas exclusivamente neotropical), y otras dos de las cuatro familias restantes. La región Neotropical cuenta con alrededor de un 40% del total de especies del orden y un 45% aproximadamente, para el total de la familia Caprimulgidae (Holyoak y Woodcock, 2001).

De igual forma hasta hace relativamente poco se consideraban dentro de *Caprimulgus* a todos los géneros Neotropicales como *Nyctiphrynus*, *Phalaenoptilus*, *Nyctidromus*, *Podager*, *Siphonorhis*, *Hydropsalis*, *Macropsalis*, e incluso toda la subfamilia Chordeilinae.

En el Viejo Mundo sólo se han descrito tres géneros además de *Caprimulgus*: *Eurostopodus*, *Macrodipteryx* y *Veles*, a pesar de que ahí se encuentran más del 50% de las especies de la familia. Sin embargo, trabajos recientes han propuesto que las especies de Caprimulgidae del Viejo Mundo podrían representar un clado anidado dentro de los clados Neotropicales (Barrowclough *et al.*, 2006).

Howell y Webb (1995) propusieron cambios en la clasificación de los Caprimulgiformes del Neotrópico, afirman que existe suficiente información taxonómica (diferencias en las vocalizaciones y en el plumaje para el cortejo de los machos) para elevar a la subespecie *C. vociferus arizonae* (cuerpo-ruin mexicano) a nivel de especie: *C. arizonae*. Entre otras cosas esta especie se caracteriza por tener distribuciones disyuntas en el norte y por ser de hábitos montanos, a diferencia de su posible especie hermana *C. vociferus*. También la

especie *Chordeiles vielliardi* Lencioni-Neto, 1994 descubierta hace poco más de una década, fue recientemente reasignada al género *Nyctiprogne*, por compartir características morfológicas, hábitat, vocalizaciones y conducta (Whitney *et al.*, 2003). De igual forma, Cleere (2002) renombró a *Caprimulgus candicans* como *Eleothreptus candicans*, de manera que el que anteriormente fuera un género monotípico, ahora tiene dos especies.

Los caprimúlgidos sobreviven bajo una amenaza constante debida a las presiones poblacionales, la sobreexplotación de los recursos y, a la disminución y fragmentación de las áreas naturales, debido directa o indirectamente por causas antropogénicas. Esto se refleja principalmente para aquellas con distribuciones muy reducidas o prácticamente puntuales como ocurre con las especies endémicas de islas marinas e islas-hábitat (Holyoak y Woodcock, 2001).

Varios Caprimulgiformes neotropicales se encuentran entre las especies mundialmente amenazadas. consideran a *Caprimulgus noctitherus* y *Eleothreptus candicans* en peligro crítico de extinción (CR). *Siphonorhis americana*, se encuentra probablemente extinta (*), pues fue avistada por última vez en 1859. Existen grandes huecos en los registros de algunas aves que no se han visto en decenas de años y a pesar de considerarse aún especies válidas su rareza extrema las coloca dentro de aquellas que están gravemente amenazadas (EN) y/o vulnerables (VU) en las listas de la Unión Mundial para la Conservación, UICN. Entre las especies seriamente amenazadas se encuentran: *Nyctibius leucopterus*, *Nyctiprogne vielliardi* y *Caprimulgus maculosus*. Collar *et al.* (1994) y Holyoak y Woodcock (2001).

1.3. Registro Fósil

En la biogeografía histórica los fósiles suelen proporcionar información muy valiosa sobre la presencia o ausencia de determinado taxón en algún periodo temporal particular (Rosen, 1988; Feduccia, 1996). Ayudan a contrastar las hipótesis sobre los acontecimientos biológicos y geológicos que contribuyeron a moldear las distribuciones de los organismos como las conocemos actualmente,

así como de aquellos que están extintos (Rosen, 1976; 1985; Duncan y Hargraves, 1984).

El problema primordial con el registro fósil de cualquier organismo (que se pueda fosilizar), es que por lo general está bastante incompleto. Además, mientras uno retrocede más en el tiempo, al analizar los distintos estratos de distintos periodos temporales, usualmente se encuentra cada vez menos información. El problema particular del registro fósil de la mayoría de las aves es que tienen huesos pequeños, huecos y porosos, que se fragmentan con gran facilidad. Lo más común al encontrar fósiles de aves es que se encuentre únicamente una parte incompleta del esqueleto (Fontaine, *et al.*, 2005). Esto evidentemente restringe la capacidad de identificación certera de los taxones en cuestión y consecuentemente las hipótesis biogeográficas que puedan formularse sobre ellos.

Aunque el origen de los Caprimulgiformes es desconocido, es muy probable que el orden se haya derivado de aves terrestres (Feduccia, 1996). En la actualidad, sólo se han encontrado restos fósiles de pocas especies, pero éstos proporcionan información sobre la historia natural y la evolución de este grupo de aves. La familia Caprimulgidae puede considerarse como la más exitosa del orden, siendo el género cosmopolita *Caprimulgus* el mejor ejemplo; aunque es muy posible que en realidad sea una agrupación polifilética de muchos géneros, como se ha ido descubriendo durante los últimos 50 años (Barrowclough *et al.*, 2006; Braun, *com pers* 2006; Larsen *et al.*, 2007).

Actualmente la familia Caprimulgidae se encuentra distribuida en gran parte del planeta, aunque no existen en las regiones más frías ni en las islas oceánicas. Las demás familias del orden no han prosperado de la misma manera. La evidencia fósil sugiere que los guácharos, los pájaros-estaca, los boca de rana y los egótelos se encontraban distribuidos por todo el mundo; aunque actualmente cada familia tiene una distribución bastante limitada, posiblemente relictual (Holyoak y Woodcock, 2001).

Steatornithidae, es la familia que contiene a los fósiles más antiguos asignados a Caprimulgiformes. Incluye a *Prefica nivea* del Eoceno temprano de las Green River Formations, Wyoming, EUA (Olson, 1987) y otros fósiles incompletos del Oligoceno tardío de Phosphorites Quercy, Francia (Feduccia 1996, Holyoak y Woodcock, 2001).

Archaeotrogonidae, familia extinta y originalmente asignada a los trogones. Proviene de estratos del Eoceno tardío al Oligoceno tardío de hace aproximadamente 40 m.a. de Phosphorites Quercy, Francia. Conformada por las especies *Archaeotrogon venustus* (con un intervalo temporal de 14 m.a.), *A. cayluxensis* y *A. zitteli* ambas de finales del Oligoceno (Feduccia, 1996).

Nyctibiidae, conformada por los restos de *Nyctibius griseus* del Pleistoceno hace 20,000 años (Minas Gerais, Brasil) y de *N. jamaicensis* de la misma época; también incluye a *Euronyctibius kurrochkini* del Eoceno tardío al Oligoceno de Phosphorites Quercy, Francia (Feduccia, 1996; Cleere, 1998; Holyoak y Woodcock, 2001).

Caprimulgidae, compuesta por algunas especies representadas por material fragmentario, del Eoceno medio de Europa y por *Ventivorus ragei* del Eoceno superior de Francia (Feduccia, 1996). También comprende a *Chordeiles minor*, *Nyctidromus albicollis*, *Phalaenoptilus nuttalli*, *Siphonoris brewsteri*, *Siphonorus americana*, *Caprimulgus noctitherus*, *Hydropsalis torquata* y *Eleothreptus anomalus*; todas descubiertas en estratos del Pleistoceno de Sudamérica (Cleere, 1998). *Caprimulgus piurensis* del Pleistoceno tardío, hace 13,900 años de Talara Tar Seeps al noroeste de Perú es semejante a *C. cayennensis* (Cambell, 1979). Por último, *Siphonorhis daiquiri* encontrada en depósitos de cuevas del este y del centro de Cuba (probablemente del Holoceno, Olson, 1985a).

1.4 Biogeografía

El Neotrópico es uno de los reinos más biodiversos del mundo. (Mittermeier, *et al.* 1997). La combinación de sus historias biológicas y geológicas ha sido la clave para la acumulación de semejante riqueza (Marshall, 1988; Webb, 1991, Porzecanski y Cracraft, 2005). Dos eventos en particular han sido de enorme importancia en su conformación: La separación del continente Africano antes del Cretácico (López Ramos, 2003), después de la cual Sudamérica sufrió un largo periodo de aislamiento, que resultó en la especialización de una gran cantidad de organismos y biotas complejas. Posteriormente, el establecimiento de un puente terrestre con Norteamérica a mediados del Plioceno hace tres millones de años (Marshall, 1988), que dio lugar al gran intercambio biótico americano que resultó tanto en considerables eventos de extinción como en la diversificación de taxones que anteriormente no existían en uno o ambos continentes.

Biogeografía Histórica

Los métodos utilizados en este trabajo, son la panbiogeografía y el análisis de parsimonia de endemismos, que utilizan algunos conceptos homólogos, como son los trazos generalizados y las áreas de endemismo. La panbiogeografía es considerada como uno de los métodos de la biogeografía histórica, que se enfoca en el análisis espacio-temporal de los patrones de distribución de los organismos, considerando que existe una estrecha relación entre la historia de la vida y la de la Tierra. También refuta empíricamente las ideas dispersionistas, que históricamente se habían tomado como la única y principal causa de la distribución de los organismos (Craw *et al.*, 1999).

El PAE o análisis de parsimonia de endemismos es un método sugerido originalmente por Rosen (1984) y desarrollado por Rosen (1988) y por Rosen y Smith (1988), siendo posteriormente modificado por Craw (1988), Cracraft (1991) y Morrone (1994). Permite reconstruir parte de la historia biogeográfica de un conjunto de áreas de manera similar a como los cladistas buscan las relaciones

históricas de un conjunto de especies; también es posible detectar áreas con concentración de especies endémicas (Nihei, 2006)

Sin embargo, en biogeografía, las especies no son los objetos de estudio sino las áreas. Las especies aquí juegan el papel de los caracteres en la taxonomía, son lo que se necesita para encontrar ese grado de relación histórica implícito en las áreas, regiones, reinos o cualquier otra unidad geográfica posible. Se conocen como homologías biogeográficas (Morrone, 2004). Al igual que un análisis filogenético convencional, el análisis de parsimonia de endemismos busca los árboles más parsimoniosos dada la información disponible.

OBJETIVOS

2.1 Objetivo general:

Identificar las relaciones biogeográficas del orden Caprimulgiformes, y la de las áreas que habitan en el neotrópico .

2.2 Objetivos particulares:

- i. Recopilar la información distribucional para los Caprimugiformes neotropicales.
- ii. Realizar un análisis de parsimonia de endemismos utilizando como unidades de estudio regiones zoogeográficas neotropicales, predefinidas anteriormente.
- iii. Analizar a partir de un enfoque panbiogeográfico las áreas de endemismo obtenidas.
- iv. Discutir las relaciones históricas de las áreas de endemismo con base en información biogeográfica de otros grupos de organismos, evidencias geológicas y fósiles.

Materiales y Métodos

3.1. Número de especies y área de estudio.

3.1.1. Número de especies

En este trabajo se utilizó la nomenclatura más reciente propuesta por Holyoak y Woodcock, (2001), que utiliza el concepto biológico de especie. Posteriormente se actualizó con base en los últimos trabajos publicados (Apéndice I).

Es importante subrayar que de las especies neotropicales utilizadas, *Caprimulgus carolinensis* y *C. vociferus* (sin contar específicamente a *C. v. arizonae*) son migratorias y solamente están presentes durante el invierno, que es una época no reproductiva; sin embargo existe un registro de la presencia de *C. carolinensis* en la isla Andros de las Bahamas durante todo el año (Paterson, 1972). De *C. maculosus*, solamente se conoce el holotipo y únicamente se tienen dos especímenes de *Nyctiprogne vielliardi* (descrita en 1994 como *Chordeiles*). Como ya se había mencionado, se cree que *Siphonorhis americana* está extinta.

Todas las especies del orden exceptuando a las especies migratorias, fueron utilizadas en este análisis, independientemente de su restricción a una sola área. Esto se hizo por tres razones, una de ellas es que la información disponible para observar las relaciones entre las áreas es escasa, en función al número de áreas y sus especies presentes, por lo cual no se excluyó esa información. La segunda razón importante en la decisión de no excluir especies de carácter autapomórfico (presentes en una sola región zoogeográfica), tiene que ver con el tamaño de las regiones. No solo parte de la historia de esa especie está presente en esa región, sino que frecuentemente existen especies que están distribuidas en áreas (sub regiones) extensas dentro de las mismas regiones zoogeográficas. El nivel de resolución de este trabajo no permite analizar las relaciones existentes dentro de cada región zoogeográfica, pero sí entre ellas al identificar cuales son las especies que comparten y cuales no. La tercera razón, tiene que ver con el grupo de

estudio. Para la realización de la reconstrucción de la historia biogeográfica del orden Caprimulgiformes en el Neotrópico es mejor incluir a todas las especies que sean posibles, tratando de no omitir ninguna parte de la historia del orden completo.

3.1.2. Área de estudio

El área de estudio se limita como ya se ha mencionado al Neotrópico; que incluye desde la frontera de México con Estados Unidos alrededor de los 30° Latitud norte, hasta la Tierra del Fuego, cercana a los 55° Latitud sur (Mapa 1). Dentro del análisis se utilizaron la mayor parte de las islas cercanas al continente, en especial el grupo de las Antillas y las Bahamas. Se hizo así, porque las especies del orden no se encuentran en islas oceánicas (Holyoak y Woodcock, 2001). Para este estudio se utilizó la regionalización propuesta por Stotz *et al.* (1996) quienes dividieron al Neotrópico en 22 regiones que reflejan las áreas de endemismo mediante la distribución congruente de aves, tipos de vegetación y altitud. Para crear las fronteras entre las regiones ellos utilizaron características relevantes en la fisiografía y la estructura de la vegetación del área.

Para propósitos específicos de este trabajo, se realizaron las siguientes modificaciones al número de regiones con base en las especies que las habitan. Se fusionaron las dos regiones más norteñas conocidas como “Baja- Sonora” (BSR) que comprende a la Península de Baja California y el Desierto de Sonora y el “Mexican Plateau” (MPL) del Altiplano Mexicano. Esto se decidió porque además de compartir las mismas especies, son virtualmente continuas, debido a que se conectan inmediatamente por encima de la frontera mexicana. En las dos regiones más australes se llevó a cabo el mismo procedimiento, la región Southern Andes (SAN) se fusionó con la Patagonia (PAT) donde ambas forman el extremo sur del continente que incluye el territorio de Argentina y de Chile. Es así que el número total de regiones zoogeográficas para este estudio es de 20.

Regiones zoogeográficas neotropicales:

BSR/MPL: Baja-Sonora/ Mexican Plateau. Baja California-Sonora y Altiplano Mexicano. conformada por la península de Baja California, el desierto de Sonora y el Altiplano Mexicano rodeado por tierras altas.

PAS: Pacific Arid Slope: Vertiente Árida del Pacífico Norte. Las aridas tierras bajas de la vertiente del Pacífico, desde el sur de Sonora hasta Guanacaste, Costa Rica.

MAH: Tierras Altas de la Sierra Madre y del Norte de Centroamérica. Madrean Highlands: constituida por todas las tierras altas y serranías que van desde la Sierra Madre Oriental y Occidental de México, hasta Nicaragua.

GCS: Gulf-Caribbean Slope: Vertiente del Golfo de México y Mar Caribe. La vertiente del Atlántico, que va desde el extremo noreste de México, pasando por la península de Yucatán, hasta la frontera de Panamá con Colombia. Se caracteriza principalmente por tierras bajas húmedas. A la altura del canal de Panamá, rodeando las tierras altas de Centroamérica, la vertiente deja de ser exclusivamente Atlántica, y pasa al Pacífico y regresa hacia el norte por el Pacífico hasta el Guanacaste en Costa Rica. Esto es por que la vertiente del Pacífico a esta latitud deja de ser árida.

GAN: Greater Antilles: Antillas Mayores. Está integrada por las cuatro islas mayores del archipiélago caribeño: Cuba, Española, Jamaica y Puerto Rico, junto con sus islas satélites y las agrupaciones de islas menores como Bahamas, Islas Caimán e Islas Vírgenes.

LAN: Lesser Antilles: Antillas Menores. Son la cadena de islas que se extienden desde Anguilla a Granada y Barbados. Sus islas principales son: Dominica, Granada, Guadalupe, Martinica, Montserrat, Santa Lucía y San Vicente.

CDH: Chiriquí-Darién Highlands: Tierras Altas de Chiriquí y el Darién (Sur de Centroamérica) Considerando las montañas y altas cuencas de Costa Rica y Panamá. Esta región es disjunta y entre ambas tierras altas se interpone GCS.

CHO: Chocó Lowlands: Tierras Bajas del Chocó. Compuesta por los húmedos bosques de Colombia y Ecuador al este de los Andes, del golfo de Urabá, cerca de la frontera con Panamá, hacia el sur hasta Esmeraldas y Pichincha en Ecuador

NSA: Northern South America: Norte de Sudamérica. Las tierras bajas al norte de los ríos Orinoco y Meta, desde el oeste del golfo de Urabá, Colombia hasta el este incluyendo el delta del Orinoco. También incluye las siguientes islas caribeñas cercanas al continente: Antillas holandesas, Trinidad, Tobago y las islas venezolanas.

NAN: Northern Andes: Andes del Norte. Todas las regiones montañosas, desde las cordilleras costeras venezolanas hacia el sur hasta el paso de Porculla y el río Marañón en Perú. Las cordilleras costeras venezolanas están fragmentadas de igual forma que CDH, y están rodeadas por NSA.

AMN: Amazonia North: Amazonia Norte. El área desde los ríos Orinoco y Meta en Venezuela (sin incluir claramente las áreas montañosas de los Tepuis). Al sur limita con los ríos Amazonas y Solimões en Brasil y el río Marañón en Perú. Limita en el oeste hasta la base de los Andes y en el este con el Océano Atlántico.

TEP: Tepuis: Las regiones montañas del sur de Venezuela y áreas asociadas cercanas a la frontera con Brasil y Guyana. Al sur y este de las montañas Acary de Guyana. Desde la gran sabana hasta las cimas de los más altos Tepuis. La región de los Tepuis está rodeada por la Amazonia norte.

EPC: Ecuatorial Pacific: Vertiente Ecuatorial Pacífica. Las áridas tierras bajas, al oeste de Ecuador y Perú, que van desde Manabí, Ecuador hacia el sur hasta Lambayeque, Perú.

AMS: Amazonia South, o Amazonia Sur. El área al sur de los ríos Marañón, Solimoes y Amazonas, limitando al oeste con la base de los Andes y al este con el Océano Atlántico.

CAN: Central Andes: Andes Centrales. Las regiones montañas y valles asociados, desde el paso de Porculla y el valle Marañón en Perú. Limita al sur con Tucumán y Catamarca en Argentina y el norte de Atacama, Chile.

STP: Subtropical Pacific: Vertiente Subtropical Pacífica. Esta compuesta por las regiones de tierras bajas desérticas de gran parte de la costa pacífica sudamericana, desde Lambayeque Perú, hasta el extremo sur en Maule, Chile

CSA: Central South America: Centro de Sudamérica. Conformada por las tierras bajas, de hábitats abiertos, que se extienden desde el este de Maranhao hasta Rio Grande do Norte, hacia el sur, pasando a través del interior este de Brasil, este de Bolivia y Paraguay, hasta el río Negro en el centro de Argentina. Esta región separa al húmedo bosque amazónico del húmedo bosque de la costa este de Brasil.

Esta área enorme, comprende in conjunto de tierras áridas y semiáridas (como Caatingas, Sabanas, Pastizales y el Cerrado entre otros).

Mas o menos la mitad sur de CSA esta formada por los complejos ecosistemas inhundables del Chaco, (como el pantanal, chaco y monte). El Chaco va desde el este de Bolivia (Santa Cruz y Beni) y el oeste de Brasil (el pantanal de Mato Grosso y Mato Grosso do Sul). Al este limita con los Andes y al sur con el río Negro de Argentina.

ATL: Atlantic Forest: Bosque Atlántico. Región caracterizada por el húmedo bosque costero de la región este de Brasil, que va desde el sur de Ceará, hasta los escarpados riscos de Rio Grande do Sul. También incluye el bosque húmedo de la cuenca media del río Paraná al este de Paraguay, el extremo noreste de Argentina en Misiones y al interior del sureste de Brasil, desde Goiás y Minas Gerais hasta Rio Grande do Sul.

PAM: Pampas: La región que va desde la base de los riscos escarpados en Rio Grande do Sul, Brasil, a través de Uruguay hasta el río Colorado al sur de Buenos Aires, Argentina. hacia el oeste llega hasta la Pampa, Argentina, y al noreste a través de Santa Fe hasta Corrientes, Argentina.

SAN/PAT: Southern Andes/Patagonia: Andes del Sur y Patagonia. Área compuesta por una parte montana, que incluye la parte sur de los Andes desde Atacama, Chile, hasta la Rioja, Argentina al sur. Incluye las extensiones montañosas aisladas de Córdoba y San Luis, Argentina, así como los bosques templados de tierras bajas y la región de los lagos en Chile, el sur de Maule y la Tierra del Fuego. La parte no montana, esta de hecho formada por tierras bajas y zonas despejadas, desde el río Negro a Argentina, hasta el sur de Tierra de Fuego.

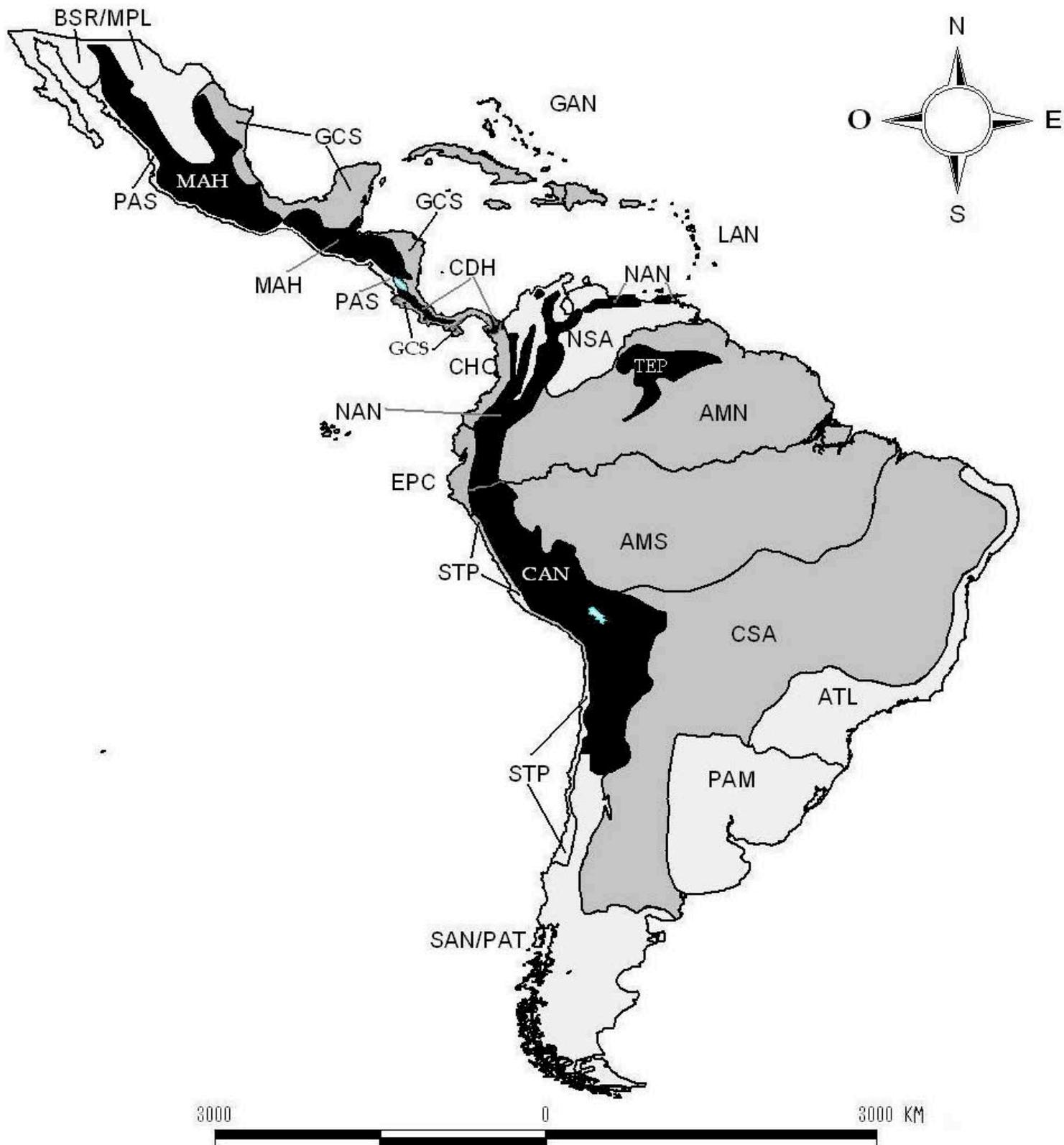


Figura 1: Regiones Zoogeográficas de Stotz *et al.* 1996. Las regiones PAT y SAN al sur, así como MPL y BSR al norte, se han unido para dar lugar a dos áreas en vez de cuatro. Las regiones negras equivalen a áreas montañosas con al menos un endemismo. Las regiones gris

Las áreas de endemismo son regiones donde ciertas taxones evolucionaron en un determinado aislamiento, y en las cuales las especies desarrollaron características específicas relacionadas con su entorno (Morrone, 2001b). Estas áreas tienen una alta diversidad de especies de animales y plantas que evolucionaron como especies únicas dentro de zonas determinadas. Asimismo, dichas áreas son territorios muy vulnerables a la intervención humana (Mittermeier, *et al.* 1997)

Un área de endemismo se define a partir de la superposición de las áreas de distribución de dos o más taxones diferentes (Morrone, 1994). Müller (1973) consideró que deberían darse tres condiciones para la identificación de áreas de endemismo: (1) las áreas de distribución de las especies analizadas deben ser relativamente menores en relación con el área de estudio; (2) las áreas de distribución deben ser apropiadamente conocidas; y (3) la validez de las especies no debería estar en disputa.

3.2. Procesamiento y captura de datos

La información sobre la distribución del orden Caprimulgiformes fue obtenida de distintas fuentes como son libros especializados, guías de campo de aves neotropicales. (Hilty, 1986; Howell 1995; Rodríguez-Yáñez, 1997; Cleare, 1998; Del Hoyo, *et al.*, 1999; Holyoak y Woodcock, 2001; Hilty, 2003).

La elaboración de una matriz de datos fue necesaria para poder realizar el Análisis de Parsimonia de Endemismos. Esta fue construida con el Programa MS Excel Versión 2000 (Microsoft Corporation, 1999). Las filas corresponden a las 52 especies utilizadas en este estudio y las columnas a las 20 áreas obtenidas, más un grupo externo hipotético.

Con los resultados obtenidos de la literatura especializada y diversas fuentes previamente discutidas y utilizando las regiones zoogeográficas de Stotz *et al.* (1996), se realizó una matriz de presencia-ausencia. Se utilizó el número "1" para indicar la presencia de la especie en determinada región y el número cero "0" para denotar las ausencias.

Posteriormente, se realizó una corrección de la matriz utilizando únicamente parámetros de altitud, tipo de hábitat y vegetación obtenidos de la literatura especializada, además de información complementaria de una cobertura digital de Ecorregiones con el programa Arc-View 3.1 (ESRI 1999). Esto permitió excluir especies con distribuciones conflictivas que caían dentro de algunas de las regiones zoogeográficas en las que generalmente ocupaban sólo un pequeño porcentaje de una región particular debido a generalizaciones de los distintos autores.

3.3 Análisis de biogeografía histórica

Se procedió a analizar la información obtenida para cada una de las especies neotropicales del orden Caprimulgiformes; empleando un programa capaz de trazar la forma en que se interrelacionan las 21 regiones utilizadas.

Con el programa PAUP* (Análisis filogenético utilizando parsimonia) versión 4.0b10 (Swofford, 2001), se hizo un análisis con las 21 terminales. Se utilizó el algoritmo de máxima parsimonia (MP) donde no se les asignó peso a los caracteres (equally-weighted parsimony) y éstos no se ordenaron. Todos los análisis de parsimonia se llevaron a cabo con el algoritmo para búsquedas heurísticas debido al elevado número de taxones. Se utilizó la opción de adición paso a paso ("stepwise addition") con 1,000 réplicas adicionales de secuencias aleatorias que salvan 100 árboles por réplica. Con el objeto de guardar múltiples árboles se usó el algoritmo de intercambio TBR ("tree bisection and reconnection"). Para evaluar el soporte de las ramas se obtuvieron valores de bootstrap con 1,000 réplicas utilizando una secuencia de adición simple con el algoritmo TBR salvando 100 árboles por réplica.

Para visualizar la información se utilizó el programa MacClade versión 4.03 para Macintosh (Maddison y Maddison, 2000) compatible con PAUP*.

3.3.1 Análisis de parsimonia de endemismos

Para realizar este estudio, se utilizaron las autapomorfías obtenidas con el PAE a manera de sinendemismos para observar los posibles patrones de las tendencias históricas de la biogeografía de estas aves. En el PAE clásico no se toman en cuenta las autapomorfías ni las plesiomorfías, porque el hecho de encontrarse presentes en una área única o en todas ellas no proporciona información sobre la relación de ambas áreas.

También es importante utilizar las autapomorfías obtenidas por el PAE por ser utilizadas como trazos individuales en el método panbiogeográfico.

Las especies con un solo punto de colecta, como es el caso particular de *Caprimulgus maculosus*, también serán utilizadas debido a la evidencia histórica que sugieren. Sin embargo hay que subrayar que las regiones zoogeográficas con una sola especie representativa (endémica), independientemente del tamaño que tengan, serán interpretadas de manera secundaria a aquéllas con dos o más sinendemismos. Por lo anteriormente expuesto, en este trabajo se considerarán también “áreas de endemismo únicas”, que serán definidas como aquellas que presentan dos o más autapomorfías y que no se encuentran anidadas en ninguna otra área de endemismo.

Al realizar el PAE se utilizó una área externa hipotética, necesaria para polarizar las ramas interiores del árbol, es así que las ramas de menor diferenciación se “alejan” más de aquellas que son más derivadas y de esta manera es posible resolver grupos conflictivos. Esto también es llamado enraizamiento del cladograma y esta área hipotética externa es mejor conocida como raíz de Lundberg (Rosen, 1988). Este “enraizamiento” sirve para resolver algunos grupos internos conflictivos ocasionados porque existen caracteres no informativos o, en este caso por la presencia de algunas especies cosmopolitas de muchas áreas. El área externa hipotética tiene el efecto de un “área primitiva”, la carencia de información histórica sobre una verdadera “área primitiva” del pasado cumpliría la función de un verdadero grupo externo (Rosen, 1988).

Después de realizar el primer análisis de PAE, y siguiendo la metodología de Luna *et al.* (2000), se propuso que con una eliminación progresiva de caracteres informativos sucesivamente en el análisis del PAE, es posible encontrar relaciones ocultas entre las otras áreas. Esto se considera una modificación al PAE llamada PAE-PCE (PAE con eliminación progresiva de caracteres, por sus siglas en inglés, Luna *et al.*, 2000; García-Barros *et al.*, 2002). El PAE-PCE consiste en un procedimiento iterativo donde cada vez que se realiza un análisis de parsimonia y se obtiene un cladograma, las especies que definen clados o sinendemismos (sinapomorfías geográficas) son eliminadas de la matriz de datos y ésta se analiza nuevamente. El procedimiento termina cuando ya no hay sinendemismos en el cladograma. Este método ha sido empleado para identificar trazos generalizados, puesto que cada nuevo análisis permite obtener nuevos trazos (Luna *et al.*, 2000). Dado que un área de endemismo equivale a un trazo generalizado (Morrone, 2001), el PAE-PCE permitirá en este caso explorar la existencia de relaciones alternativas entre las áreas, cuando se eliminen los sinendemismos que justifican las relaciones del cladograma previo.

3.3.2 Método Panbiogeográfico

La panbiogeografía (Croizat, 1958) es una herramienta biogeográfica relativamente nueva, fruto inicial de la simple visión de un hombre: León Croizat. Esta escuela de pensamiento está conformada por la integración profunda de muchas disciplinas filosóficas y biológicas, como son la biogeografía, sistemática, evolución, ecología, estadística y metodología de la ciencia, entre otras (Craw *et al.*, 1999).

Para la Panbiogeografía existen dos fenómenos causantes de la distribución de los seres vivos: una fase de movilidad (ampliación en las distribuciones) y una de inmovilidad (fase de cambio). Busca las llamadas homologías espaciales, es decir, sitios donde se encuentran ciertos grupos de organismos que tienen distribuciones disyuntas y que probablemente formaron

parte de una misma biota ancestral fragmentada por eventos climáticos y/o tectónicos (Morrone y Crisci, 1995).

Los trazos son la herramienta panbiogeográfica básica, se trata de la unión de las localidades (o áreas de distribución) por medio de líneas. Es el lugar donde ocurre la evolución del taxón bajo estudio (Morrone, 2001). Es posible orientarlos con los siguientes criterios: línea de base (evento geológico de importancia mayor), centro de masa (área con mayor número de taxones) y por último información filogenética de los taxones estudiados (Espinosa y Lorente, 1993).

Podemos decir que la panbiogeografía es una herramienta sumamente útil, ya que por medio de ella es posible realizar análisis biogeográficos con una metodología relativamente sencilla (Craw, 1999). También es posible hacer aproximaciones históricas a distintos grupos de especies, sin la necesidad de los conocimientos genealógicos (filogenia) de los taxones involucrados (Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001).

Por medio de la panbiogeografía, también es posible el reconocimiento de áreas complejas, tanto en su biota como en su geología, dando lugar a la identificación de los llamados nodos (Morrone, 2004). La identificación de estas áreas puede considerarse como un paso básico para la conservación (Luna *et al.*, 2000). Así mismo, por medio de esta disciplina biológica, se pueden aportar elementos útiles para la búsqueda de interrelaciones filogenéticas, estableciendo clasificaciones completamente congruentes con el espacio, el tiempo y la forma (Espinosa y Llorente 1993).

La panbiogeografía es un intento de darle un mayor peso a las ideas sobre vicarianza. Actualmente propone un enfoque integrador que considera a ambos procesos la vicarianza y la dispersión como igualmente significativos y reafirma la importancia de utilizar un contexto histórico geográfico, para una mejor comprensión de la historia de la vida en la tierra (Craw, 1999; Llorente y Morrone, 2001).

Desde el enfoque Panbiogeográfico, las áreas de endemismo obtenidas mediante el PAE, se consideran trazos generalizados, de manera que los trazos

individuales pueden considerarse las o el área en que habita una especie (Morrone, 2004). Es por esto que los trazos individuales o áreas con autapomorfías son utilizadas para su análisis en este trabajo.

I. Resultados

El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) produjo 22 árboles más parsimoniosos, de los cuales se obtuvo un consenso estricto que dio como resultado el cladograma general de áreas cuyo índice de consistencia (CI) fue de 0.57 y su índice de retención (RI) de 0.66. El número de pasos del cladograma de consenso estricto fue de 91.

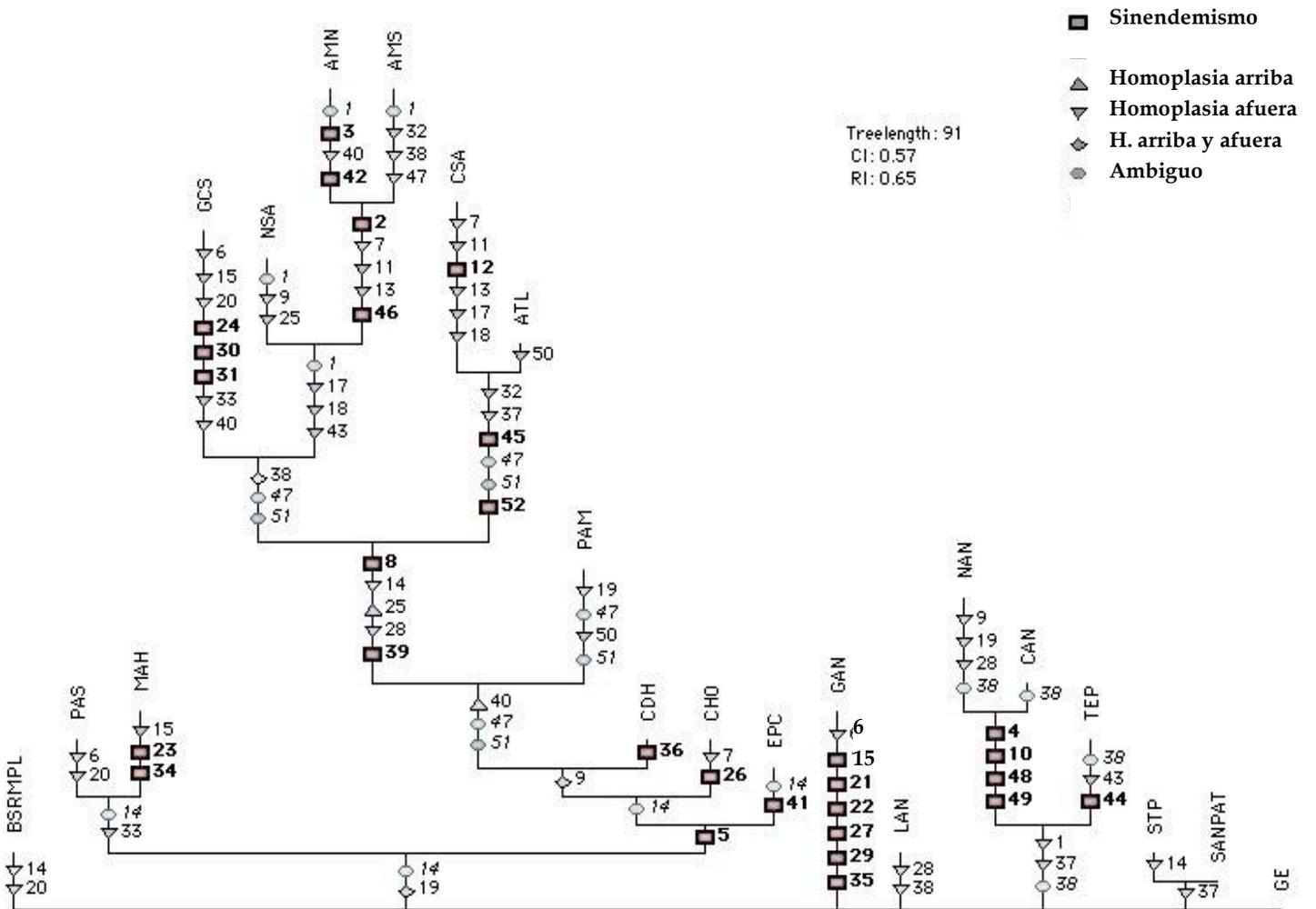


Figura 2: Este árbol es el resultado del consenso estricto de los 22 árboles más parsimoniosos obtenidos del Análisis de Parsimonia de Endemismos. Los números de los caracteres de la figura 2, corresponden con los números designados para las especies de las Tablas 1 y 2. Los cuadros oscuros son los sinendemismos o caracteres informativos del árbol. Las homoplasias son caracteres no informativos, aunque Craw (1988) sugirió que las reversiones podrían ser interpretadas biogeográficamente como extinciones; y que los paralelismos pueden representar dispersiones. Los caracteres ambiguos son aquellos

De las 52 especies utilizadas en el análisis, 30 fueron informativas, 15 de estas son sinendemismos y 15 son autapomórficas. Dos de las cuatro áreas de endemismo mayores no habrían sido consideradas si se hubieran excluido a los endémicos de las tierras altas de la Sierra Madre, y de las islas de las Antillas mayores (caracteres autapomórficos).

Algunas especies (*Steatornis caripensis*, *Chordeiles acutipennis*, *Caprimulgus cayennensis*, *Hydropsalis torquata* y *Eleothreptus anomalus*) en ciertas ramas del árbol son ambiguas, por lo que no se encuentran en el consenso estricto obtenido a partir de las 22 reconstrucciones más parsimoniosas.

Los resultados de PAE para las 20 áreas zoogeográficas neotropicales, utilizando las 52 especies de Caprimulgiformes que viven en ellas muestran cuatro áreas de endemismo principales:

- 1) **El área de endemismo de “tierras bajas”**. Abarca las regiones de la vertiente del Golfo-Caribe, Norte de Sudamérica, Amazonia Norte, Amazonia Sur, Sudamérica Central y por último el Bosque Atlántico. Esta gran área de endemismo está sustentada por *Nyctibius grandis* y *Caprimulgus maculicaudus*, y está compuesta a su vez por tres áreas de endemismo:

- A) Vertiente del Golfo-Caribe: *Nyctiphrynus yucatanicus*, *Caprimulgus salvini* y *C. badius*.
- B) Sudamérica Central y Bosque Atlántico: *Eleothreptus candicans* y *Caprimulgus hirundinaceus*
- C) Cuenca del Amazonas: *Nyctibius bracteatus* e *Hydropsalis climacocerca*.

C1) A su vez la cuenca del Amazonas presenta otra área de endemismo anidada, de manera que la Amazonia norte se encuentra tanto en la cuenca como en “tierras bajas”. Las especies que la conforman son: *Nyctibius leucopterus* y *Caprimulgus maculosus*.

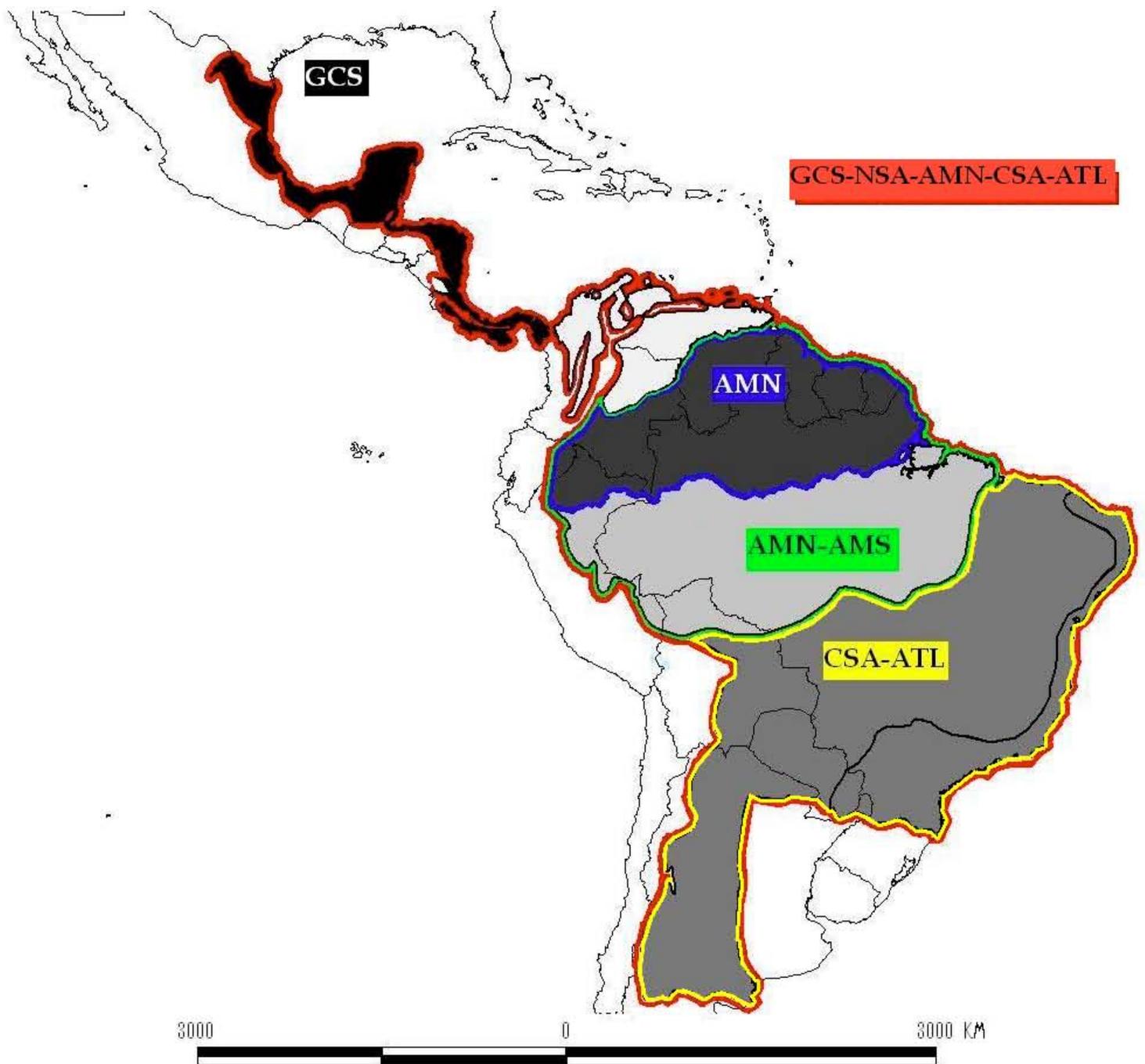


Figura 3: Área de endemismo de las tierras bajas del Neotrópico.

2) **Área de endemismo insular.** Las Antillas Mayores, que indudablemente son las que presentan un mayor grado de endemismos: *Chordeiles gundlachii*, *Siphonorhis americana*, *Siphonorhis brewsteri*, *Caprimulgus carolinensis*, *Caprimulgus cubanensis* y *C. noctitherus*.

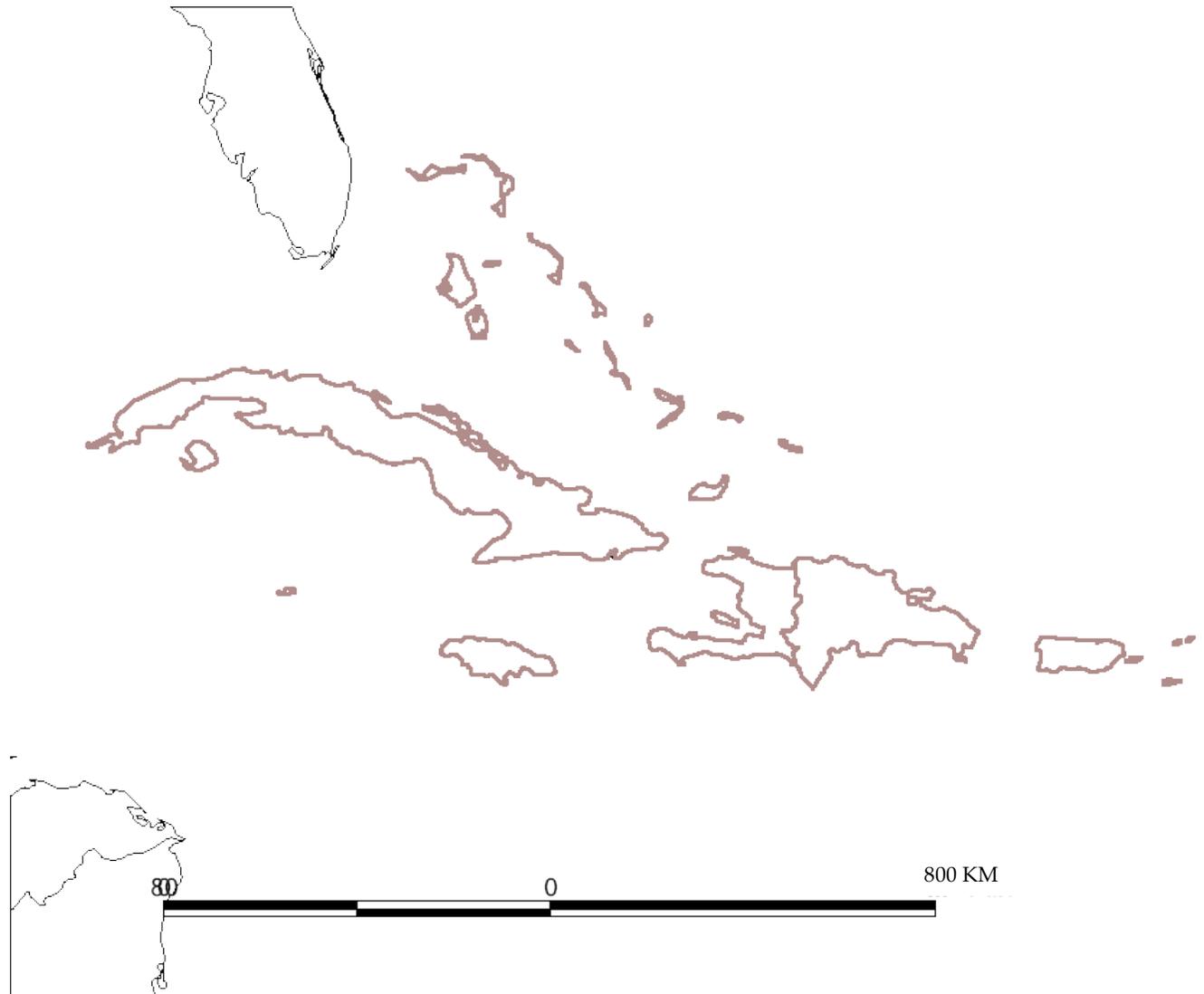


Figura 4: Área de endemismo insular.

- 3) **Área de endemismo montana del norte.** Comprende una única área zoogeográfica en las tierras altas de la Sierra Madre, que van desde el norte de México, hasta Nicaragua: *Nyctiphrynus mcleodii* y *Caprimulgus arizonae*.

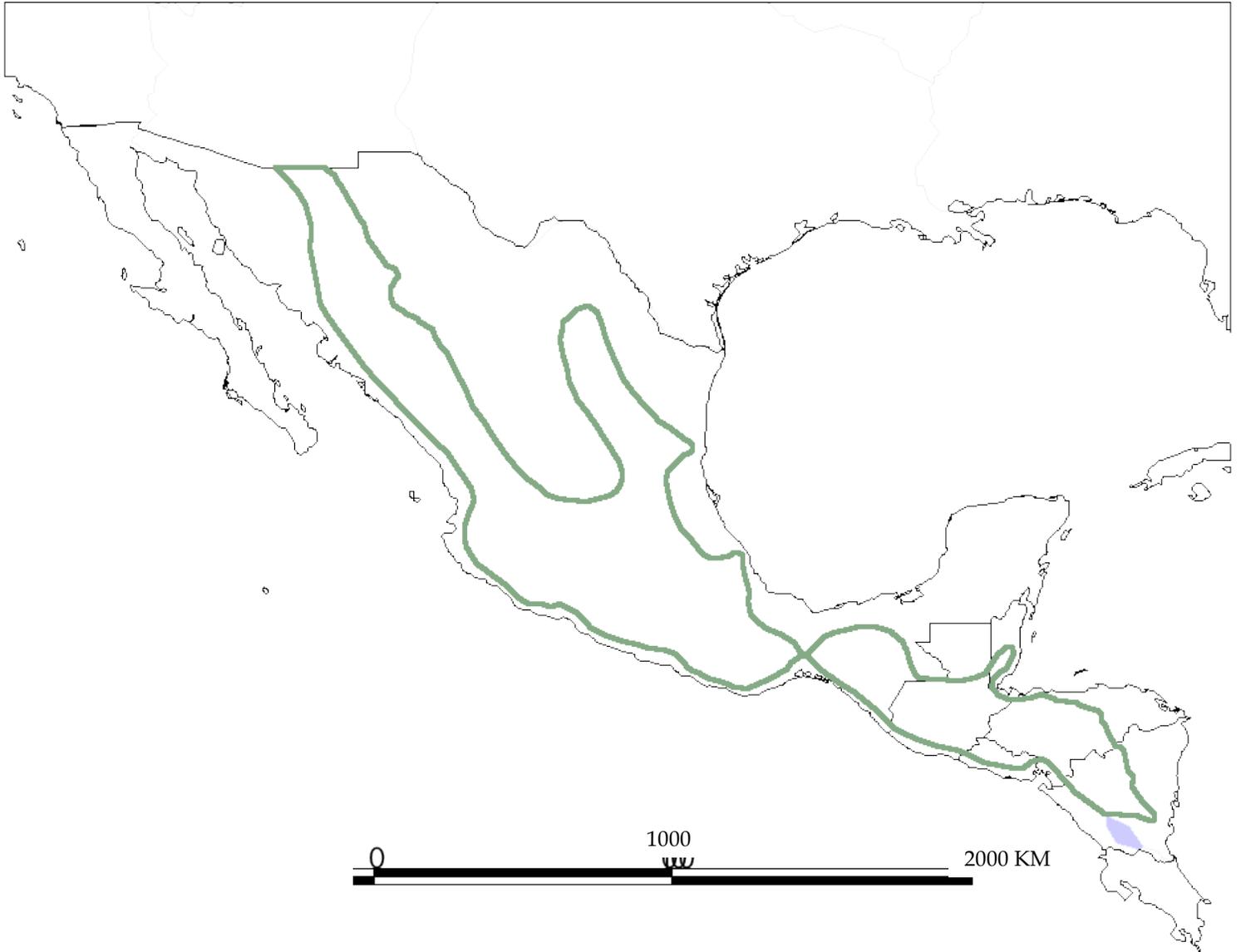


Figura 5: Área de endemismo montana del norte.

4) **Área de endemismo montana del sur.** Agrupa a los Andes del Norte con los del Centro y es la segunda área con mayor número de endemismos: *Nyctibius maculosus*, *Lurocalis rufiventris*, *Macropsalis segmentata* y *M. lyra*.



Figura 6: Área de endemismo montana del sur.

PAE-PCE

Al realizar el PAE-PCE se obtuvieron 64 cladogramas de áreas, con los cuales se hizo un consenso estricto que dio como resultado un cladograma (Figura 7), en

el cual se observó un nuevo trazo dentro del clado “Tierras bajas del Neotropico”. La nueva área de endemismo identificada, o trazo generalizado desde el punto de vista panbiogeográfico, se denominó “Tierras bajas Sudamericanas”, y es un grupo monofilético que comparte dos sinendemismo biogeográficos anteriormente inadvertidos: *Nyctiprogne leucopyga* y *Podager nacunda*.

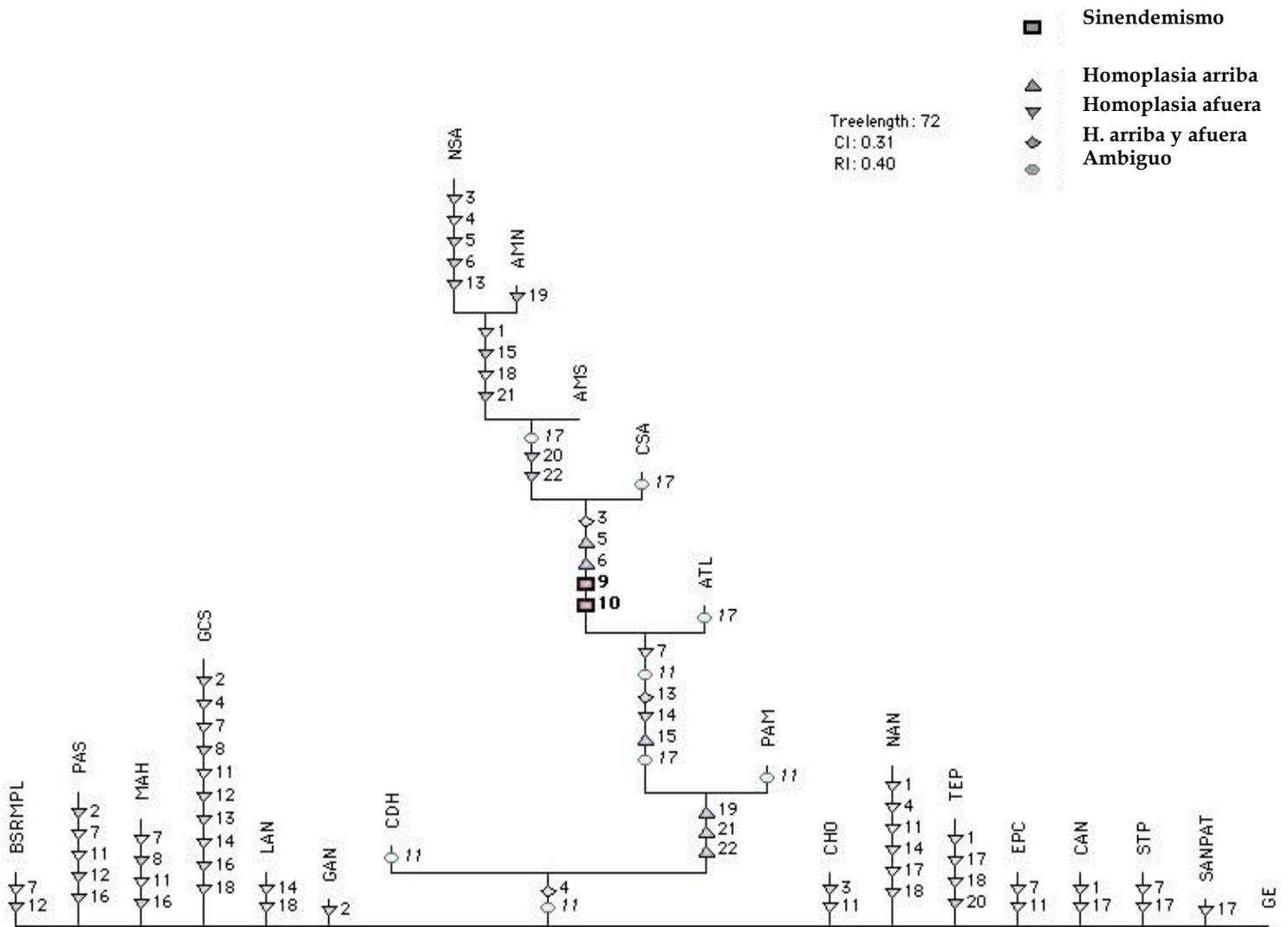


Figura 7: Este Árbol es el resultado del consenso estricto de los 64 árboles más parsimoniosos obtenidos por el Análisis de Parsimonia de Endemismos con una eliminación progresiva de los caracteres PAE-PCE.

Los números de los caracteres del Árbol 2, corresponden con los números designados para las especies de la Tabla 4 . Los cuadros son los sinendemismos o caracteres informativos del árbol.

La topología de este cladograma es considerablemente distinta a la encontrada en el primer cladograma de áreas producido por el PAE. En el nuevo cladograma los cambios principales son:

I) La agrupación de las tierras bajas Sudamericanas, excluyendo a GCS y ATL, e incluyendo a NSA.

II) La frontera de dos áreas de endemismo o trazos generalizados, que antes no se “tocaban” dentro del super-clado (salvo por estar unidas todas ellas por los sinendemismos *N.grandis* y *C. maculicaudus* del super-clado mismo); ahora está compuesta por esta nueva área de endemismo. Esta frontera delimitaba la zona húmeda de la Cuenca del Amazonas de la seca del Cerrado y las Caatingas .

III) La monofilia anterior de CSA-ATL deja de existir.

Área de endemismo “tierras bajas sudamericanas” anidada dentro de “tierras bajas neotropicales” (“1”). Está compuesta por NSA, AMN, AMS y CSA y las dos especies que la representan; a pesar de ser abundantes a lo largo de la Cuenca, tienen tendencias considerablemente áridas, dado que lo más frecuente es encontrarlas en pastizales, sabanas, cerrado y bosques de galería.

Desde un punto de vista panbiogeográfico, esta asociación de trazos generalizados que se superponen a otros trazos generalizados sustentados por nuevos sinendemismos que anteriormente no aparecían como grupos monofiléticos, dan como resultado un nodo.

Un nodo es de interés en un enfoque panbiogeográfico porque representa un área con diversas relaciones biogeográficas, en términos de afinidades bióticas, geográficas y filogenéticas, y porque usualmente se localiza en los límites de esas mismas afinidades (Craw 1999).

El resto de los trazos generalizados o áreas de endemismo correspondientes a las cuatro unidades geográficas anteriormente descritas no presentaron ningún otro nodo entre ellas.



Figura 8: Área de endemismo de tierras bajas sudamericanas. Clado obtenido de la eliminación progresiva de sinendemismos del PAE (PCE).

V. Discusión

A lo largo del Cuaternario las regiones paleártica, neártica y neotropical tuvieron declinaciones considerables en la temperatura, afectando incluso los climas más cálidos (Tarbuck y Lutgens, 2000). En la historia biogeográfica del Neotrópico las múltiples glaciaciones han marcado considerablemente su biota (Marshall, 1988; Nores 1999). De esta forma algunas de las áreas de distribución de los chotacabras de Norteamérica, así como algunas de las áreas montanas más altas de todo el continente, probablemente quedaron deshabitadas. Estas presiones ambientales posiblemente promovieron intercambios recientes en la avifauna de este orden entre el norte y el sur, así como en muchos otros vertebrados (Selander, 1965; Marshall, 1988; Webb, 1991; Nores, 2004, Milá *et al.*, 2007).

Otro factor determinante para entender la biogeografía de este orden en el Neotrópico es un fenómeno menos reciente: la presencia súbita, en términos geológicos, de un corredor de tierra que se empezó a extender hacia el sur, a los trópicos, a través de lo que hoy es América Central. Primero, posiblemente como un archipiélago y luego, como un puente terrestre que hace aproximadamente 3 millones de años se cerró comunicando a Norteamérica con Sudamérica; esto promovió importantes intercambios bióticos que alterarían a ambos continentes (Marshall, 1988; Webb, 1991; Holyoak y Woodcock, 2001; López Ramos, 2003,). Es probable que este corredor haya ofrecido a las especies Neárticas la oportunidad de expandir sus áreas de distribución (que recíprocamente pudieron hacer las especies del sur hacia el norte), así como también de refugios potenciales durante las ya mencionadas glaciaciones posteriores. Esto contrasta con lo que ocurrió en Europa, donde las especies que se desplazaron al sur durante las glaciaciones, tenían al mar Mediterráneo como barrera hacia el continente africano. Como un ejemplo particular, se ha sugerido que la subespeciación de *Chordeiles minor* en América del Norte presumiblemente pudo ocurrir después de la re-expansión de sus áreas de distribución durante el

Pleistoceno tardío (o incluso en el Holoceno), donde probablemente no sólo se establecieron nuevas áreas de distribución, sino también patrones migratorios (Holyoak y Woodcock, 2001; Milá *et al.*, 2007). Esto no es tan difícil de suponer, dado que se cree que la mayoría de la especiación de paserinos de América del Norte, ocurrió igualmente durante el Pleistoceno, aunque actualmente esto sigue siendo controversial (Selander, 1965; Feduccia 1996; Klicka y Zink, 1997; Newton, 2003). En lo referente al orden Caprimulgiformes, se han hecho suposiciones sobre la antigüedad de las especies actuales de las familias Caprimulgidae y Nyctiibidae, diciendo que probablemente no se diferencian tan velozmente como lo hacen los paserinos. Esto se afirma debido al alto grado de diferenciación molecular en Nyctiibidae (Mariaux y Braun 1995), así como la falta de híbridos reportados para ambas familias. (Holyoak y Woodcock, 2001).

Análisis de Parsimonia de Endemismos

En este trabajo se utilizan las áreas con autapomorfías dada su importancia en el enfoque panbiogeográfico, además de incrementar sustancialmente el número de caracteres (especies) para ser discutidos y analizados. De ser omitidos estos resultados, se restringiría parte de la información obtenida en el cladograma de áreas, debido a la escasa disponibilidad de datos (número de especies) para este estudio y para la escala del trabajo, obteniendo muy pocas especies para las 20 áreas zoogeográficas, dando como resultado cladogramas sin ninguna o con muy poca relación entre las áreas. Un motivo importante para usar áreas con sus especies autapomórficas (únicas) en un análisis que utiliza distribuciones, es porque el área de distribución de las especies pertenecientes a una sola región zoogeográfica, en muchos casos es lo suficientemente grande como para ser dividida en otras dos o más unidades que podrían ser llamadas también regiones. Esto convertiría a la o las especies presentes en ambas áreas en sinendemismos de esas dos áreas. La subdivisión de un área o en este caso de una región zoogeográfica podría realizarse de varias formas; una de ellas sería utilizar las subregiones presentes

en el propio estudio de Stotz *et al.* (1996) y otra mediante parámetros más estrictos de altitud tomando en cuenta otros tipos de análisis que subdividan esas áreas de manera diferente.

Áreas de endemismo y los sinendemismos que las caracterizan

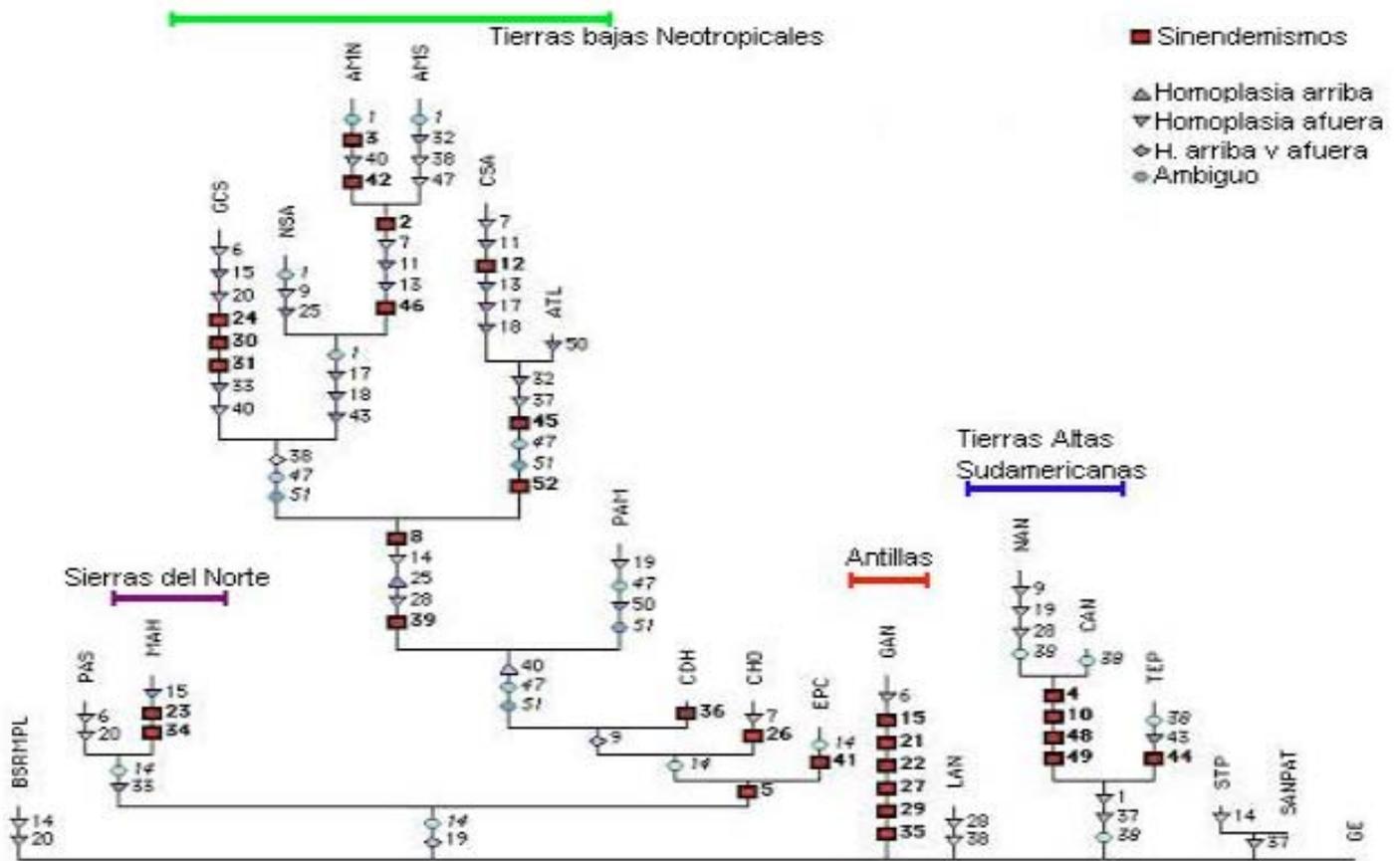


Figura 9: Los cuatro componentes bióticos principales, obtenidos por el PAE.

Las Sierras del Norte

Las Sierras del Norte, denominadas así en este trabajo, corresponden a la zona de transición Mexicana (Halffter, 1964).

Las tierras altas de la Sierra Madre están conformadas por dos sinendemismos: *Caprimulgus arizonae* y *Nyctiphrynus mcleodii*.

Una filogenia molecular reciente, realizada con el citocromo b mitocondrial (cyt b), propone que ambos géneros forman un clado natural, junto con otros caprimúlgidos del Norteamérica. Los resultados de ese análisis muestran que otra especie, exclusiva de las áreas montanas existentes en Chiriquí y el Darién, *Caprimulgus saturatus*, es hermana de *C. arizonae* (Braun, M. año, *com pers.*, 2006). *Nyctiphrynus mcleodii*, es el representante del género más norteño, y al parecer la única de las cuatro especies de este género que se distribuye en áreas montanas.

Es posible observar tanto en trabajos moleculares recientes (Barrowclough *et al.*, 2006; Larsen *et al.* datos no publicados; Han y Braun, datos no publicados) como en taxonomías realizadas con plumajes y cantos (Cleere, 1997; del Hoyo *et al.*, 1999; Holyoak y Woodcock, 2001) que existen fuertes tendencias que separan a los géneros norteamericanos (*Phalaenoptilus*, *Siphonorhis*, *Nyctiphrynus* y algunos de los *Caprimulgus* norteños) del resto de los géneros Sudamericanos.

La posible barrera geológica más notoria en la historia de las tres familias fue la separación que existió entre el norte y el sur de América, actualmente la región que va del Istmo de Panamá hasta el istmo de Tehuantepec, con la serie de barreras conformadas por las zonas montanas y las depresiones centroamericanas. Fechar este acontecimiento es complicado, además de que se sabe que las relaciones entre el norte, centro y Sudamérica así como las islas y mares Caribe-Pacífico, han sido muy dinámicas a lo largo de los últimos 100 m.a. (López Ramos, 2003). Tampoco se sabe si han existido varios eventos de encuentros y separaciones entre ambas masas continentales (Stehli y Webb, 1985; Webb, 1991; López Ramos, 2003; Nores, 2004). López Ramos, (2003) propone que los dos continentes llegaron, *a grosso modo*, a su configuración actual entre el Paleógeno y el Neógeno, de 35 a 10 millones de años aproximadamente, de hecho, las diversas cordilleras que conforman a los Andes del norte, son el resultado de la interacción de la placa del Caribe con la placa continental sudamericana.

El sur de Centroamérica y el norte de Sudamérica, han sido barreras naturales para las especies de América del Sur. La primera por las razones geológicas ya

explicadas con anterioridad y también por la presencia de las tierras altas de la Sierra Madre, del Chiriquí y del Darién. Solamente algunas de las especies de hábitats más generalistas, como *Chordeiles acutipennis* (presente en 11 áreas) y *Nyctidromus albicollis* (en 12 áreas) habitan a lo largo de todo el Neotrópico, desde las regiones más boreales a algunas de las más australes. La depresión de Nicaragua, la depresión central de Chiapas y el Istmo de Tehuantepec son buenos ejemplos de la interrupción de las tierras altas por barreras de tierras bajas que fragmentan las cordilleras y a sus biotas. (Sánchez-González, 2007).

Las Antillas

Las Antillas están conformadas por muchas islas, dentro de las que encontramos tres tipos: las Antillas Mayores, con varias islas de gran tamaño (GAN), las Antillas Menores (LAN) y las islas cercanas al continente en el norte de Sudamérica (NSA).

La especiación y subespeciación insular reciente suele percibirse fácilmente en las islas de las Antillas Mayores, especialmente en la Española, Jamaica y Puerto Rico, que no estuvieron unidas entre ellas por puentes cuaternarios (Holyoak y Woodcock, 2001); aunque se sabe que las cordilleras de Cuba, La Española y Puerto Rico sí estuvieron unidas hace aproximadamente 35 m.a. en el Terciario (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

Las formas por las cuales los Caprimulgiformes pudieron poblar y diversificarse en las Antillas pueden ser debidas a las extrañas dispersiones a través de los mares (Holyoak y Woodcock, 2001; Milá *et al.*, 2007); a los límites exteriores en la distribución y migración; así como al resultado de la vicarianza, consecuencia de los múltiples procesos dinámicos geológicos y biológicos por los que han pasado estas islas y por los cuales han quedado parcial o completamente aisladas (López Ramos, 2003; Trejo-Torres y Akerman, 2001). Una vez establecidas las especies, en la fase denominada “de movilidad” presumiblemente evolucionaron formas y variedades endémicas al estar aisladas del flujo génico de los taxones de las regiones adyacentes (Morrone, 2001b)

debido, entre otras cosas, a los incrementos en el nivel del mar posteriores a las glaciaciones que inundaron progresivamente cientos de kilómetros de costas, 25 metros más, en altura promedio para el Atlántico durante el fin de la última glaciación (López Ramos, 2003).

Endémicos Antillanos

Las Antillas presentan un número impresionante de endemismos, incluso a nivel de subespecie (Holyoak y Woodcock, 2001). Pero sin duda, el área más diversa es la de las Antillas Mayores con seis especies endémicas y solamente una especie que no lo es: *Nyctibius jamaicensis*.

Esto no es raro, ya que es ampliamente reconocido que los ambientes insulares suelen ser dinámicos en cuanto a su evolución geológica y biológica (López Ramos, 2003). Las especies que integran esta área de endemismo podrían tener cierta relación con las especies de las otras áreas de endemismo del norte del Neotrópico, es importante resaltar que en un análisis reciente, la subfamilia Chordeiliinae, no es monofilética (Braun, *com pers.* 2006); por lo que no sería extraño suponer, con lo han hecho estudios recientes (Barrowclough *et al.*; 2006, Larsen *et al.*, 2007), que los miembros insulares de esta subfamilia, de acuerdo con la clasificación que se está usando en este trabajo, estén más emparentados con los miembros de la subfamilia Caprimulginae, con una distribución al norte del istmo de Panamá.

Uno de los sinendemismos para esta subfamilia es *Chordeiles gundlachii* (que es politípica) con dos subespecies en distintas islas: *C. g. vicinus*, exclusiva de los Cayos de Florida, Bahamas, La Española y Puerto Rico y *C. g. gundlachii*, endémica de Cuba, Isla de Pinos, Islas Caimán y Jamaica.

GAN, por su parte tiene al género endémico *Siphonoris*, siendo a su vez el lugar donde probablemente se originó el mismo (Holyoak y Woodcock, 2001). En este trabajo se consideran dos especies: *S. americana* de Jamaica, probablemente extinta y *S. brewsteri* de La Española, pero al parecer existen fósiles recientes de una especie aparentemente endémica de la isla de Cuba: *S. daiquiri*.

En GAN también hay tres especies del género *Caprimulgus*: *C. cubanensis* endémica de Cuba, y *C. noctitherus* de Puerto Rico que tradicionalmente se ha emparentado con *C. vociferus* (aquí subdividida en *C. vociferus* y *C. arizonae*) y *C. saturatus* por características en el plumaje y canto (Cleere, 1997; del Hoyo *et al.*, 1999; Holyoak y Woodcock, 2001) y más recientemente con estudios moleculares (Braun, 2006 *com pers.*).

Para *Caprimulgus cubanensis*, se consideran tres subespecies; una de ellas *C. c. insulapinorum*, de la isla de Pinos, parece formar un gradiente geográfico continuo con la subespecie nominal exclusiva de Cuba (Holyoak y Woodcock, 2001). La otra subespecie ha sido propuesta por algunos autores como especie (Cleere, 1997; del Hoyo, *et al.*, 1999), debido a que el ejemplar de *C. cubanensis ekmani* es una subespecie endémica de La Española que al parecer tiene tendencias más montanas que *C. c. cubanensis*. El ejemplar tipo de *C. c. ekmani*, fue colectado a más de 1500 m.s.n.m. en un área boscosa, además de este sólo existen otros cuatro especímenes en colecciones (Holyoak y Woodcock, 2001).

Caprimulgus carolinensis fue agregada debido a que se cuenta con un de registro reproducción en la isla Andros en Bahamas, sin embargo, no es informativa dado que se distribuye principalmente en el Neártico. A pesar de ser monotípica presenta una distribución considerablemente grande y amplios hábitos migratorios, lo que la hace de interés para este trabajo. Debido a características de plumaje y de canto (Cleere, 1997; Holyoak y Woodcock, 2001), tradicionalmente se relacionan a *C. carolinensis*, el mayor en tamaño de la familia, con *C. rufus* de distribución estrictamente neotropical. Es notorio que ambas tienen tendencia a habitar islas cercanas al continente, aunque *C. carolinensis* pueden encontrarse también en gran parte de las Antillas y las vertientes del Golfo-Caribe durante el invierno.

Un gran contraste ocurre en la diversidad de endemismos entre las islas de GAN y las de LAN-NSA es aquél que se observa con la isla continental de Trinidad (NSA); una isla que estuvo unida a Venezuela por puentes de tierra durante el Pleistoceno tardío (Holyoak y Woodcock, 2001, López Ramos, 2003).

Una comparación difícilmente podría ser más notoria, ya que Trinidad tiene a *Steatornis caripensis*, *Nyctibius griseus* y a otras seis especies reproductivas de chotacabras; y sin embargo ninguna de éstas es endémica ni siquiera a nivel de subespecie.

En lo referente a las subespecies antillanas es importante explicar, que de manera semejante a como ocurre en otros sistemas de islas hábitat y archipiélagos, se suele describir a las especies y subespecies, más en función a la unidad geográfica aparente en la que se encuentran, que por la evidencia real de una historia biogeográfica aparte.

La Española tiene dos subespecies endémicas: *Nyctibius jamaicensis abbotti* y *Caprimulgus cubanensis ekmani*. Jamaica tiene como endémica la subespecie nominal: *N. j. jamaicensis*.

Cuando se comparan las subespecies de las islas de las Antillas Mayores (GAN) con las de las Antillas Menores (LAN y algunas de las islas pertenecientes a NSA) hay diferencias claras. Por alguna razón solamente hay dos especies de amplia distribución continental con subespecies que viven solamente en aquellas islas que no están lejos del continente, como la subespecie endémica *Caprimulgus cayennensis insularis* de las Antillas Holandesas, Aruba e Isla Margarita y la más lejana *C. c. manatí* de Martinica. La otra especie es *Caprimulgus rufus*, con su subespecie *C. r. otiosus*, que habita en la isla de Santa Lucía y en algunas partes costeras del continente.

Tierras Altas Sudamericanas

Los Andes

Las tierras altas Sudamericanas, NAN y CAN, corresponden a la Zona de transición Sudamericana (Morrone, 2001a ; 2004). La historia geológica de los Andes ha sido en realidad una de las facetas más largas en la historia de Sudamérica, esto se debe a la estructura que la conforma: el cinturón plegado Andino y las fuerzas que lo han moldeado, que se remontan por lo menos al Jurásico Temprano, hace aproximadamente 180 m.a. (López Ramos, 2003). Sin

embargo, en cuanto al desarrollo de su altura, lo verdaderamente significativo es que esto ha ocurrido en términos considerablemente recientes, en el Neógeno, cuando comenzaron a crecer de forma acelerada, hasta 10 cms al año (Garmezy *et al.*, 1997). Durante esta época y de manera diferencial a lo largo de la cordillera, los Andes poco a poco se convirtieron en una barrera geográfica mayor, así como en un área de endemismo para las especies de chotacabras.

Los Andes del norte y centro, tienen en conjunto diez especies, cuatro de ellas endémicas. Comparten además de sus sinendemismos a *Steatornis caripensis* y a *Caprimulgus longirostris*. Los Andes tienen cuatro sinendemismos. El primero de ellos es *Nyctibius maculosus* del cual hay que resaltar que es la única especie verdaderamente montana de toda la familia Nyctiibidae, lo que podría implicar que se diversificó a partir de especies de tierras bajas (Mariaux y Braun 1995). Se ha propuesto que *N. leucopterus*, de la Amazonia norte, es su especie hermana, y el soporte de la rama que los une en el cladograma, es más alto que cualquier otra asociación entre los *Nyctibius*. Por su parte *N. maculosus* parece encontrarse en poblaciones aisladas por valles de menor altitud, a lo largo de esta área de endemismo, por lo que podría ser importante hacer análisis filogenéticos más amplios, que nos indiquen si es que realmente están aisladas y qué tanta variación tienen entre ellas, para comprobar si e tienen historias en común.

En el caso de *Lurocalis rufiventris*, parece ocurrir algo similar, esto es debido a su distribución aparentemente conformada por poblaciones aisladas a lo largo de la cadena montañosa. De igual forma, el género *Lurocalis* también está asociado a tierras bajas (*L. semitorquatus*).

Dos especies del género *Macropsalis*, son los otros sinendemismos para los Andes. *M. segmentata*, se distribuye irregularmente a lo largo de los Andes con poblaciones aisladas, tiene dos subespecies una al norte en NAN (*M. s. segmentata*) y otra al sur en CAN (*M. s. kalinowski*) (Holyoak y Woodcock, 2001). Lo mismo ocurre con *M. lyra*, sólo que se proponen tres subespecies para ella (*M. l. lyra*, *M. l. peruana*, *M. l. argentina*) del norte, centro y centro-sur de los Andes

respectivamente. Hay que resaltar que en este género además de las dos especies restringidas a las regiones montañosas de los Andes, existe una tercera que está asociada mayormente con las Pampas, tierras bajas de clima templado y lejanas a la cordillera, esta es *Macropsalis forcipata*. Durante algún tiempo se consideraron en distintos géneros (*Uropsalis* para las montañas) aunque parece ser que las diferencias morfológicas son mínimas como para situarlas en más de un género (Holyoak y Woodcock, 2001).

NAN además tiene como otras especies a *Lurocalis semitorquatus*, *Nyctidromus albicollis*, *Caprimulgus rufus* y *Caprimulgus cayennensis*, todas de amplia distribución y generalistas en cuanto a la altitud en la que se encuentran. CAN, no tiene ninguna especie distinta a las de NAN ya sean estas endémicas o no. La diversidad y el número de las especies parece que disminuye claramente conforme se avanza progresivamente hacia el sur de los Andes; NAN cuenta con diez especies, CAN con seis y SAN con una sola. Esto probablemente está relacionado con la latitud y como es que esta afecta a la diversidad.

Los Tepuis

Los arcaicos Tepuis venezolanos, (con areniscas formadas aproximadamente hace 3,000 millones de años (Snelling, 1963), representan la tercera área montana del sur, con endemismos propios. Se encuentra relacionada con el complejo Andes norte-centro, no están geográficamente conectadas porque están inmersas dentro de la Amazonia norte y por ende rodeadas de tierras bajas. También conocidos como “cerros testigo” con su especie insigne *Caprimulgus whitelyi*, los Tepuis serán considerados como un área con una autapomorfía y se discutirán posteriormente.

Tierras bajas del Neotrópico

La mayor parte del Neotrópico, se compone de tierras bajas, es el área de endemismo más grande para las tres familias de Caprimulgiformes.

Es necesario mencionar que es la única área que atraviesa las dos barreras geológicas más evidentes de la historia del Neotrópico: los Andes por un lado y la evidente separación entre el norte y el sur que ha funcionado como una especie de corredor biológico entre ambas partes; la zona que hospeda a todas las especies que traspasan en menor o mayor medida esta frontera biogeográfica. Además, es la única área que presenta endemismos anidados y con ellos es posible obtener la mayor cantidad de información en cuanto a las relaciones existentes entre las áreas para las tres familias del orden Caprimulgiformes. También es aquí donde se encuentran las evidencias necesarias para catalogar a una de sus áreas anidadas, como una biota compleja, es decir, un nodo panbiogeográfico.

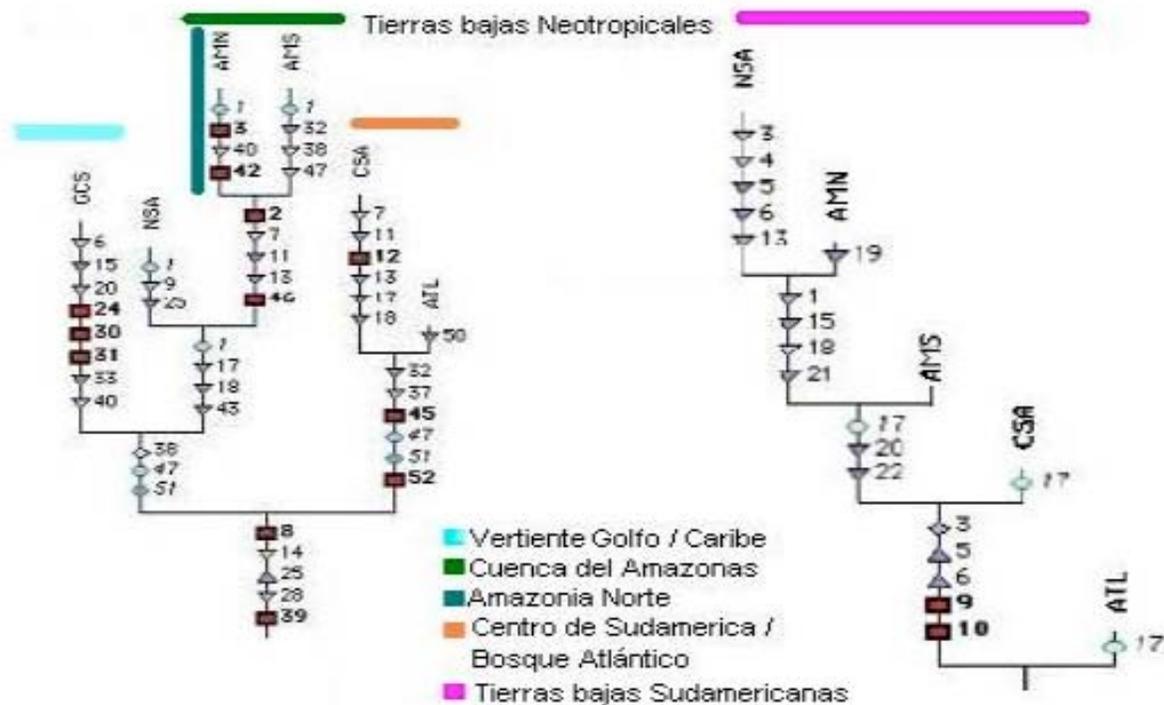


Figura 10: Los cinco componentes bióticos anidados, dentro del componente “Tierras bajas Neotropicales”.

Las regiones biogeográficas que la componen son: vertiente del Golfo-Caribe (GCS), Norte de Sudamérica (NSA), Amazonia norte y sur (AMN, AMS), Centro de Sudamérica (CSA) y bosque Atlántico (ATL). El gran clado formado por estas 6 regiones zoogeográficas, tiene la mayor diversidad de Caprimulgiformes del Neotrópico, cosa que no es rara dada la extensión de territorio que abarca y porque la mayoría de las 52 especies se distribuyen en tierras bajas o son generalistas hábitats. Aquí se encuentran 36 especies, dos de ellas comunes a todas las regiones: *Nyctibius grandis* y *Caprimulgus maculicaudus*. El clado de tierras bajas está compuesto de regiones tanto áridas como húmedas y parecería que se encuentran casi intercaladas a manera de mosaico.

GCS es húmedo y semi-húmedo, entre otros factores debido a la presencia de las montañas del occidente, a los tributarios de muchos ríos y a la lluvia. GCS es en sí un área de endemismo aparte, también es donde se encuentran más endemismos de todo el clado de tierras bajas con tres especies endémicas. Dos de las especies presentes, *Nyctiphrynus yucatanicus* y *Caprimulgus badius* se encuentran únicamente en la península de Yucatán lo que la define como área de endemismo *per se*. La tercera especie es *Caprimulgus salvini*, que históricamente es relacionada con *C. badius* por plumaje y cantos (Holyoak y Woodcock, 2001), tiene una distribución más norteña, desde Veracruz hasta el norte de México (Cleere, 1997; del Hoyo, *et al.*, 1999;). GCS es además la única región norteamericana que se relaciona con regiones Sudamericanas por la presencia de *Nyctibius griseus*, *N. grandis* y *Caprimulgus maculicaudus*. En esta región se encuentran 16 especies en total.

La frontera formada entre GCS y NSA es compleja debido a que cada una de estas áreas es "atravesada", por un área montana. En GCS se encuentran las tierras altas del Chiriquí y el Darién (la segunda justo en la línea divisoria entre las dos regiones zoogeográficas) además de los Andes del norte. En NSA se encuentran tres cordilleras bifurcadas y serranías costeras derivadas, que le proporcionan un fuerte carácter húmedo a los valles situados en las cadenas montañosas del oeste; al norte en la costa hay áreas más áridas y en el extremo

oeste está la región más húmeda, en ella colinda parcialmente con el Chocó. Asimismo también está presente la súbita transición árida de los llanos venezolanos transandinos, conforme se va más hacia al sur, a la Cuenca del Amazonas se vuelve húmedo de nuevo. Aquí se distribuyen doce especies.

Las especies no migratorias que van del norte al sur del Neotrópico a través de las tierras bajas son *Nyctibius griseus*, *N. grandis*, *Caprimulgus maculicaudus*, *Nyctibius jamaicensis*, *Lurocalis semitorquatus*, *Nyctidromus albicollis*, *Nyctiphrynus ocellatus*, *Caprimulgus rufus*, y *C. cayennensis*. Sólo las primeras tres especies son sinendemismos del área de endemismo de las tierras bajas del Neotrópico.

AMN-AMS en la Cuenca del Amazonas con sus numerosos y enormes ríos es completamente húmeda. La presencia de tantos afluentes tan caudalosos proporciona de un ambiente perfecto para aislar muchas extensiones de tierra. Sin embargo, la gran frontera biogeográfica es en realidad el propio río Amazonas. Nada más aquí hay 23 especies. Dos de ellas son exclusivas de la cuenca: *Nyctibius bracteatus* y *Hydropsalis climacocerca*; mientras que dos son únicas de AMN: *Nyctibius leucopterus* al oeste hacia los Andes y *Caprimulgus maculosus* al oeste hacia la costa en el escudo de Guyana. Cada una de las dos amazonias cuenta con 20 especies que se distribuyen en ellas y comparten 17.

CSA y ATL son regiones húmedas y áridas muy variadas, conformadas por tipos de vegetación complejos como la Caatinga, Cerrado, Chaco, Monte y otros. Aquí hay 22 especies, de las cuales 21 están en CSA y esto la convierte en la región más diversa de todas, aunque no del todo debido al tamaño relativo del área. Una de esas especies es endémica de CSA, y es *Nyctiprogne vielliardi*, descubierta hace apenas 12 años (Whitney, *et al.*, 2003). En ATL hay 16 especies, ninguna endémica.

Las tierras bajas del Neotrópico corresponden a la región neotropical propuesta por Morrone (2004), con excepción de las Antillas que en este trabajo aparecen como un componente biótico aparte.

Panbiogeografía

Se obtuvieron cuatro trazos generalizados principales. Cada uno es un componente biótico para este orden de Aves. Estos componentes bióticos son: Montano del norte, Antillano, Montano del sur y Tierras bajas. Entre ellos no existe ninguna homología biogeográfica que los relacione, cada uno está perfectamente caracterizado y aislado de los demás.

El componente biótico Antillano corresponde al encontrado por Morrone en 1994 y que nombró dominio Antillano; se diferencia en que la península de Yucatán en este estudio se agrupa dentro de la Vertiente Golfo-Caribe. De igual forma, el componente Montano del norte corresponde a la zona de transición Mexicana (Halffter, 1964) y el componente Montano del sur se relaciona con buena parte de la Zona de transición Sudamericana (excepto la parte más austral). También, el componente biótico tierras bajas corresponde de manera general con la región neotropical del trabajo previamente mencionado (Morrone, 2004).

Dentro del componente “Tierras bajas neotropicales”, se puede apreciar la anidación de componentes bióticos sucesivos, unidos por dos homologías biogeográficas conformadas por los dos trazos individuales de *Nyctibius grandis* y de *Caprimulgus maculicaudus*. Este componente de tierras bajas está formado a su vez, por otros tres componentes bióticos que corresponden con los trazos generalizados de la Vertiente Golfo-Caribe, Cuenca del Amazonas (con la Amazonia norte formando un componente biótico aparte de la cuenca misma) y el complejo formado por las tierras bajas secas del Chaco-Cerrado-Caatingas (CSA) y del bosque Atlántico.

Al aplicar un procedimiento del análisis de parsimonia de endemismos denominado PAE-PCE se encontró un cuarto componente biótico dentro de tierras bajas, que había pasado inadvertido. Este componente representa a las tierras bajas húmedas y secas de Sudamérica, que equivale a la unión de las áreas: Cuenca del Amazonas (AMN-AMS), región norte de Sudamérica (NSA) y centro de sudamérica (CSA), en un mismo trazo generalizado.

Resulta que uno de los extremos de este componente biótico se superpone con uno de los extremos del componente de “tierras bajas neotropicales”. Esa área que corresponde a la intersección de esos componentes es CSA. De manera que CSA se comporta como un Nodo Panbiogeográfico, que describe un área compleja o compuesta por los remanentes de más de una biota ancestral (Morrone, 2004).

Durante el Terciario se desarrolló un "corredor de sabana" entre el norte y sureste de Sudamérica, que separó al bosque continuo en dos y esto probablemente dio lugar a un evento vicariante que posiblemente ocurrió durante el Oligoceno y el Mioceno. (Marshall, 1988). Es probable que esto, además de otros factores, se haya debido a la aridez ocasionada por el incremento en la elevación de los Andes y a la expansión de la biota chaqueña principalmente árida (Morrone, 2004).

Existen otros componentes bióticos o trazos generalizados que podríamos considerar un tanto "difusos". Estos trazos difusos, son los que presentan solamente un trazo individual en la región zoogeográfica en cuestión y generalmente, el área de la región misma es considerablemente pequeña. No se consideran como verdaderos trazos generalizados porque se requiere de más de un solo trazo individual para obtener uno generalizado, de la misma forma que se necesitan dos o más sinendemismos para definir un área de endemismo.

Sin embargo hay que mencionar que algunos de estos trazos generalizados difusos de regiones zoogeográficas pequeñas, poseen subespecies que podrían alcanzar el nivel de especie. Esto convertiría a la región en un verdadero trazo generalizado o componente biótico. Dos de estas pequeñas regiones con trazos difusos son montañas; una es norteña y corresponde a las tierras altas de Chiriquí y Darién; y la otra, son los Tepuis que están relacionados con los Andes. Las otras dos regiones son de tierras bajas y a pesar de estar del lado occidental de los Andes, están fuertemente relacionadas por el trazo individual u homología biogeográfica de *Nyctibius griseus*, con las tierras bajas del norte y el oriente de la cordillera. Estas son el Chocó y la Vertiente Ecuatorial Pacífica, cada una muestra también su trazo individual endémico.

La otra región con un trazo difuso, es CSA, con *Nyctiprogne vielliardi* como ya fue explicado anteriormente.

Otras relaciones entre las áreas

Son relaciones que no están sustentadas por dos o más sinendemismos, sino por homoplasias y relaciones genealógicas entre las especies que las conforman, como son los siguientes casos:

MAH

El componente biótico de las tierras altas del Norte del Neotrópico (MAH), definido como Zona de Transición Mexicana (Halffter, 1964; Morrone, 2004) queda aislado de todo lo demás, salvo por la presencia de la homoplasia *Caprimulgus ridgwayi* que la relaciona con la costa del Pacífico y también con una población pequeña (de esa especie) cerca del golfo de México, probablemente conectada por el istmo de Tehuantepec. Como fue dicho antes, existe cierta posible relación de los caracteres (taxones) que definen a MAH, GAN y CDH

(NAN-CAN)-TEP

La relación existente entre las áreas montanas sureñas es singular, dado que en el cladograma de áreas de consenso, los Andes fueron agrupados con los Tepuis, por la presencia de la homoplasias *Caprimulgus longirostris* (únicamente montana) y *Steatornis caripensis* (un poco más generalista de hábitats).

Esto sugiere un cierto grado de relación histórica entre las áreas en cuestión, de manera más notoria a mayores altitudes, a pesar de la importante influencia geográfica persistente en los Tepuis de permanecer rodeados (y aislados entre sí) de una biota amazónica de tierras bajas. Evidencia de esto se manifiesta en especies amazónicas que se distribuyen en los Tepuis por debajo de los 1000 metros de altitud, como *Caprimulgus cayennensis* y *C. nigrescens*.

NSA

El área conocida como Norte de Sudamérica (NSA) está parcialmente dividida por los Andes del norte (NAN). Se encuentra dentro del grupo de Tierras bajas orientales (más Golfo-Caribe) considerablemente separado de la parte de tierras bajas al occidente de los Andes, con la que está en contacto por el extremo norte del Chocó. Es separada por la presencia de dos sinendemismos que no “cruzan” al extremo occidental de Sudamérica: *Nyctibius grandis* y

Caprimulgus maculicaudus, también los dos sinendemismos encontrados por el PAE-PCE: *Podager nacunda* y *Nyctiprogne leucopyga*. También se separa del occidente de los Andes por las homoplasias *Caprimulgus cayennensis* y *C. rufus*.

GCS

A pesar de existir una evidente barrera geológica e histórica entre el norte y el sur del Neotrópico, la vertiente del Golfo y el Caribe se relacionan más con las tierras bajas al oriente de los Andes que con el norte de México, la costa pacífica o sus tierras altas. Esto es por la extraña presencia del sinendémico *Caprimulgus maculicaudus* durante por lo menos de Marzo a Julio en algunos lugares del norte del Istmo de Tehuantepec. La otra presencia es el sinendemismo *Nyctibius grandis* a lo largo de Centroamérica hasta la depresión de Nicaragua y otra supuesta subespecie *N. g. guatemalensis*, que está restringida a Chiapas, Guatemala y posiblemente en Honduras (Howell y Webb, 1995)

Es importante mencionar que dentro de GCS, la península de Yucatán presenta un gran número de endemismos en relación al área que ocupan (dos exclusivos de la península)

Autapomorfías

Los Tepuis (TEP) cuentan únicamente con cinco especies distribuidas a lo largo de distintas altitudes. Sin embargo, en cuanto a endemismos sólo cuenta con una especie autapomórfica *Caprimulgus whitelyi* y cuatro más que no lo son. Los Tepuis tienen una mezcla de especies no autóctonas, *C. longirostris* y *C. cayennensis* son generalistas hábitats y se encuentran tanto en los Andes como en tierras bajas, *C. nigrescens* con tendencia a las tierras bajas amazónicas, y *S. caripensis*, que es montana. Se ha propuesto que *C. whitelyi* y *C. nigrescens* están emparentadas y forman una superespecie, ambas se distribuyen en los Tepuis, aunque *nigrescens* lo hace a menor altura (Cleere, 1997; del Hoyo, et al., 1999). No comparte ninguna de las especies endémicas de los Andes o la Amazonia. *C. longirostris roraimae* es una subespecie endémica de los Tepuis.

También existen otras dos áreas de tierras bajas con autapomorfías: el húmedo Chocó (CHO) y la vertiente árida Ecuatorial-Pacífica (EPC). Se encuentran en la costa noroeste del continente sur, en la vertiente occidental de los Andes (a diferencia del resto de las tierras bajas con excepción de GCS) y ambas se relacionan entre sí por el sinendemismo *Nyctibius griseus*, que además las une con la gran área de endemismo transandina de las tierras bajas. La única otra especie que comparten es al generalista *Nyctidromus albicollis*. Sus respectivos endémicos son *Nyctiphrynus rosenbergi* y *Caprimulgus anthonyi*. De la última se ha dicho junto con el chotacabras amazónico *C. parvulus* que forman parte de una superespecie, algo que valdría la pena revisar filogenéticamente dado que los Andes dividen a ambas especies.

Relaciones entre las especies

Homoplasias y subespecies con distribuciones irregulares.

Craw (1988) sugirió que los caracteres o especies que en algunas de las áreas del cladograma son considerados como reversiones, podrían ser interpretadas biogeográficamente como extinciones; y que los paralelismos pueden representar dispersiones. De esta forma es posible “mapear” o “rastrear” algunos caracteres de interés en el cladograma de áreas que resulta del análisis de parsimonia de endemismos.

Los caracteres o especies con distribuciones anómalas o con grandes huecos o saltos representan a las homoplasias en el cladograma de áreas, estos pueden ser “mapeados” en el cladograma mismo para hacer conjeturas sobre su posible historia biogeográfica.

Nyctibius aethereus: se distribuye principalmente en la cuenca del Amazonas y en el centro de Sudamérica (AMN-AMS, CSA), con los Andes como barrera al occidente. Sin embargo, existe una subespecie transandina en el Chocó, sin una aparente conexión cercana con su homóloga de las tierras bajas orientales. Esto,

podría tratarse de un paralelismo (Craw 1988), y por lo tanto producto de una dispersión, si se considera que los Andes han sido una barrera importante durante los últimos millones de años de la historia del continente (Garnezy *et al.*, 1997). También, posiblemente *N. aethereus* haya existido previamente en lo que es NSA, desde donde habría tenido acceso al Chocó, y posteriormente extinguiéndose en esta área ocasionando la disyunción que probablemente resulte en la especiación en algún grado, de hecho actualmente *N. a. chocoensis* se reconoce como subespecie.

Nyctibius jamaicensis: es considerada como especie desde hace relativamente poco tiempo y en la actualidad se reconocen cinco subespecies (Holyoak y Woodcock, 2001.) Tres regiones zoogeográficas que conforman la distribución de *N. jamaicensis* PAS, GCS y GAN, al igual que las demás especies *Nyctibius*, *N. jamaicensis* es característica de tierras bajas (exceptuando la única especie montana *N. maculosus*). Los tres paralelismos (incluso la distribución más oriental de la especie en la isla de La Española) son al parecer eventos de dispersión entre tierras bajas que se encontraban a distancias de cientos de kilómetros por mar incluyendo Jamaica y extrañamente omitiendo a Cuba. Como no existe registro fósil no es posible asegurar que habitaban esa isla y eventualmente se extinguieron. Es notorio que no hay registros de *Nyctibius* en las islas de las Antillas Menores (LAN) y que los representantes de este género no son especies migratorias (Holyoak y Woodcock, 2001) Es posible que hasta cierto grado, las variaciones del mar durante la Glaciación del Cuaternario hayan promovido ese tipo de dispersión.

Nyctibius grandis: La subespecie norteña *N. g. guatemalensis* se encuentra considerablemente separada de *N. g. grandis* de distribución más sureña; por lo que existe una zona vacía ocasionada probablemente por una reversión en algunas partes de NSA.

Nyctiphrynus ocellatus: con una subespecie de distribución considerablemente más norteña que la otra subespecie. *N. o. lautus* de Centroamérica hasta Honduras hace pensar que puede ser tanto un paralelismo con la Amazonia y más al sur, como una dispersión o una probable extinción en el norte de Sudamérica, al norte del río Amazonas.

Caprimulgus cayennensis: puede encontrarse en áreas montanas, costas, islas, llanos, selvas, etc. y con frecuencia intercalados entre ellos. Aunque el área de distribución de *C. cayennensis* no es muy grande, se encuentra en medio de seis regiones zoogeográficas. El número de subespecies que se encuentran aquí, es de cinco. Según lo obtenido en el cladograma de áreas parece que hubo una reversión de este carácter en AMS y esto podría ser un indicador de que ésta especie originalmente se encontraba también al sur del río Amazonas, pero eventualmente se extinguió. Sin embargo también es posible suponer que nunca haya llegado hasta esa latitud. Es importante destacar la presencia montana e isleña de esta especie, que muestra paralelismos y probablemente dispersiones, no solo en NAN y en TEP, sino también en LAN. Esta es una especie cosmopolita de hábitats que se encuentran desde cero a 2000 e incluso 3000 m.s.n.m., aunque no está ampliamente distribuida en el continente. La subespecie *C. c. apertus*, es la única que parece distribuirse principalmente en zonas montanas y está presente en las tres ramificaciones de NAN.

Caprimulgus parvulus: la explicación más sencilla a la pregunta sobre la ausencia de esta especie en el norte de la Amazonia (AMN), sería una reversión del estado de carácter para esa área o dicho de otra forma, una extinción en ese lugar. También parece extraña su ausencia en GCS, pero es común que muchas distribuciones de diferentes especies terminen en el Istmo de Panamá y además es difícil que logren atravesar los Andes. Dada esta clara disyunción, podría decirse que la principal barrera es el río Amazonas, aunque posiblemente también lo sean las tierras altas de Guyana. Esto probablemente sea un evento de

vicarianza incipiente entre *C. p. heterurus* y *C. p. parvulus*. La SACC (Comité de Clasificación de Aves de Sudamérica), que parte de la AOU (American Ornithologists Union) sugiere que el taxon *heterurus* es una especie distinta, al observar que *Hydropsalis torquata* tiene la misma distribución que tendría *C. p. parvulus*, por lo cual NSA podría quedar como posible área de endemismo. El análisis de parsimonia de endemismos con los mismos taxones usados anteriormente, pero considerando a *C. p. heterurus* y *C. p. parvulus* como especies aparte resultó en un cladograma considerablemente menos informativo, ocultando relaciones encontradas anteriormente para casi todas las áreas utilizadas, por lo que fue utilizada como una sola especie.

Caprimulgus nigrescens: Esta especie es que parece estar restringida a zonas bajas, sin embargo también es posible encontrarla en los Tepuis venezolanos. Debería de buscarse la relación entre *C. nigrescens* y *C. whitelyi*, que supuestamente forman una superespecie (Del Hoyo *et al.*, 1999.) Esto podría implicar probablemente que, en cuanto a estas aves, la biota de los Tepuis es de origen amazónico.

Caprimulgus longirostris: dentro de esta especie se reconocen siete subespecies (Holyoak y Woodcock, 2001). La distribución de esta especie es poco común, por un lado puede decirse que es cosmopolita porque abarca gran parte del oriente y del sur de Sudamérica entre 1000 y 4000 m.s.n.m. Es la especie que habita algunas de las zonas más inhóspitas del continente, como son la Patagonia y la costa árida subtropical Pacífica. Existen dos áreas separadas de las demás que hay que discutir, aparentemente la subespecie, *C. l. longirostris* del bosque Atlántico representa un paralelismo con las demás áreas montañas dado que actualmente no se encuentran conectadas. Esto podría ser evidencia de una probable dispersión de la subespecie. *C. l. roraimae*, autóctona de los Tepuis, es importante de destacar: Parece ser un auténtico paralelismo de una especie primordialmente montana que se presenta en prácticamente todas las zonas

montañosas del continente sudamericano, aunque los Tepuis están claramente separados de los Andes del Norte (Mayr y Phelps, 1967). Esto podría ser un ejemplo de un paralelismo geográfico probablemente causado por dispersión. Análisis filogenético tendientes a esclarecer su estatus taxonómico podrían ocasionar el encontrar otro endemismo para los Tepuis. De todas formas *C. l. roraimae* parece encontrarse aislada de las demás subespecies, lo que sugiere el inicio de un evento de especiación vicariante.

Filogenias de Caprimulgiformes Neotropicales

En la filogenia molecular de Barrowclough *et. al.* (2006) se encuentra cierta semejanza con los resultados biogeográficos de este trabajo. Particularmente en la familia Caprimulgidae. Muestra un clado claramente norteño separado de los taxones Sudamericanos. Este clado está integrado por los géneros: *Nyctiphrynus*, *Otophanes* (tomado como *Nyctiphrynus* en este trabajo), *Phalaenoptilus* y dos *Caprimulgus*: *C. vociferus* y *C. carolinensis*.

También muestra un punto importante en la clasificación de la subfamilia Chordeilinae, no es monofilética: *Lurocalis* y *Nyctiprogne*, géneros de esa subfamilia, se relacionan con *Nyctidromus*, *Uropsalis*, *Hydropsalis* y *Caprimulgus* de la subfamilia Caprimulginae. Han y Braun, en su filogenia no publicada, también encontraron que la subfamilia Chordeilinae no es monofilética (Braun *com pers*, 2006). A su vez el género *Chordeiles* al parecer está asociado con el clado norteño que integra a *Nyctiphrynus*, *Phalaenoptilus* y los dos *Caprimulgus*: *vociferus* y *carolinensis*.

Otra relación singular en esta filogenia es que *Caprimulgus parvulus* y *C. maculicaudus* de tierras bajas, se relacionan con *Caprimulgus longirostris* que es estrictamente montano.

A esta filogenia le faltan muchas especies en su muestreo de taxones y por lo mismo tiene poco fundamento geográfico, como un ejemplo de esto relaciona al género *Chordeiles* mayormente con los chotacabras de Europa y África, que con los Norteamericanos. Esta filogenia tiene que tomarse con reserva.

La filogenia de Larsen *et. al.* (2006) carece de un clado monofilético de especies norteñas para los 4 géneros y 6 especies que utilizó. Encuentra que *Phalaenoptilus nutallii* y *Caprimulgus vociferus* son especies hermanas.

Esta filogenia encuentra un clado monofilético para Sudamérica, también propone que *Eleothreptus anomalus* y *Caprimulgus candicans* son especies hermanas, al igual que *Hydropsalis brasliana* (en este trabajo *Hydropsalis torquata*) y *Uropsalis segmentata*. (*Macropsalis segmentata*).

Al igual que con la filogenia de Barrowclough, este análisis es muy incompleto dado el muestreo de taxones es sumamente pobre.

Conclusión

Actualmente la teoría más frecuentemente aceptada sobre la diversificación de las aves actuales es la propuesta por los paleontólogos, que sitúa su origen en Laurasia durante el Terciario temprano. Se conoce como la hipótesis de la radiación Terciaria de los Neornithines (Feduccia, 1996).

Cracraft (2001) planteó una hipótesis alternativa sobre el posible origen biogeográfico de la diversidad de las aves actuales. En su análisis usó linajes basales de Neornithines, Paleognathae, Galloanserae, así como algunos linajes de Neoaves; dentro de estos últimos, hace énfasis específicamente en los Caprimulgiformes. Los estudios realizados con reloj molecular parecen situar a muchos órdenes de Aves durante el periodo Cretácico con tiempos de divergencia de 100 m.a. o más; mucho antes del evento de extinción masiva del Cretácico-Terciario (conocido como evento K-T) (Porzecanski y Cracraft, 2005). Esta teoría podría justificar la presencia trans-antártica permanente de numerosos órdenes e incluso familias de aves y se sugiere un origen sureño en el supercontinente de Gondwana (Cracraft, 2001).

Hay que resaltar que muchos de los fósiles del Terciario encontrados en lo que era entonces el continente de Laurasia, corresponden a organismos actualmente restringidos a África, Australia y Sudamérica (Gondwana). Un ejemplo de esto ocurre en la familia neotropical Nyctibiidae con la especie *Euronyctibius kurrochkini* encontrada en Francia (Feduccia, 1996).

Es improbable que la diversificación de los Caprimulgiformes haya ocurrido en Gondwana, donde actualmente existe la gran mayoría de las especies de este orden. Como no existen fósiles anteriores al Eoceno y Europeos, se ha cuestionado su cercanía filogenética con las familias actuales y también su verdadera identidad taxonómica (Feduccia, 1996; Cracraft, 2001).

Con los resultados de este trabajo es posible discernir dos probables historias biogeográficas para la familia Caprimulgidae en el Neotrópico. Una de ellas es la de las especies con fuertes tendencias (geográficas y filogenéticas) Neárticas, que probablemente se encontraban en América del Norte antes de que

ocurriera la unión definitiva del puente terrestre entre el norte y el sur hace 3 – 2.5 m.a. en el Plioceno tardío (Marshall 1988). Algunas pistas sobre esta relación pueden observarse en las relaciones filogenéticas encontradas en algunos de los trabajos más recientes (Barrowclough *et al.*; 2006, Larsen *et al.*, 2007; Han y Braun, datos no publicados (Braun *com pers.*, 2006), donde se separan a muchos de los taxones del norte de los del sur, así como la forma en que se proponen relaciones de estos con taxones Eurasiáticos. La separación entre los taxones norteros de los de Sudamérica ha sido visible a lo largo de la historia en la taxonomía del orden, varios nombres específicos han designado históricamente a los géneros de los caprimúlvidos descritos en Norteamérica; *Antrostomus* (salvo *Caprimulgus whitelyi*), *Otophanes* y *Setochalcis* han cambiado (Holyoak y Woodcock, 2001).

La segunda historia está relacionada a las especies sudamericanas que habitaban el continente antes del encuentro con Norteamérica, la taxonomía solía usar los géneros *Stenopsis*, *Antiurus*, *Nyctipolus* y *Setopagis* para estas especies (Holyoak y Woodcock, 2001).

Es importante destacar como Centroamérica y México parecieran tener el papel de una intrincada y compleja zona de transición entre el norte y el sur; es fácil ver como un gran número de especies parecen distribuirse al norte o al sur de Centroamérica, específicamente de el accidente geográfico denominado como la depresión de Nicaragua, como otros trabajos han señalado (Sánchez-González, 2007). Las áreas de distribución de *Steatornis caripensis*, *Nyctibius griseus*, *N. jamaicensis*, *N. grandis*, *Chordeiles minor*, *Caprimulgus rufus* y *C. cayennensis*, empiezan o terminan en algún punto a lo largo del corredor centroamericano y del extremo sur de México (Howell y Webb, 1995; Holyoak y Woodcock, 2001) Son pocas las especies de Caprimulgidiformes que atraviesan completamente esa frontera natural y siempre son generalistas de hábitat o migratorias. Entonces, no es extraño pensar que a lo largo de la historia biogeográfica la antigua frontera de mar entre el norte y el sur de América ha sido contundente para muchos aspectos en la evolución espacial de las especies del orden.

Fósiles identificados como pertenecientes a especies de chotacabras han sido encontrados en las Antillas, pero todos son considerablemente recientes, del

Holoceno; lo mismo ocurre con los fósiles encontrados en Sudamérica. Debido a los enormes huecos existentes en el registro fósil americano de estas aves ha sido necesario utilizar otras herramientas como los análisis moleculares para tratar de interpretar su historia biogeográfica (Feduccia, 1996). Es también importante utilizar modelos históricos, tanto geológicos como biológicos, que confirmen o cuestionen hipótesis biogeográficas para organismos particulares. Aunque se carezca de fósiles de este grupo de aves, es difícil pensar que tanto América del Norte como Sudamérica pudieran haber estado desprovistas de caprimúlgidos de alguna de las familias, antes de la unión entre ambas.

Uno de los ejemplos de especies que parecen tener cierta relación con las especies norteñas a pesar de ser enteramente sudamericano, es *Caprimulgus rufus* que tienen una amplia distribución sureña y está emparentado morfológicamente y por vocalizaciones con *C. carolinensis*, que junto con otras especies norteñas forman un clado natural aparente (Braun *com pers*, 2006). El ejemplo contrario es el de *Nyctibius jamaicensis*, única especie norteña de su familia endémica sudamericana, que se encuentra distribuída en ambas vertientes (Pacífica y del Golfo) de México y Centroamérica así como algunas de las islas de las Antillas.

Una teoría reciente (Nores, 2004) propone un escenario vicariante similar al de los refugios Pleistocénicos (Haffer, 1985), para intentar explicar parte de la diversidad en algunas regiones del Neotrópico. Propone que las transgresiones ocurridas a lo largo del Terciario y del Cuaternario ocasionaron la repetidas inundaciones de algunas regiones importantes de tierras bajas de Centroamérica y Sudamérica, debido a los incrementos en el nivel del mar como consecuencia del fin de las numerosas glaciaciones. Estas regiones posiblemente quedaron separadas aislando a poblaciones entre el norte y el sur; y también a aquellas poblaciones existentes a ambos lados de la cordillera de los Andes que se conectan por las tierras bajas del norte de Sudamérica con Norteamérica a la altura del istmo de Panamá (Nores, 2004). Esto mismo pudo ocurrir en parte de la cuenca del río Amazonas, dejando diversas islas-hábitat por ciertos periodos de tiempo, creadas por algunas de las trasgresión del mar más fuertes durante el Terciario y el Cuaternario (Nores, 1999). Nada más en la Amazonia hay cuatro

especies endémicas, dos de Nictibiidae y dos de Caprimugidae, y otras 23 especies reproductivas presentes (Cleere 1999, Holyoak y Woodcock, 2001). Estos repetidos aislamientos y reencuentros cíclicos pudieron promover la diversificación de algunas de las especies dentro y entre en ambas masas continentales.

Se sabe también que cambios considerables en la cantidad de lluvia y la temperatura han afectado a Sudamérica a lo largo de los últimos millones de años, algunas causas de esto han sido las glaciaciones y sus ciclos interglaciares. Dado que estos son bien conocidos, se han hecho estimados de la temperatura y humedad en los últimos 50,000 años. Se cree que periodos más húmedos y fríos ocurrieron hace más de 50,000 años, y también hace o menos 30,000 - 25,000 años. Un clima frío y árido predominó entre hace 21,000 - 14,000. Sin embargo al parecer hace 13, 000 años el clima comenzó paulatinamente a calentarse, y podemos decir que los últimos 10, 000 años han sido bastante estables y semejantes a la actualidad (van der Hammen, 1991).

Gracias a registros palinológicos así como estratigráficos, se han podido ver la sucesión ecológica de diversos sitios en Sudamérica durante los últimas decenas de miles de años, y algo que se puede ver en diversas zonas es que durante el Pleistoceno tardío ocurrieron repetidas fases secas en el continente, por lo que en muchos lugares la sabana reemplazó al bosque, dividiendo en varias partes lo que entonces era un bosque casi continuo. El bosque atlántico y los bosques australes quedaron aislados por las áreas secas (van der Hammen, 1991).

Este evento vicariante no solamente fragmentó biotas de bosque sino también de sabana, dado que al finalizar los episodios de aridez a consecuencia de la finalización de una glaciación, el corredor de sabana que se extendía al parecer ininterrumpidamente desde el sur de Brasil hasta el norte de Venezuela, por el lado oriental de los Andes, dejando diversos mosaicos de vegetación árida aislados entre si. El corredor supuestamente se extendía por buena parte de México, pasando por la península de Yucatán y continuó por el norte a lo largo de la vertiente del golfo hasta la Florida (Marshall 1988).

Deben de hacerse análisis filogenéticos más precisos y con un mejor muestreo taxonómico para ver las relaciones entre las especies actuales y de esta manera usar esta información para compararla con diversas hipótesis biogeográficas posibles. Por ejemplo, conocer el grado de parentesco entre las especies endémicas de las tierras bajas de la península de Yucatán con las de tierras bajas Sudamericanas, así como también con aquellas del supuesto grupo Norteño. Falta saber qué especies sudamericanas están más emparentadas con cuales de las norteñas y viceversa, para poder hacer hipótesis más correctas sobre el posible origen biogeográfico de cada grupo, así como saber si existen clados monofiléticos que se correspondan con historias biogeográficas congruentes. Quizás una de los aspectos más importantes por conocer, es saber si realmente los taxones de la familia Caprimulgidae del Neotrópico constituyen un grupo monofilético o si es que tiene distintas relaciones, y con esto determinar la relación de las especies europeas con las especies de América del Norte y de las africanas con las sudamericanas.

Bibliografía

- Abrahamovich, A. H. Diaz, N. B. y Morrone J. J. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20 (1): 99-117.
- Álvarez Del Toro, M. 1980. Las Aves de Chiapas. Segunda Edición. Universidad Autónoma de Chiapas. Tuxtla Gutierrez, Chiapas, México
- Álvarez, E. y Morrone, J. J. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas Panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*. 29(3): 112-120.
- Barrowclough, G. F. Groth, J. G. y Mertz, L. A. 2006. The RAG-1 exon in the avian order Caprimulgiformes: Phylogeny, heterozygosity, and base composition. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 238-248.
- Bates, J. M. K. Hackett, S. J. y Cracraft, J. 1998. Area-Relationships in the Neotropical Lowlands: A Hypothesis Based on Raw Distributions of Passerine Birds. *Journal of Biogeography* 25 (4): 783-793.
- Cleere, N. y Nurney, D. 1998. Nightjars. A guide to the nightjars and nighthawks and their relatives. Yale University Press. New Haven and London.
- Candela, A. M. y Morrone J. J. 2003. Homology. Biogeography and areas of endemism. *Ameghiniana (Revista Asociación Paleontológica Argentina)* 40 (3): 1-19.
- Campbell, K. E. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, North-western Peru. Life Sciences Contribution, Royal Ontario Museum 118: pp. 203
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4:211-227.
- Cracraft J. 2001. Avian Evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. *The Royal Society of London, B* 268: 459-469.
- Craw, R. 1988. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. En Myers, A. y Giller, P. (Eds.) *Analytical Biogeography*> An integrated

approach to the study of animal and plant distributions, Chapman and Hall, London.. Reino Unido, pp 405- 435.

- Craw, R. C. Grehan, J. R. y Heads, M. J. 1999. Panbiogeography. Tracking the History of Life. *En Oxford Biogeography Series # 11*. Oxford University Press. Oxford REINO UNIDO
- Collar, N. J. Crosby, M. J. y Stattersfield, A. J. 1994. Birds to Watch 2: The world list of Threatened Birds. Cambridge: Bird Life International.
- Contreras-Medina, R. y Eliosa-León, H. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. *En Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone (eds). 2001. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones pp. UNAM, México.*
- Contreras-Medina, R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. *Interciencia 31:176-182*. Caracas. Venezuela.
- Cuevas, P. 2006. Estudio Panbiogeográfico de la familia Dryophthoridae en México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 100pp.
- Del Hoyo, J. Elliot, A. y Sargatal, J. (Eds.) 1999. Handbook of the Birds of the World. Vol.5 Barn Owls to Hummingbirds. Barcelona. Lynx Edicions.
- Duncan, R. A. y Hargraves, R. B. 1984. Plate tectonic evolution of the Caribbean region in the mantle, reference frame. *En Bonini, W. E. Hargraves, R. B. and Shagan, R. (eds). The Caribbean-South American Plate Boundary and regional Tectonics: Geological Society of America Memoir 162, pp 81-93.*
- Dumbacher, J. P. Pratt, TK. y Fleisher, R. C. 2003. Phylogeny of the owl-nightjars (Aves: Aegothelidae) based on mitochondrial DNA sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution 29:540-549.*
- Espinosa, D. y Llorente, J. 1993. Fundamentos de biogeografías filogenéticas. UNAM-CONABIO, México D.F.
- ESRI, 1999. Arc View 3.2 GIS. Environmental Systems Research Institute, Inc. Nueva York.
- Feduccia, A. 1996. The origin and evolution of birds. New Haven and London: Yale University Press.

- Fidler, A. E. Kuhn, S. y Gwinner, E. 2004. Convergent evolution of strigiform and caprimulgiform dark-activity is supported by phylogenetic analysis using the arylalkylamine N-acetyltransferase (Aanat) gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 908-921.
- Flenley, J. R. 1979. *The Equatorial Rain Forest: A Geological History*. London and Boston: Butterworths.
- Fry, C. H. 1988. Speciation patterns in eight orders of Afrotropical land birds. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 19: 2528-2536.
- Fontaine T. M. R. Benton M. J. Dyke, G. J. y Nudds, R. L 2005. The quality of the fossil record of Mesozoic Birds. *Proceedings of the Royal Society, B* 272: 289-294.
- García-Barros, E. Guerra, P. Lucíañez, M. Cano, J. Munguira, M. Moreno, J. Sainz, H. Sanz M. y Simón, J. C. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29:109-124.
- Garnezy, L. Mohler, H. Keith J. Doust J. 1997. The subandean foothills basin, a regional study. Mem. VI Simp. Bolív. Explor. Petrol. Cuenc. Suband., Tomo II, ACGGP, Cartagena, pp. 121-149.
- Goldani, A. Carvalho, G. S. y Bicca-Marques J. C. 2006. Distribution patterns of Neotropical primates (Platyrrhini) based on parsimony analysis of endemism. *Brazilian Journal of Biology* 66(1a): 61-74.
- Grehan, J.R. 2002. Panbiogeografía y la geografía de la vida. En Llorente-Bousquets J. y J.J. Morrone (eds). 2001. *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. UNAM, México.
- Grim, T y Sumbera, R. 2006. A new record of the endangered White-winged Nightjar (*Eleothreptus candicans*) from Beni, Bolivia. *The Wilson Journal of Ornithology* 3: 302-386.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. *Ornithological Monographs* 36: 113-146.
- Halfpeter, G. 1964. La Entomofauna Americana, ideas sobre su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6:1-106.
- Hammen, T. V. D. 1991. Paleocological backgrounds: Neotropics. *Climatic Change* 19 (1-2): 37-47.

- Harrison, C. J. O. y Cameron, A. D. 1978. Bird Families of the World. Harry N. Abrams. INC. Publishers, Nueva York.
- Henney, L.R. 1985. Zoogeographic evidence for Middle and Late Pleistocene land bridges to the Philippine Islands. *Modern Quaternary Research in Southeast Asia* 9: 127-143
- Hilty S. L. Brown W. L. Tudor G. Gwynne J. Trimm, H.W. Kleinbaum M. y otros. 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton University Press. New Jersey, EUA.
- Hilty S. L. Tudor G. y Gwynne J. 2003. Birds of Venezuela. Princeton University Press. New Jersey, EUA.
- Holyoak D.T. y Woodcock, M.W. 2001. Nightjars and their allies. The Caprimulgiformes. *En Bird Families of the World*. Oxford University Press. Reino Unido.
- Howell S.N.G. y Web, S. 1995. A Guide to the Birds of México and Northern Central America. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Huidobro, L. J. J. Morrone, J. J. Villalobos, J. L. y Álvarez, F. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 33: 731-741.
- Hull, D.L. 1988. Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of Science. University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Humphries, C.J. y Parenti, L.R. 1999. Cladistic Biogeography. Second Edition. Interpreting patterns of plant and animal distributions. *En Oxford Biogeography Series # 12*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Huntley, B. y Birks, H. J. B. 1983. An Atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago. Cambridge, Cambridge University Press.
- Iturralde-Vinent, M., R. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region, implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 238:1-95.
- Klicka, J. y Zink, R.M. 1997. The Importance of Recent Ice Ages in Speciation: A Failed Paradigm. *Science* 277: 1666-1669.

- Lencioni-Neto, F. 1994. Une nouvelle espèce de *Chordeiles* (Aves: Caprimulgidae) de Bahia (Brasil). *Alauda* 62: 241-245.
- Lincoln, R. Boxshall, G. y Clark, P. 1998. A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics, Second edition. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Llorente, J. Morrone, J. J. Bueno, A. Pérez-Hernández, R. Vilorio, A.L. y Espinosa, D. 2000. Un ensayo sobre las ideas biogeográficas de León Croizat. *En* Morrone, J. J. y Llorente B., J. (eds). 2003. Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. UNAM, México.
- López-Ramos, E. 2001. Evolución tectónica de América Central, del Sur y Caribe, desde el Jurásico hasta el presente. *En* Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone. Editores. 2001. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 277pp.
- Luna-Vega, I. Alcántara, O. Espinosa-Organista, D. y Morrone, J. J. 1999. Historical Relationships of the Mexican Cloud Forest: A Preliminary Vicariance Model Applying Parsimony Analysis of Endemicity to Vascular Plant Taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- Luna-Vega, I. Alcántara, O. Y Morrone, J. J. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. Morrone J. J. 2001. *Diversity and Distributions* 6: 137-143.
- Luna-Vega, I. Morrone, J. J. Alcántara, O. Y Espinosa-Organista, D. 2001. Biogeographical affinities among the Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228: 229-239.
- Maddison, W. P. y Maddison D. Rl 2000. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution, version 4.03. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EUA.
- Mariaux, J. y Braun, M.J. 1996. A molecular phylogenetic survey of the nightjars and allies (Caprimulgiformes) with special emphasis on the potoos (Nyctibiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 228-244.
- Marshall, L. G. 1988. Land Mammals and the great American Interchange. *American Scientist* 76: 380-388.
- Mayr, E. y Phelps, W. H. 1967. The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 136: 269-328.

- Mayr, G. 2002. Osteological evidence for paraphyly of the avian order Caprimulgiformes (nightjars and allies). *Journal für Ornithologie* 143 : 82-97.
- Mayr, G. 2003a. Phylogeny of early Tertiary swifts and hummingbirds (Aves: Apodiformes). *Auk* 120: 145-151.
- Mayr, G. 2003b. A new Eocene swift-like bird with a peculiar feathering. *Ibis* 145: 382-391.
- Mayr, G. y Clarke, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19: 527-553.
- Milá, B. McCormack, J. E. Castañeda, G. Wayne, R. K. y. Smith, T. B 2007. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proceedings of the Royal Society of London B*.
- Mittermeier, R. A., Robles Gil, P. y Mittermeier C. G. (Eds). 1997. Megadiversity: Earth's Biologically Wealthiest Nations. Monterrey, Mexico: CEMEX.
- Moreau, R.E. 1966. The Bird Faunas of Africa and its Islands. London Academic Press.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of Areas of Endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J. J. y Crisci J. V. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Morrone, J. J. 2001a. A formal definition of the Paramo-Punan biogeographic subregion and its provinces, based mainly on animal taxa. *Diversity Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 3(1): 1-12.
- Morrone, J. J. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- Morrone, J. J. y Escalante T. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Diversity Journal of Biogeography* 29: 1095-1104

- Morrone, J. J. Mazzucconi, S. A. y Bachmann, A. O. 2004. Distributional patterns of Chacoan water bugs: (Heteroptera: Belostomatidae, Corixidae, Micronectidae and Gerridae). *Hydrobiología* 523: 159-173.
- Morrone J. J. 2004. Homología, Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48 (2):149-162.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Toward a synthesis of Mexican biogeography. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 207-252.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic Areas and Transition Zones of Latin America and the Caribbean Islands Based on Panbiogeographic and Cladistic Analyses of the Entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-94.
- Navarro, G. A. Peterson, A. T. Nakazawa, J. y Liebig-Fossas, U. E. I. 2003. Colecciones biológicas, Modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En Morrone, J.J. y Llorente B., J. (eds). Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. UNAM, México
- Newton, I. 2003. The speciation and biogeography of birds. Academic press. Amsterdam.
- Nihei, S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. *Journal of Biogeography* 33 (12): 2099-2106.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26: 475-465.
- Nores M. 2004. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 13 (2): 149-161.
- Olson, S.L. 1985a. A new species of Siphonorhis from Quaternary cave deposits in Cuba (Aves: Caprimulgidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98: 526-532.
- Olson, S.L. 1987. An early Eocene oilbird from the Green River Formation Wyoming (Caprimulgiformes: Stheatornithidae) *Documents du Laboratoire de Geologie de la Faculte des Sciences de Lyon* 99: 57-69.
- Paterson, A. 1972. Nesting of a Chuck-will's-widow on Andros Island, Bahamas. *Auk* 89:676-677.

- Porzecanski, A. L. y Cracraft, J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32: 261-275.
- Remsen, J. V. Jr. Cadena, C. D. Jaramillo, A. Nores, M. Pacheco, J. F. Robbins, M. B. Shulenberg, T. S. Stiles, F. G. Stotz, D. F. y Zimmer K. J. 2007. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists Union.
- Ricklefs, R. E. y Bermingham, E. 2002. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 11: 353-361.
- Ríos-Muñoz, C.A. 2002. Patrones biogeográficos de la avifauna de las selvas secas de Mesoamérica. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. D. F.
- Rodríguez-Yáñez, C.A. 1997. Estudio de los Patrones de Distribución, Riqueza y Endemismo del Orden Caprimulgiformes en México. Tesis de Licenciatura. UNAM Ixtacala. México.D.F.
- Rosen D. E. 1976. A Vicariance model of the Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24: 431-464.
- Rosen, D.E. 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 431-464.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En Myers A. A. Y Giller, P. (Eds.) Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions, Chapman and Hall. Londres, Reino Unido, pp. 437-481.
- Rosen B.R, Smith AB (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En Audley-Charles M. G. y Hallam A (Eds.) Gondwana and Tethys. Geological Society Publication 37:275-306.
- Sánchez-González, L.A. 2007. Patrones biogeográficos de la diversidad de las aves en los bosques húmedos del Neotrópico. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D. F.
- Scarlett, R. J. 1968. An owlet-nightjar from New Zealand. *Notornis* 15: 254-266.

- Selander, R. K. 1965. Avian speciation in the Quaternary. *En* Wright, H.E. Jr. y Frey, D.G. (eds.), *The Quaternary of the United States*, pp. 527-542. Princeton University Press.
- Sibley, D.A. 2001. *The Sibley Guide to Bird life and Behavior*. National Audubon Society. Alfred A. Knopf, Nueva York.
- Sibley, C.G. y Ahlquist, J.E. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven and London. Yale University Press.
- Snelling, N.G. 1963. Age of Roraima Formation. *Nature*. 198, No.4885, p.1079.
- Snow, D.W. (ed.) 1978. *An Atlas of Speciation in African Non-passerine Birds*. London. British Museum (Natural History).
- South American Classification Committee (SACC), American Ornithologists Union (AOU).
- Stehli F.G. y Webb S.D. 1985. *The great american biotic interchange*. Plenum Press. Nueva York. E.U.A.
- Stotz, D.F. Fitzpatrick, T.A. Parker, III y Moskovits, D. K. 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press. Chicago, E.U.A.
- Swofford DL 2001. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachussets.
- Tarbuck, E.J. Lutgens, F.K. (2000): *Ciencias de la tierra: una introducción a la geología física*. Prentice Hall-Pearson. Madrid.
- Trejo-Torres, J. C. y Akerman, J. D. (2001). Biogeography of the Antilles Based on a Parsimony Analysis of Orchid Distributions. *Journal of Biogeography* 28: 775-794.
- Vilanova Y Piera D. D. 1873. *La Creación, Historia Natural*. Tomo III. Aves. Montaner y Simon, Editores. Barcelona, España.
- Vázquez, H. 2004. *Patrones biogeográficos de la avifauna de las Antillas y el Caribe*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 77pp.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17(3):266-280.

- Whitney, B. M. Pacheco, J. F. Fonseca, P. S. M. Webster, R. E. Kirwan, G. M. y Barnett J. M. 2003. Reassignment of *Chordeiles vielliardi* Lencioni-Neto, 1994, to *Nyctiprogne* Bonaparte, 1857, with comment on the latter genus and some presumably related chordeilines (Caprimulgidae). *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 123:103-112.

Apéndices

Apéndice I:

Notas sobre el orden, Clasificación utilizada y Superespecies:

Orden: Caprimulgiformes: Con un total de 119 especies, que se encuentran repartidas dentro de cinco familias que a su vez están contenidas en dos subórdenes.

En el Neotrópico se distribuyen 53 especies. Algunas de las que poseen una distribución más norte ocupan también regiones consideradas Neárticas para este estudio. Dos especies primordialmente Neárticas *Caprimulgus vociferus* y *C. carolinensis*, son migratorias en invierno a través de las Antillas y la costa del golfo de México y Centroamérica hasta Panamá.

Suborden: Steatornithes: Comprendido por una sola especie.

Familia: Steatornithidae

Género: Steatornis con una sola especie *Steatornis caripensis*. El “guácharo” del Neotrópico.

Suborden: Caprimulgi. Comprendido por cuatro familias.

Familia: Podargidae. Los “bocas de rana” de Australasia y Oriente.

Subfamilia: Podarginae. Representada el género *Podargus* y tres especies.

Subfamilia: Batrachostominae. Con el género *Batrachostomus* y nueve especies.

Familia: Aegothelidae. “egótelos”, “búhos-chotacabras” o “búhos-palomilla”, de Australasia, compuesto por el género *Aegotheles* y nueve especies.

Familia: Nyctibiidae. “pájaros estaca”, “ibijaús”, “bienparados”, “urutaús” y “jujús” del Neotrópico, con un solo género y siete especies.

Familia: Caprimulgidae. “chotacabras”, “tapacaminos”, “gallinas ciegas” y otros muchos nombres. Esta familia tiene una distribución muy amplia, se considera cosmopolita. Está dividida en dos subfamilias.

Subfamilia: Chordeilinae. “halcones nocturnos”, compuesta por cinco géneros.

Géneros: *Lurocalis* con dos especies; *Nyctiprogne* con dos especies; *Chordeiles*, con cinco especies; *Eurostopodus* con siete especies y *Veles* con una sola especie: *Veles binotatus*.

Subfamilia: Caprimulginae. “chotacabras típicos”, constituida por diez géneros y 72 especies.

Géneros: *Podager* con una sola especie: *Podager nacunda*; *Nyctidromus* con una especie: *Nyctidromus albicollis*; *Phalaenoptilus* con una especie: *Phalaenoptilus nuttallii*; *Siphonorhis* con dos especies; *Nyctiphrynus* con cuatro especies; *Macrodipteryx* con dos especies; *Hydropsalis* con dos especies; *Macropsalis* con tres especies; *Eleothreptus* con dos especies y por último, *Caprimulgus* con 56 especies que se encuentran a lo largo de los cinco continentes.

Clasificación utilizada

Familia:

Stetornithidae Bonaparte, 1842

Género:

Steatornis Humboldt, 1814

Especie:

1) *Steatornis caripensis* (Humboldt, 1817)

Familia:

Nyctibiidae Chenu y Des Murs, 1851)

Género:

Nyctibius Vieillot, 1816

Especies:

2) *Nyctibius bracteatus* Gould, 1846

3) *Nyctibius leucopterus* (Wied, 1821)

- 4) *Nyctibius maculosus* Rigway, 1912
- 5) *Nyctibius griseus* (Gmelin, 1789)
- 6) *Nyctibius jamaicensis* (Gmelin, 1789)
- 7) *Nyctibius aethereus* (Wied, 1820)
- 8) *Nyctibius grandis* (Gmelin, 1789)

Familia:

Caprimulgidae Vigors, 1825

Subfamilia:

Chordeilinae Cassin, 1851

Género:

Lurocalis (Cassin, 1851)

Especies:

- 9) *Lurocalis semitorquatus* (Gmelin, 1789)
- 10) *Lurocalis rufiventris* Taczanowski, 1884

Género:

Chordeiles Swainson, 1832

Especies:

- 11) *Chordeiles pusillus* Gould, 1861
- 12) *Chordeiles rupestris* (Spix, 1825)
- 13) *Chordeiles acutipennis* (Hermann, 1783)
- 14) *Chordeiles minor* (J.R.Forster 1771)
- 15) *Chordeiles gundlachii* Lawrence, 1856

Género:

Nyctiprogne Bonaparte, 1857

Especies:

- 16) *Nyctiprogne vielliardi* (Lencioni-Neto, 1994)
- 17) *Nyctiprogne leucopyga* (Spix, 1825)

Subfamilia:

Caprimulginae Vigors, 1825

Género:

Podager Wagler, 1832

Especies:

18) *Podager nacunda* (Vieillot, 1817)

Género:

Nyctidromus Gould, 1838)

Especies:

19) *Nyctidromus albicollis* (Gmelin, 1789)

Género:

Phalaenoptilus Rigway, 1880

Especies:

20) *Phalaenoptilus nuttallii* (Audubon, 1844)

Género:

Siphonorhis Sclater, 1861

Especies:

21) *Siphonorhis americana* (Linné, 1758)

22) *Siphonorhis brewsteri* (Chapman, 1917)

Género:

Nyctiphrynus Bonaparte, 1857

Especies:

23) *Nyctiphrynus mcleodii* (Brewster, 1888)

24) *Nyctiphrynus yucatanicus* (Hartert, 1892)

25) *Nyctiphrynus ocellatus* (Tschudi, 1844)

26) *Nyctiphrynus rosenbergi* (Hartert, 1895)

Género:

Caprimulgus Linné, 1758

Especies:

27) *Caprimulgus carolinensis* Gmelin, 1789)

28) *Caprimulgus rufus* Boddaert, 1783

29) *Caprimulgus cubanensis* (Lawrence, 1860)

30) *Caprimulgus salvini* (Hartert, 1892)

31) *Caprimulgus badius* (Bangs, Peck, 1908)

32) *Caprimulgus sericocaudatus* (Cassin, 1849)

- 33) *Caprimulgus ridgwayi* (Nelson, 1897)
- 34) *Caprimulgus arizonae* (Brewster, 1881)
- 35) *Caprimulgus noctitherus* (Wetmore, 1919)
- 36) *Caprimulgus saturatus* (Salvin, 1870)
- 37) *Caprimulgus longirostris* Bonaparte, 1825
- 38) *Caprimulgus cayennensis* Gmelin, 1789
- 39) *Caprimulgus maculicaudus* (Lawrence, 1862)
- 40) *Caprimulgus parvulus* Gould, 1837
- 41) *Caprimulgus anthony* (Chapman, 1923)
- 42) *Caprimulgus maculosus* (Todd, 1920)
- 43) *Caprimulgus nigrescens* Cabanis, 1848
- 44) *Caprimulgus whitelyi* (Salvin, 1885)
- 45) *Caprimulgus hirundinaceus* Spix, 1825

Género:

Hydropsalis Wagler, 1832

Especies:

- 46) *Hydropsalis climacocerca* (Tschudi, 1844)
- 47) *Hydropsalis torquata* (Gmelin, 1789)

Género:

Macropsalis Sclater, 1866

Especies:

- 48) *Macropsalis segmentata* (Cassin, 1849)
- 49) *Macropsalis lyra* (Bonaparte, 1850)
- 50) *Macropsalis forcipata* (Nitzsch, 1840)

Género:

Eleothreptus G.R. Gray, 1840

Especies:

- 51) *Eleothreptus anomalus* (Gould, 1837)
- 52) *Eleothreptus candicans* (Pzelzeln, 1867)

Apéndice II: Tablas:

Especie	Entorno	Tipo de Altitud	Altitud
1 <i>Steatornis caripensis</i>	Húmedo	Generalistas	0-2200m (max. 3000m)
2 <i>Nyctibius bracteatus</i>	Húmedo	Tierras Bajas	500m
3 <i>Nyctibius leucopterus</i>	Húmedo	Tierras Bajas	0 - 900m
4 <i>Nyctibius maculosus</i>	Húmedo	Montanas	1800-2800m
5 <i>Nyctibius griseus</i>	Húmedo y Árido	Generalista	0 - 1900m
6 <i>Nyctibius jamaicensis</i>	Húmedo y Árido	Intermedio y Tierras Bajas	0-1230m ó abajo de 925m.(Cleere 0-1500m)
7 <i>Nyctibius aethereus</i>	Húmedo	Tierras Bajas	0 - 500m
8 <i>Nyctibius grandis</i>	Húmedo y Árido	Tierras Bajas	Generalmente 0-500m, ocasionalmente 1050m
9 <i>Lurocalis semitorquatus</i>	Húmedo	Intermedio y Tierras Bajas	0-1450m, Bolivia 2550m (Cleere: 0-1800m)
10 <i>Lurocalis rufiventris</i>	Húmedo	Montana	1650- 3000 (mínimo)
11 <i>Chordeiles pusillus</i>	Árido	Tierras Bajas	Abajo de 500m. , 0-1000m
13 <i>Chordeiles acutipennis</i>	Generalista	Generalista	T. Bajas, hasta 1200, 1630 y 2500m
14 <i>Chordeiles minor</i>	Generalista	Generalista, Tierras Bajas	Anida a 0-1250m, registros: 2400, 2600 y 3000m
15 <i>Chordeiles gundlachii</i>	Árido	Tierras Bajas	0-200m, visto a 600m
16 <i>Nyctiprogne vielliardi</i>	Árido	Tierras Bajas	Colectado a 300m (Cleere: 200-500m)
17 <i>Nyctiprogne leucopyga</i>	Húmedo y Árido	Tierras Bajas	0 - 500m
18 <i>Podager nacunda</i>	Húmedo y Árido	Tierras Bajas	0 - 1000m
19 <i>Nyctidromus albicollis</i>	Generalista	Generalistas	0-1800, también a 2300, Cleere: max 3000m
20 <i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	Árido	Generalistas	0-2500m.o más. Generalmente a 1000m
21 <i>Siphonorhis americana</i>	Árido	Tierras Bajas??	Parecido a S. brewsteri y C. noctitherus
22 <i>Siphonorhis brewsteri</i>	Árido	Tierras Bajas	0-800m
23 <i>Nyctiphrynus mcleodii</i>	Árido	Montana	600-2000m registros a a 2500m
24 <i>Nyctiphrynus yucatanicus</i>	Húmedo y Árido	Tierras Bajas	0-250m
25 <i>Nyctiphrynus ocellatus</i>	Húmedo	Intermedio y Tierras Bajas	0-1350m
26 <i>Nyctiphrynus rosenbergi</i>	Húmedo	Tierras Bajas	0-900m
27 <i>Caprimulgus carolinensis</i>	Generalista	Generalistas	A 1600, 1000-2600m al sur
28 <i>Caprimulgus rufus</i>	Generalista	Intermedio y Tierras Bajas	0-1000m, registros a 2600, 3000m
29 <i>Caprimulgus cubanensis</i>	Húmedo y Árido	Intermedio y Tierras Bajas	???, ekmani a 1500m
30 <i>Caprimulgus salviini</i>	Árido	Tierras Bajas	0-500m
31 <i>Caprimulgus badius</i>	Árido	Tierras Bajas	???,
32 <i>Caprimulgus sericocaudatus</i>	Húmedo	Tierras Bajas	0-600m.
33 <i>Caprimulgus ridgwayi</i>	Árido	Generalista	0-1850, Pacífico,150-1650, interiores: 0-3000m
34 <i>Caprimulgus arizonae</i>	Húmedo y Árido	Montana	1400-3000m500m invierno
35 <i>Caprimulgus noctitherus</i>	Árido	Tierras Bajas	0-230m (Cleere).
36 <i>Caprimulgus saturatus</i>	Húmedo	Montana	1500-3100m. Típicamente arriba de 1500-2000m
37 <i>Caprimulgus longirostris</i>	Generalista	Montana	Muchos 1000-3600m pero también 0-4200m
38 <i>Caprimulgus cayennensis</i>	Árido	Generalistas	0-2100m, raramente a 3200m
39 <i>Caprimulgus maculicaudus</i>	Húmedo y Árido	Tierras Bajas	0-500m en México: 1015m
40 <i>Caprimulgus parvulus</i>	Árido	Tierras Bajas	0-1000m
41 <i>Caprimulgus anthony</i>	Árido	Tierras Bajas	0-775m
42 <i>Caprimulgus maculosus</i>	Árido	Tierras Bajas	?????
43 <i>Caprimulgus nigrescens</i>	Árido	Tierras Bajas	0-1200m
44 <i>Caprimulgus whitelyi</i>	Húmedo	Montana	1280-1800m
45 <i>Caprimulgus hirundinaceus</i>	Árido	Tierras Bajas	?????
46 <i>Hydropsalis climacocerca</i>	Húmedo	Tierras Bajas	0-500m,también a 600m
47 <i>Hydropsalis torquata</i>	Árido	Tierras Bajas	* 500m
48 <i>Macropsalis segmentata</i>	Húmedo	Montana	2300-3600m
49 <i>Macropsalis lyra</i>	Húmedo	Montana	800-3500m
50 <i>Macropsalis forcipata</i>	Húmedo	Intermedio y Tierras Bajas	600-1100m, Cleere 0-1800m
51 <i>Eleothreptus anomalus</i>	Húmedo	Tierras Bajas	Extrañamente solo un registro a 500m
52 <i>Eleothreptus candicans</i>	Árido	Tierras Bajas	0-210m

Tabla 1: Tipo de entorno e intervalo altitudinal de cada especie

	Especie	Regiones Zoogeográficas
1	<i>Steatornis caripensis</i>	NSA, NAN, AMN, AMS, TEP, CAN
2	<i>Nyctibius bracteatus</i>	AMS, AMN
3	<i>Nyctibius leucopterus</i>	AMN
4	<i>Nyctibius maculosus</i>	NAN, CAN
5	<i>Nyctibius griseus</i>	GCS, CDH, CHO, NSA, AMN, EPC, AMS, CSA, ATL, PAM
6	<i>Nyctibius jamaicensis</i>	PAS, GCS, GAN
7	<i>Nyctibius aethereus</i>	CHO, AMN, AMS, CSA
8	<i>Nyctibius grandis</i>	GCS, CHO, NSA, AMN, AMS, CSA, ATL
9	<i>Lurocalis semitorquatus</i>	GCS, CDH, NAN, AMN, AMS, CSA, ATL, PAM
10	<i>Lurocalis rufiventris</i>	NAN, CAN
11	<i>Chordeiles pusillus</i>	AMN, AMS, CSA
12	<i>Chordeiles rupestris</i>	AMN, AMS, CSA
13	<i>Chordeiles acutipennis</i>	BSR/MPL, PAS, MAH, GCS, NSA, AMN, EPC, AMS, STP, CSA, ATL.
14	<i>Chordeiles minor</i>	MAH, GCS
15	<i>Chordeiles gundlachi</i>	GAN
16	<i>Nyctiprogne vielliardi</i>	CSA
17	<i>Nyctiprogne leucopyga</i>	NSA, AMN, AMS, CSA
18	<i>Podager nacunda</i>	NSA, AMN, AMS, CSA
19	<i>Nyctidromus albicollis</i>	PAS, MAH, GCS, CDH, CHO, NSA, NAN, AMN, EPC, AMS, CSA, ATL
20	<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	BSR/MPL, PAS, GCS
21	<i>Siphonorhis americana</i>	GAN
22	<i>Siphonorhis brewsteri</i>	GAN
23	<i>Nyctiphrynus mcleodii</i>	MAH
24	<i>Nyctiphrynus yucatanicus</i>	GCS
25	<i>Nyctiphrynus ocellatus</i>	GCS, AMN, AMS, CSA, ATL
26	<i>Nyctiphrynus rosenbergi</i>	CHO
27	<i>Caprimulgus carolinensis</i>	GAN
28	<i>Caprimulgus rufus</i>	GCS, LAN, NSA, NAN, AMN, AMS, CSA, ATL
29	<i>Caprimulgus cubanensis</i>	GAN
30	<i>Caprimulgus salvini</i>	GCS
31	<i>Caprimulgus badius</i>	GCS
32	<i>Caprimulgus sericocaudatus</i>	AMS, CSA, ATL
33	<i>Caprimulgus ridgwayi</i>	PAS, MAH, GCS
34	<i>Caprimulgus arizonae</i>	MAH
35	<i>Caprimulgus noctitherus</i>	GAN
36	<i>Caprimulgus saturatus</i>	CDH
37	<i>Caprimulgus longirostris</i>	NAN, TEP, CAN, STP, CSA, ATL, SAN/PAT
38	<i>Caprimulgus cayennensis</i>	GCS, LAN, NSA, NAN, AMN, TEP
39	<i>Caprimulgus maculicaudus</i>	GCS, NSA, AMN, AMS, CSA, ATL
40	<i>Caprimulgus parvulus</i>	NSA, AMS, CSA, ATL, PAM
41	<i>Caprimulgus anthony</i>	EPC
42	<i>Caprimulgus maculosus</i>	AMN
43	<i>Caprimulgus nigrescens</i>	NSA, AMN, TEP, AMS
44	<i>Caprimulgus whitelyi</i>	TEP
45	<i>Caprimulgus hirundinaceus</i>	CSA, ATL
46	<i>Hydropsalis climacocerca</i>	AMN, AMS
47	<i>Hydropsalis torquata</i>	AMS, CSA, ATL, PAM
48	<i>Macropsalis segmentata</i>	NAN, CAN
49	<i>Macropsalis lyra</i>	NAN, CAN
50	<i>Macropsalis forcipata</i>	ATL, PAM
51	<i>Eleothreptus anomalus</i>	CSA, ATL, PAM
52	<i>Eleothreptus candicans</i>	CSA, ATL

Tabla 2: Asignación de región zoogeográfica por especie.

Género	Regiones Zoogeográficas
Nyctibius	PAS, GCS, GAN, CDH, CHO, NSA, AMN, NAN, CAN, EPC, AMS, CSA, ATL, PAM
Lurocalis	GCS, CDH, NAN, CAN, AMN, AMS, CSA, ATL, PAM
Chordeiles	BSR/MPL, PAS, MAH, GCS, GAN, NSA, AMN, EPC, AMS, STP, CSA, ATL
Nyctiprogne	NSA, AMN, AMS, CSA
Siphonorhis	GAN
Nyctiphrynus	MAH, GCS, CHO, AMN, AMS, CSA, ATL
Hydropsalis	AMN, AMS, CSA, ATL, PAM
Macropsalis	NAN, CAN, ATL, PAM
Eleotheptus	CSA, ATL, PAM
Caprimulgus	PRESENTE EN TODAS LAS REGIONES ZOOGEOGRÁFICAS.

Tabla 3: Asignación de región zoogeográfica por género.

Especie
1 <i>Steatornis caripensis</i>
2 <i>Nyctibius jamaicensis</i>
3 <i>Nyctibius aethereus</i>
4 <i>Lurocalis semitorquatus</i>
5 <i>Chordeiles pusillus</i>
6 <i>Chordeiles rupestris</i>
7 <i>Chordeiles acutipennis</i>
8 <i>Chordeiles minor</i>
9 <i>Nyctiprogne leucopyga</i>
10 <i>Podager nacunda</i>
11 <i>Nyctidromus albicollis</i>
12 <i>Phalaenoptilus nuttallii</i>
13 <i>Nyctiphrynus ocellatus</i>
14 <i>Caprimulgus rufus</i>
15 <i>Caprimulgus sericocaudatus</i>
16 <i>Caprimulgus ridgwayi</i>
17 <i>Caprimulgus longirostris</i>
18 <i>Caprimulgus cayennensis</i>
19 <i>Caprimulgus parvulus</i>
20 <i>Caprimulgus nigrescens</i>
21 <i>Hydropsalis torquata</i>
22 <i>Eleothreptus anomalus</i>

Tabla 4: Especies no sinendémicas, del primer análisis PAE. Estas fueron usadas para realizar el segundo análisis PAE-PCE. Se encontraron dos nuevas especies sinendémicas *Nyctiprogne leucopyga* y *Podager nacunda*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
BSR/MPL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
PAS	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
MAH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
GCS	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
GAN	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
LAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CDH	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
CHO	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
NSA	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
NAN	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
AMN	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
TEP	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
EPC	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
AMS	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
CAN	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
STP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CSA	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
ATL	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
PAM	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SAN/PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G.E.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
BSR/MPL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAS	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MAH	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GCS	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GAN	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LAN	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CDH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CHO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NSA	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NAN	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
AMN	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
TEP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
EPC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AMS	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
CAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
STP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CSA	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1
ATL	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1
PAM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
SAN/PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G.E.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Apéndice III: Matriz de datos

Las columnas representan a las especies con el número asignado a cada una de ellas en la Tabla 1. Los renglones, representan las regiones zoogeográficas utilizadas en este trabajo. Los "1" corresponden a la presencia de esa especie en el área. Los "0" representan la ausencia de la especie en la región. G.E. es el área externa Hipotética