



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

**BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LA FAMILIA
COTINGIDAE**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
P R E S E N T A
GALA CORTÉS RAMÍREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/464/09

ASUNTO: Oficio de Jurado

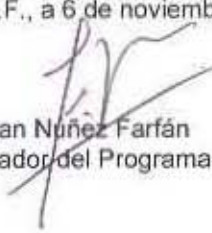
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (a) alumno (a) **CORTES RAMIREZ GALA** con número de cuenta **98269992** con la tesis titulada **"Biogeografía Histórica de la Familia Cotingidae."**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA**:

Presidente: DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI
Vocal: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER
Secretario: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA
Suplente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Suplente: DR. GERARDO PEREZ PONCE DE LEON

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd, Universitaria, D.F., a 6 de noviembre de 2009,


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

JNF/DCRV/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme realizar mis estudios de maestría. Así mismo agradezco a la **DGEP** por el apoyo para asistir al **AOU Meeting 2008**.

La realización de este trabajo fue posible gracias a la beca de Posgrado de Excelencia otorgada por **CONACyT**, así como la información utilizada gracias al proyecto **PAPIIT IN-216408**

A los miembros del comité tutorial que supervisaron la realización del trabajo y participaron con valiosos comentarios y correcciones, **Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Gerardo Pérez Ponce de León**.

Dedico este trabajo a mis padres y mi hermana cuyo amor y apoyo incondicional me han ayudado a llegar “entera” hasta este día. No hay palabras que abarquen todo lo que tengo que agradecerles, gracias a ustedes soy YO, sin ustedes soy nada.

A mi tía Raquel, su cariño y apoyo también fue muy valioso para completar esta etapa de mi vida. Gracias por los momentos agradables y la camita en los momentos de necesidad.

A Adolfo, por la paciencia y confianza que me ha tenido estos años y por permitirme formar parte del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias.

A mi comité tutorial Dr. Enríque Martínez y Dr. Gerardo Pérez, también por la paciencia y confianza en que completaría el proyecto.

A los miembros del jurado Dr. Juan José Morrone y Dr. David Espinosa, por los valiosos comentarios y correcciones a la tesis.

A mis amigos del museo...

A los “pollos” (digan lo que digan) su amistad incondicional me dio fuerza para salir adelante en los momentos difíciles. Son increíblemente importantes para mi, sonreí en la maestría gracias a ustedes. Dani Sunshine y Marquito Pollo: mil gracias por escucharme, por lo consejos, las fiestas, los abrazos, las sonrisas, la confianza...simplemente por permitirme compartir un cachito de la vida con ustedes.

A César, por la gran amistad y por soportarme dos años a tu izquierda (y contando...). Por las pláticas ñoñas y los momentos divertidos; por escucharme, y por los consejos y abrazos en momentos de necesidad.

A Erick Alejandro García Trejo, por su amistad a pesar de todo, y sus valiosos comentarios y ayuda para realizar y ordenar mis ideas de la tesis. Los análisis no hubieran sido lo mismo sin ti...

A Anahí por su ayuda en los análisis, los truquitos computacionales y los momentos divertidos de mi izquierda. A Susette, Héctor (Loquito), Enrique y Gordillo; también por los

raticos divertidos, las horas de la comida, el café, las pláticas y su compañía que me ayudaron a no sofocarme ni estresarme más de lo debido.

A Leny “el jefecito” y Elena, por su amistad a través de los años y su apoyo en esta última etapa de mi vida. Por estar conmigo en las buenas y en las malas, y hasta por darme un lugar donde dormir cuando lo más lo necesitaba.

A Sandra y Vianey, las chicas del trabajo no se olvidan. Gracias por los viajes, los cafecitos, las pláticas traumadas y sobretodo los consejos y amistad.

A TODOS ellos MIL GRACIAS.

Kosmischestulpenmeer

*Muy cerca del mar
ha nacido un cósmico tulipán
de silenciosas profundidades
y petalaje sonrosado por una cereza,
su nombre es Elara del viento violeta.*

*En el día habla con el señor de las luces,
él le narra lo que ha visto pasar,
y Elara imagina
y se convierte en ave...*

*la tarde adormece
y con su sueño atrae a la señora de plata,
ésta le narra los juegos de las estrellas,
y Elara imagina
y se convierte en estela.*

*Cierta mañana de febrero
un extraño viajero aparece
y ve a Elara
magnífica y elegante,
se acerca
y con inocencia un beso le da.
Ella se sonroja.
El extraño sonrío,
y sin más miradas
se aleja delicadamente.*

*Muy cerca del mar
ha crecido un cósmico tulipán
de silenciosas profundidades
y petalaje sonrosado por una cereza y un beso,
su nombre es Elara del viento violeta
mas ya no quiere serlo...*

*y desea ser ave
estela*

Evelyn Vega

RESUMEN.

Los procesos históricos que permitieron la diversificación y origen de la biota actual del Neotrópico son poco entendidos. Las aves de la familia Cotingidae restringen su distribución a esta región, y pese a su diversidad y distintivo aspecto, son un grupo poco estudiado en aspectos básicos de su biología. Utilizando la filogenia de las cotingas, así como el Análisis Filogenético para la Comparación de Árboles (PACT), se pretendió dilucidar parte de su historia biogeográfica que no ha sido analizada con anterioridad. Además, en este trabajo se utilizaron otros grupos de aves para obtener un panorama general de los procesos que intervienen en el establecimiento de la diversidad biológica del Neotrópico. Primero, se construyó una base de datos de distribución puntual de todas las especies de cotingas con información contenida en diferentes colecciones y otras fuentes de datos. Dicha información se utilizó para elaborar mapas de distribución potencial para todas las especies de cotingas y realizar un Análisis de Parsimonia de Endemismos basado en cuadrículas con el que se obtuvieron áreas de endemismo. Estas se consideraron las unidades históricas con las que se llevó a cabo el PACT; en el que se compararon cladogramas taxonómicos de área de Cotingidae, Tityridae, Pipridae y Tyrannidae. Se reconoció que varios eventos de dispersión y vicarianza entre las Guayanas, los Andes y el Amazonas, principalmente, contribuyeron al establecimiento de la diversidad de Tyrannoidea en el Neotrópico. Para cotingas se identifican al menos tres eventos vicariantes en los Andes en la historia temprana de la familia, seguidos por una diversificación de especies de tierras bajas dentro del Amazonas a partir de ancestros de afinidad Andina y Guayánica. Posteriormente, diversifican hacia Mesoamérica (via el noroeste de los Andes), el bosque Atlántico y el resto de las zonas áridas periféricas a la cuenca del Amazonas. La evolución de estas biotas refleja más que un evento simple de vicarianza. Los eventos de diversificación de los linajes más ancestrales se dieron muy probablemente entre el Oligoceno-Mioceno, mientras que las especiaciones recientes y la delimitación de distribución actual se establecieron durante el Pleistoceno.

ABSTRACT.

Historical processes involved in the origin and diversification of Neotropical biotas are poorly understood. Cotingas (Cotingidae) in spite of its diversity and eye-catching appearance are among the least studied avian groups of the Americas. Using its phylogeny and the Phylogenetic Analysis for Comparing Trees (PACT), I studied basic issues of their biogeographical history. I also used available phylogenies of other Suboscine taxa groups as comparison to obtain a general overview of the processes intervening in the establishment of the Neotropical biodiversity. A Cotingids distribution database was constructed using information of different collections and other data sources. The database was used to obtain potential distribution maps for all the species and then a Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) based on 1° x 1° degree grids was made in order to obtain areas of endemism. These areas were used as the historical units in the PACT, in which Cotingidae, Tityridae, Pipridae, and Tyrannidae taxonomic area cladograms were compared. Several dispersion and vicariance events between the Guianan Shield, Andes, and Amazon Basin, were recognized and were considered of major importance in the establishment of the diversity of the Tyrannoidea in the Neotropics. For Cotingidae, at least tree vicariant events in the Andes were identified in the early history of the family, followed by a diversification of lowland species within the Amazon basin from ancestors of Andean and Guianian affinities. Later, they reach Mesoamerica (via the northwestern Andes), the Atlantic Forest and the peripheral arid lands from the Amazon. The evolution of these biotas reflects more than a single vicariant event. Diversification processes of the most ancestral lineages must have occurred mainly in the Oligocene-Miocene, while recent speciation events and actual distributions were established in the Pleistocene.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
Generalidades de la familia	3
Estudio de la biogeografía del Neotrópico	6
OBJETIVOS	10
MÉTODOS	11
Obtención de los registros de distribución puntual	11
Obtención de la distribución potencial de las especies de cotingas	12
Delimitación de las áreas de endemismo	13
Análisis biogeográfico utilizando el Análisis Filogenético para la Comparación de Árboles	14
RESULTADOS	17
Base de datos	17
Mapas de distribución potencial	17
Patrones de riqueza	18
Análisis de parsimonia de endemismos	18
Análisis Filogenético para la Comparación de Árboles	26
Descripción detallada del Cladograma General de áreas	31
DISCUSIÓN	45
Biogeografía histórica de la familia Cotingidae	49
Patrones de riqueza	49
Áreas de endemismo	50
Acerca del uso del PACT	51
Historia biogeográfica de Cotingidae	51
Origen	51
Patrón andino en Cotingidae	52
Pipreolinae	52
Phytotominae	53
Rupicolinae	54
Patrones Amazónicos	55

	Amazonas – Amazonas	55
	Amazonas – Andes – Mesoamérica	57
	Amazonas – Zonas Áridas	58
CONCLUSIONES	62
BIBLIOGRAFÍA	63
ANEXO	78

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Figura 1. Distribución de la familia Cotingidae	4
Figura 2. Localidades pertenecientes a los registros de la base de datos	17
Figura 3. Riqueza de especies de cotingas	18
Figura 4. Cladograma de árboles obtenido a partir del Análisis de Parsimonia de Endemismos	20
Figura 5. Resumen de las agrupaciones identificadas en el cladograma obtenido con PAE	21
Figura 6. Áreas de Endemismo delimitadas por PAE	22
Figura 7. Áreas agrupadas en el clado Mesoamericano	23
Figura 8. Áreas agrupadas en el clado Amazonas + Guyanas	23
Figura 9. Áreas agrupadas en el clado Caatinga y Llanos de Venezuela	24
Cuadro 1. Equivalencia de las áreas de endemismo delimitadas en este estudio con otras propuestas previas	24
Cuadro 2. Notación parentética de los cladogramas taxonómicos de áreas	26
Figura 10. Cladogramas generales de áreas obtenidos en cada comparación	27
Cuadro 3. Taxones incluidos en cada nodo del cladograma general de área.	28
Figura 11. Cladograma General de Área Tyrannoidea	29
Figura 12. Eventos identificados en el cladograma general de área	30
Figura 13. Áreas correspondientes a los nodos <i>aa</i> , <i>z</i> , <i>y</i> y <i>x</i>	35
Figura 14. Áreas correspondientes a los nodos <i>w</i> , <i>v</i> y <i>u</i>	36
Figura 15. Áreas correspondientes a los nodos <i>t</i> , <i>s</i> , <i>r</i> , <i>p</i> y <i>q</i>	37
Figura 16. Áreas correspondientes a los nodos <i>n</i> , <i>o</i> y <i>m</i>	39
Figura 17. Áreas correspondientes a los nodos <i>l</i> , <i>k</i> , <i>j</i> e <i>i</i>	40
Figura 18. Áreas correspondientes a los nodos <i>h</i> , <i>g</i> , <i>f</i> , <i>e</i> y <i>d</i>	42
Figura 19. Áreas correspondientes a los nodos <i>a</i> , <i>b</i> y <i>c</i>	44
Figura 20. Eventos geológicos y climáticos propuestos que podrían haber afectado la evolución de Cotingidae	61

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales propósitos de la biogeografía es el comprender los procesos históricos que permitieron la diversificación y origen de la biota actual. Sin embargo, incluso en algunas de las faunas más ricas, dichos procesos son poco entendidos. La biodiversidad del Neotrópico se encuentra entre las más altas del planeta (Rosenzweig 1995). El número de especies de aves que ocurre en él es el mayor del mundo, aproximadamente 3,000 (Haffer 1990, Stotz *et al.*, 1996). Se han propuesto varias teorías para explicar el origen de esta diversidad y que van de hipótesis paleoclimáticas, que evocan principalmente a la dispersión, a hipótesis paleogeográficas con un enfoque más vicariancista (e. g., Haffer, 1969; Rossetti *et al.*, 2005).

Los análisis de biogeografía histórica, con sus diferentes enfoques y métodos, han provisto panoramas generales y particulares de la biogeografía del Neotrópico integrando, además, las teorías Terciario – Cuaternarias de evolución geográfica y climática de la región. Esto ha permitido deducir un esbozo de la dinámica que ha moldeado la distribución actual de los organismos e influido en su historia evolutiva; que resulta ser compleja y por lo tanto inexplicable en su totalidad por una única hipótesis de vicarianza o dispersión. Diferentes técnicas han sido utilizadas para el estudio de los patrones de distribución del Neotrópico y sus causas (e. g. Crisci *et al.*, 1991; Morrone y Urtubey, 1997; Abrahamovich *et al.*, 2004; Nihei y Carvalho, 2005). Actualmente, la aparición de métodos novedosos para el estudio de la biogeografía histórica (e. g. para delimitar áreas de endemismo, Deo y DeSalle, 2006; Giokas y Sfenthourakis, 2008; ó analizar relaciones de áreas, Wojcicki y Brooks, 2005) permiten realizar análisis cada vez más precisos y con mayor detalle. Además, el uso de técnicas moleculares para obtener filogenias o realizar análisis filogeográficos ha mejorado la integración de los diferentes datos biogeográficos e incluso contextualizarlos con mayor resolución temporal (Rull, 2008).

Las cotingas (Passeriformes: Cotingidae) pertenecen a la superfamilia Tyrannoidea, en la que se incluyen comúnmente las familias Tyrannidae y Pipridae (Ericsson *et al.*, 2003). Las aves de este grupo se presentan exclusivamente en el Neotrópico, y tienen una gran cantidad de especies reconocidas, así como variación en tamaño, variedad de hábitos alimenticios, plumaje, ecología y comportamiento. La familia se divide en cuatro subfamilias formadas por 63 especies en 26 géneros que se distribuyen desde bosques tropicales hasta bosques templados de montaña (AOU, 1998 y Remsen *et al.*, 2009). Diversas especies han desarrollado barbas carnosas, carúnculos con pluma o manchas de piel desnuda que guardan

relación con el cortejo; el pico varía en tamaño y forma, así como los hábitos alimenticios, que van de insectívoros hasta frugívoros. La siringe es también muy variada, puede ser muy sencilla, sin elementos de soporte especializados ni músculos intrínsecos, o ser muy complejas con rasgos únicos de tal manera que este carácter ha sido utilizado en estudios taxonómicos (Prum, 1990; Snow, 2004).

La composición taxonómica de la familia Cotingidae ha estado en discusión pues los límites precisos han sido difíciles de resolver. Actualmente, la monofilia de las cotingas se apoya en estudios moleculares y anatómicos (Prum *et al.*, 2000; Johansson *et al.*, 2002; y Chesser, 2004). La familia Pipridae es la más próxima a Cotingidae y comparte con ella muchas características histórico-naturales. Juntas forman el grupo hermano de las aves pertenecientes a la familia Tyrannidae (Ohlson *et al.*, 2007). A pesar de ser aves tan conspicuas y diversas en varios aspectos de su biología, conocer la historia biogeográfica de este grupo ha resultado una tarea difícil, al punto en que no se ha realizado trabajo alguno sobre sus patrones biogeográficos; la mayor cantidad de esfuerzos se ha dirigido a resolver las relaciones filogenéticas del grupo. La reciente publicación de la filogenia de la familia Cotingidae (Ohlson *et al.*, 2007) puede permitir dilucidar varios aspectos de su biogeografía. La resolución de la historia biogeográfica de esta familia tiene consecuencias no sólo en el entendimiento de los patrones biogeográficos sino también de conservación, ya que el Neotrópico es un área de gran biodiversidad, en riesgo de perderse por las actividades humanas que en esta región del planeta acaban, a tasas aceleradas, con el hábitat de las especies (Briggs, 1996).

En el presente trabajo se pretende analizar la biogeografía histórica de la familia Cotingidae utilizando el Análisis Filogenético para la Comparación de Árboles (PACT, Wojcicki y Brooks, 2005) y la filogenia de Ohlson *et al.* (2007) pues a pesar de ser un grupo jerárquico mayor y que incluye especies muy conspicuas, no se ha realizado un estudio biogeográfico enfocado en ellas.

ANTECEDENTES

Generalidades de la familia

Las cotingas son una de las familias más diversas de entre todos los Passeriformes. Se presume que su origen es relativamente reciente (Snow, 1982, Ericson *et al.*, 2003). El contexto geológico en el que éste se dio, comienza con la separación de Gondwana, específicamente del bloque Sudamericano y África, durante el Cretácico, aproximadamente hace 100 millones de años (Jokat *et al.*, 2003). Hasta la formación del puente centroamericano en el Plioceno tardío (hace unos 4 millones de años, Smith, 1985), el bloque sudamericano permaneció como un continente aislado, permitiendo que los suboscinos primitivos, descendientes de la avifauna de la Gondwana, diferenciaron en familias prácticamente confinadas a Sudamérica (Vuilleumier, 1985 y Barker *et al.*, 2004). En general, el origen y diversificación de los suboscinos aún es controversial, pero probablemente ésta se dio durante el Terciario temprano (Martin *et al.*, 2001). La divergencia de los passerinos primitivos provenientes de Gondwana, debe haberse dado en una etapa temprana de la separación de Sudamérica, dando como resultado dos linajes principales: los Tyranoideos y los Furnaioideos (Snow, 1982). Actualmente, se incluye a las cotingas dentro de la superfamilia Tyrannoidea, junto con Pipridae, Tyrannidae y Tityridae (Ohlson *et al.*, 2007) y su historia evolutiva y de distribución, probablemente ha seguido los mismos patrones que otros grupos sudamericanos (Snow, 1982).

La familia comprende aves que varían enormemente en cuanto a tamaño del cuerpo, plumaje y morfología. El tamaño de las especies varía de 7.5 a 51 cm. Van desde ejemplares de alas cortas y complexión robusta (e.g. *Phoenicircus*) hasta pájaros de alas anchas y complexión pequeña (e.g. *Lipaugus*). En cuanto al color, pueden ser especies con marcado dimorfismo sexual en el que los machos presentan ornamentos, crestas y plumaje de colores llamativos altamente modificados para el cortejo (e.g. *Rupicola*). Los colores brillantes incluyen rojo intenso, amarillo, rosa y morado que son producidos por pigmentos carotenoides, así como los azules formados estructuralmente por la reflexión de la luz en las barbas de las plumas. En contraste, hay especies en las que ambos sexos son uniformes y con plumaje poco llamativo (e.g. *Lipaugus*). También, las diversas especies, han desarrollado barbas carnosas, carbúnculos con pluma o manchas de piel desnuda que guardan relación con el cortejo (e.g. *Procnias* y *Perissocephalus*; Snow, 1982, 2004).

El pico varía en tamaño y forma. Las especies frugívoras tienen grandes fauces para tragar las piezas de fruta. Aquellas que se alimentan de brotes, hojas, frutas y semillas, poseen

picos cónicos con tomía aserrada para cortar las ramas (Snow, 1982). La siringe es también muy variada, puede ser muy sencilla sin elementos de soporte especializados ni músculos intrínsecos; o pueden ser muy complejas con rasgos únicos; por ejemplo, las *Querula* tienen tráquea y bronquios voluminosos que les permite efectuar un grito sonoro y retumbante. En cuanto a la dieta, las hay frugívoras y/o insectívoras; y varias especies han tenido procesos de coevolución con las plantas de las frutas que consumen (Prum, 1990; Snow, 2004).

Los nidos tienen principalmente la forma de copa o sartén, el tamaño y la resistencia se relaciona con el tamaño del ave. Ponen de 1-3 huevos, marrones o color oliva con manchas marrones y grises. El tiempo de incubación varía de 19-28 días y la cría permanece en el nido entre 21-44 días. Las cotingas son aparentemente monógamas y ambos padres cuidan a las crías (Snow, 2004).

Se distribuyen en prácticamente todo el Neotrópico (Fig. 1) y de acuerdo con esto, se pueden dividir en dos grupos: las especies de tierras bajas y las de bosques montanos. La mayoría de las cotingas ocurren en bosques de tierras bajas, aunque existen géneros restringidos a alturas mayores, como *Zaratornis*, al que se le encuentra hasta los 4,200msnm (Snow, 1982, 2004).



Figura 1. Distribución de la familia Cotingidae

Pese a que Cotingidae son uno de los grupos de aves más conspicuos de América es probablemente la familia menos estudiada. Muy poco se sabe de su ecología, hábitos y comportamiento. Es hasta la última década que se comienzan a conocer aspectos básicos sobre la biología y sistemática de las especies que se habían dejado a un lado desde hace dos décadas (Parker, 1981; Trail y Donahue, 1991; Brooks *et al.*, 1999; Cuervo *et al.*, 2001; Pizo *et al.*, 2002; Gelis *et al.*, 2006; Greeney *et al.*, 2006; Parrado-Roselli y Amaya-Espinel, 2006; Sanchez *et al.*, 2007; Saranathan *et al.*, 2007).

Más interés ha surgido por conocer la composición taxonómica de la familia Cotingidae que ha variado durante los últimos años. En 1979, Snow, delimitó la familia como actualmente se conoce, con excepción de la inclusión de los géneros entonces problemáticos del grupo *Schiffornis* (*Laniisoma*, *Schiffornis*, *Laniocera*, *Pachyramphus*, *Xenopsaris* e *Iodopleura*). Prum y Lanyon (1989), establecieron los mismos límites de la familia excluyendo *Oxyruncus* y los seis géneros del grupo *Schiffornis*. Prum (1990) apoyó la monofilia de las cotingas con base a una inserción derivada de un músculo de la siringe en la membrana lateral entre los elementos de soporte de la siringe A1 y B1, compartida por los miembros de la familia. En este análisis se apoyó además la colocación de los géneros problemáticos en un clado único dentro de las cotingas, incluyendo además *Tityra* y *Phytotoma*. Las conclusiones contradictorias obtenidas de las observaciones morfológicas del músculo de la siringe, sobre las cuales se basaba la supuesta monofilia de las cotingas, se debían a que este ha evolucionado independientemente varias veces dentro del clado y algunas especies de Pipridae y Tyrannidae (Ames 1971, Prum, 1990).

Subsecuentes observaciones moleculares de hibridación DNA-DNA (Sibley y Ahlquist, 1985, 1990) e hipótesis filogenéticas basadas en alozimas (Lanyon, 1985) apoyaron los estudios morfológicos. Sin embargo, estudios más recientes han apoyado la monofilia de un clado más restringido en el que se excluyen los géneros problemáticos y se sugiere su inclusión en una nueva familia (Prum *et al.*, 2000; Johansson *et al.*, 2002; Chesser, 2004)

Con respecto a la sistemática actual de la familia, Cotingidae pertenece a la superfamilia Tyrannoidea, junto con Tyrannidae y Pipridae (Ericsson *et al.*, 2003); aunque algunos autores sugieren la inclusión de una nueva familia (Tityridae) que incluya los géneros *Oxyruncus*, *Laniisoma*, *Schiffornis*, *Iodopleura*, *Pachyramphus* y *Tityra*; todos alguna vez considerados como cotingas (Prum, 1990, 1992; Ohlson, 2007). La familia Pipridae se reconoce como el grupo hermano de Cotingidae (Prum, 1992). De acuerdo con Ohlson *et al.* (2007), las cotingas se pueden dividir al menos en cuatro grupos formados por 63 especies distribuidos en 26 géneros (AOU, 1998 y Remsen *et al.*, 2009):

1. Los frugívoros estrictos (*Ampelioides* y *Pipreola*)
2. El clado *Ampelion* (*Zaratornis*, *Phytotoma*, *Ampelion* y *Doliornis*)
3. *Rupicola* y *Phoenicircus*
4. Cotingas “núcleo” (*Lipaugus*, *Tijuca*, *Cotinga*, *Carpodectes*, *Xipholena*, *Carpornis*, *Cephalopterus*, *Perissocephalus*, *Procnias*, *Gymnoderus*, *Conioptilon*, *Pyroderu*, *Haematoderus*, *Snowornis*, *Querula*, *Porphyrolaema*).

Aunque a la fecha se reconoce la monofilia de las cotingas, las relaciones entre los géneros que componen la familia aun son pobremente entendidas debido a que una gran proporción de los géneros son monotípicos y la mayoría de los géneros politípicos poseen pocos taxones (Snow, 1982). Además, las interrelaciones propuestas se basan principalmente en su distintiva apariencia externa y algunos datos de comportamiento que deberían ser contrastados contra otro tipo de evidencia (e.g., de caracteres moleculares; Ohlson *et al.*, 2007) que proporcione un panorama filogenético más amplio.

Recientemente, Tello *et al.* (2009) publicaron la filogenia de los Tyrannides en la que resuelven las relaciones internas entre Cotingidae y otros miembros de los Tyrannides. Sus resultados suponen que: (I) Cotingidae es grupo hermano de Tityridae y que ambos conforman la superfamilia Cotingoidea; (II) Tyrannidae es grupo hermano de Rhynchocyclidae y juntos forman la superfamilia Tyrannoidea; y (III) Pipridae es el grupo hermano de Tyrannoidea + Cotingoidea. Estos resultados suponen la realización de más estudios, pues algunos de ellos tienen un bajo soporte, aunque algunas de sus propuestas ya ha sido incorporadas a la clasificación de aves de Sudamérica (Renssen *et al.*, 2009). En cuanto a Cotingoidea, se encuentran 4 grupos o subfamilias: Pipreolinae (*Pipreola* + *Ampelioides*), Phytotominae (*Ampelion*, *Doliornis*, *Zaratornis*, y *Phytotoma*), Rupicolinae (*Rupicola*, *Phoenicircus*, *Snowornis*, y probablemente *Carpornis*) y Cotinginae (*Lipaugus*, *Tijuca*, *Procnia*, *Cotinga*, *Haematoderus*, *Querula*, *Perissocephalus*, *Pyroderus*, *Cephalopterus*, *Porphyrolaema* *Gymnoderus*, *Carpodectes*, y *Xipholena*).

Estudio de la biogeografía histórica del Neotrópico. El origen de la diversidad biológica y las causas de los patrones de actuales de distribución de diferentes taxones es un tema de principal importancia para la biogeografía; por lo tanto, las áreas del planeta en dónde se ubica la mayor biodiversidad son de gran interés para el estudio de los patrones de riqueza y endemismo de los organismos. El Neotrópico es uno de los lugares con mayor riqueza de especies del planeta; su compleja historia geográfica, climática y el hecho de que por un largo tiempo Sudamérica permaneció como un continente aislado, permitieron que en él

evolucionaran grupos muy diversos y con historias biogeográficas complejas (Myers *et al.*, 2000; Upchurch, 2008). Por lo anterior es uno de los lugares más interesantes para realizar estudios sobre el origen de la diversidad biológica.

La mayoría de los estudios que se han enfocado en estudiar la historia biogeográfica del Neotrópico, han tratado de explicarla utilizando diferentes hipótesis históricas (e.g. Moritz *et al.*, 2000; Bates, 2001, Aleixo, 2002; Hubert y Renno, 2006; Ribas *et al.*, 2006; Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007, Santos *et al.*, 2009). La hipótesis de la teoría de refugios (Haffer, 1969) se convirtió en la más popular para explicar el origen de la diversidad actual del Neotrópico; de acuerdo con ésta, durante los periodos más áridos de las glaciaciones del Cuaternario se favoreció la fragmentación de los bosques húmedos, los cuales permanecieron como “islas en un mar de sabanas” favoreciendo la especiación alopátrida (Hooghiemstra y Van der Hammen, 1998).

Como consecuencia de la popularidad de esta hipótesis, la mayoría de los trabajos consideraron los cambios climáticos del Pleistoceno como el principal promotor de diversificación en el Neotrópico. Por lo tanto, los eventos que aislaron a las poblaciones serían muy recientes y en su mayoría relacionados con la aparición y desaparición de islas y/o corredores bióticos (Vuilleumier, 1971; Por, 1992; Oliveira y Ratter, 1995; Rull, 2008). Dependiendo del grupo estudiado, el bosque húmedo o el bosque seco pueden ser considerados barreras de dispersión o hábitats idóneos que permitían o impedían el paso de las especies de un área a otra. Por ejemplo, las especies del complejo *Crotalus durissus*, típicas de bosque seco, poseen una distribución trans-Amazónica (e. g., de norte a sur atravesando lo que actualmente es el bosque húmedo del Amazonas), por lo que Quijada-Mascareñas *et al.* (2007) infirieron que un corredor de bosque seco debió haber existido en esa área durante el Pleistoceno. De esta manera, se han propuesto al menos tres corredores de bosque seco que permitían el paso de los organismos de áreas del norte a áreas del sur: uno central (que además aisló el Oeste y Este del Amazonas, Oliveira *et al.*, 1999), uno que corría por debajo del este de los Andes y uno que corría por la costa norte (Por, 1992; Costa, 2003; Wuster *et al.*, 2005; Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007).

Además de corredores o islas hipotéticas en las tierras bajas de Sudamérica, las glaciaciones del Pleistoceno afectaron de manera diferente las tierras altas (i. e., cordillera de los Andes). A mayores altitudes existieron glaciares que a diferentes tiempos llegaron a cubrir los picos de toda la cordillera (Glasser *et al.*, 2008). Basándose en esto, muchas explicaciones biogeográficas dentro del área consideran que la aparición y desaparición de glaciares (y los

cambios de vegetación conjunta) representan un evento vicariante que impedía o permitía la dispersión de las especies a lo largo y ancho de los Andes (Vuilleumier; 1969, 1970, 1971).

Todas estas hipótesis sobre las consecuencias de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno se apoyan no solo en la distribución actual de los organismos, sino en estudios paleoecológicos y paleoclimáticos, realizados principalmente con datos palinológicos y limnológicos (e. g., Colinvaux y De Oliveira, 2000; Wang *et al.*; 2004), y elementos de geomorfología glacial (e. g., morrenas, Glasser *et al.*, 2008).

Diferentes métodos en biogeografía histórica han sido utilizados para dilucidar la historia biogeográfica de varios grupos de organismos neotropicales, independientemente de las ventajas o desventajas de dichos métodos. Estos trabajos han representado una importante contribución para entender la biogeografía del Neotrópico. Por ejemplo, en cuanto a la panbiogeografía, existen algunos estudios realizados para plantas (Alzate *et al.*, 2008); invertebrados (Morrone y Loppreto, 1994; Morrone y Márquez, 2001; Franco-Rosselli, 2001; Abrahamovich *et al.*, 2004; Nihei y Carvalho, 2005). Por otro lado, diferentes métodos de biogeografía histórica se han aplicado al estudio de la región Neotropical, por ejemplo; para la identificación de componentes bióticos el Análisis de Parsimonia de Endemismos (Da Silva y Oren, 1996; Costa *et al.*, 2000; Da Silva *et al.*, 2004; Porzecanski y Cracraft, 2005; Hubert y Renno, 2006; Melo Do Santos *et al.*, 2006). Para probar relaciones entre los componentes bióticos; el Análisis de Parsimonia de Brooks (Posadas y Morrone, 2003); Análisis de Subárboles libres de Paralogía (Morrone y Urtubey; 1997) y Análisis de Dispersión-Vicariancia (Burns y Naoki; 2004, Brumfield y Edwards, 2007; Burns y Racicot, 2009; Santos *et al.*, 2009).

La elaboración de filogenias y análisis filogeográficos de taxones neotropicales permitió barruntar que la divergencia de más de 1,400 especies precede el límite Plioceno-Pleistoceno y se extiende hasta el Terciario – Oligoceno (Rull, 2008) por lo que las explicaciones de diversificación enfocadas exclusivamente a los cambios climáticos de los últimos dos millones de años dejaron de ser suficientes para explicar el origen de la diversidad del Neotrópico. Así, en los últimos años, las explicaciones derivadas de la hipótesis de refugios pleistocénicos han ido cediendo lugar y se van integrando a otro tipo de inferencias de índole paleogeográfico. La filogeografía puede ser utilizada para inferir el tiempo de especiación de los taxones por lo que muchos autores han intentado complementar sus resultados con las nuevas hipótesis paleogeográficas que incluyen, principalmente, cambios en la orientación y aparición de los ríos, levantamiento de cadenas montañosas, incursiones y regresiones marinas; y la aparición del istmo de Panamá y que influenciaron los patrones de

distribución y especiación en el Neotrópico desde hace más de 10 millones de años (Patton y Da Silva, 1998; Moritz *et al.*, 2000; Bates, 2001; Salovaara *et al.*, 2004; Rossetti *et al.*, 2005; Dacosta y Klicka, 2007; Miller *et al.*, 2008; Ribas *et al.*, 2009).

OBJETIVOS

Objetivo General

- Describir patrones de biogeografía histórica de las aves de la familia Cotingidae a partir de su distribución potencial para ayudar en la determinación de áreas de endemismo utilizando métodos de biogeografía cladista.

Objetivos particulares

- Obtención de la distribución potencial de las especies de la familia Cotingidae por medio del uso de modelos predictivos con base en el nicho ecológico fundamental.
 - Determinar áreas de endemismo para las cotingas aplicando un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) para ser utilizadas como unidades históricas en el análisis de biogeografía cladista.
 - Analizar la historia de la distribución de las aves de la familia Cotingidae utilizando el análisis filogenético para la comparación de árboles (PACT).
-

MÉTODOS

Obtención de los registros de distribución puntual. Las autoridades taxonómicas utilizadas fueron las de AOU (1998) y Remsen *et al.* (2009) que se basan en el concepto biológico de especie. Se eligió este concepto para facilitar la recopilación y manejo de información, ya que los diferentes trabajos de los que se obtuvo información, así como las colecciones científicas, están basadas principalmente en él. Los registros puntuales para las especies de México se obtuvieron de “Atlas de las Aves de México” (Navarro *et al.*, 2002, 2003). Para las de Centroamérica y Sudamérica se realizó una recopilación de información en literatura de más de 40 referencias (e. g. Pacheco y Parrini, 2000; Verhelst *et al.*, 2001; Silveira y Mendoza, 2002; Lemos, 2003; Camperi y Darrieu, 2005; Chatellanaz, 2005; Losada-Prado *et al.*, 2005; Venturini *et al.*, 2005; Develey y Camargo, 2006; Faria *et al.*, 2006; Henry, 2008), así como de datos de colecciones científicas disponibles en la red desde el portal de ORNIS (<http://olla.berkeley.edu/ornisnet/>, e. g., Field Museum of Natural History, Museum of Vertebrate Zoology University of California, Yale Peabody Museum, de los cuales se obtuvieron la mayor parte de los datos) y SpeciesLink (<http://splink.cria.org.br/>, e. g. Coleção de Aves do Museu de Biologia Professor “Mello Leitão”, Fundación Puerto Rastrojo - Colombia) y solicitados directamente a la “Coleção Ornitológica do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil”.

Esta base de datos tuvo que ser corregida y estandarizada. Primero se corrigieron los nombres de las localidades repetidas pero con diferentes coordenadas y de las localidades con diferente nombre pero mismas coordenadas. Después se georreferenciaron con grados, minutos y segundos las localidades que carecían de coordenadas. Se utilizaron gaceteros en línea (e. g. www.fallingrain.com, www.biogeomancer.org y GoogleEarth). Todos los datos se transformaron a grados decimales con el fin de exportarlos a un sistema de información geográfica (SIG) para su posterior análisis. Finalmente se revisó que todas las coordenadas estuvieran dentro de los límites continentales del área estudiada. Para esto se utilizó el programa ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

La información fue vaciada en una base de datos del programa Access para facilitar su manejo en análisis posteriores. La base de datos construida se transformó a formato DBase IV para poder ser utilizada en el SIG Arc View 3.2 (ESRI, 1999).

Obtención de la distribución potencial de las especies de cotingas. El estudio biogeográfico de cualquier área o taxón requiere del conocimiento de la distribución de las especies. Sin embargo, los datos de ocurrencia de la mayoría de las especies son incompletos o inaccesibles, lo que provoca que la información derivada de ellos sea inadecuada para muchas aplicaciones (Pearson *et al.*, 2007). Debido a ello, se han desarrollado varios programas para la obtención de modelos de distribución de especies, que a partir de la información primaria mencionada, pretenden proveer predicciones detalladas de la distribución de las especies relacionando datos de presencia o abundancia de estas a variables ambientales (Elith *et al.*, 2006). El Algoritmo Genético de Producción de Conjuntos de Reglas (GARP) es un algoritmo basado en el concepto de nicho ecológico fundamental de Hutchinson (1957). Este se refiere a la manera en que las tolerancias y necesidades de un individuo (o especie) interactúan con las condiciones y recursos necesarios para que pueda cumplir sus funciones. Aunque el modelo es fácil de implementar y es relativamente robusto en casos en los que hay pocas muestras iniciales, el uso de este tipo de métodos para modelar el nicho tiene algunos problemas. En principio su interpretación puede ser problemática, ya que la forma del modelo no es una cobertura simple de un modelo lineal, no se obtienen mapas determinísticos y los resultados son binarios y no continuos. Tiende a generar errores de comisión, es decir, de sobrepredicción. Además, requiere múltiples “corridos” y consume amplios recursos informáticos (Elith *et al.*, 2006). Pese a las inconveniencias, la aplicación de GARP ha resultado útil en campos referentes a la predicción de distribuciones en diferentes escenarios de cambio climático (Martínez-Meyer *et al.*, 2004), de especies invasoras y transmisión de enfermedades (Peterson *et al.*, 2001, 2002), para la conservación (Anderson y Martínez-Meyer, 2004) y estudios de biogeografía histórica (Rojas-Soto *et al.*, 2003).

Para generar los modelos de la distribución potencial de las especies de cotingas, se utilizó el programa DesktopGARP ver. 1.1.6, disponible en línea (<http://nhm.ku.edu/desktopgarp/>). A partir de los registros puntuales de la distribución de cada especie, se elaboraron 100 modelos con 1000 iteraciones para cada especie de los cuales se seleccionaron los 10 mejores por medio de la aplicación del comando *best subsets* y con un nivel del 5% de error intrínseco de omisión en GARP, de acuerdo con las sugerencias de Anderson *et al.* (2003). La cartografía temática que se utilizó fueron las coberturas climáticas y topográficas obtenidas en línea de Worldclim e Hydro1k (<http://www.worldclim.org/> y <http://eros.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/>). Para cada especie, se sumaron los 10 mejores modelos para obtener el mapa final.

Para evitar la sobrepredicción y obtener la distribución potencial, a los 63 modelos de las especies de cotinga se les efectuaron recortes basados en guías de distribución (e. g. Ridgely y Tudor, 1994) y las ecorregiones de la WWF (Olson *et al.*, 2001). Una vez generados los modelos, su manejo y el de la información cartográfica se realizó con ayuda de ArcView 3.2 (ESRI, 1999) usando la extensión Spatial Analyst para poder visualizarlos. Finalmente, se convirtieron a modelos de presencia/ausencia (0 y 1) tomando como línea de corte la coincidencia de ocho modelos, es decir, la existencia de un 80% de coincidencia entre los modelos equivalía a presencia de la especie. Los patrones de riqueza se obtuvieron haciendo la sumatoria de cada modelo.

Delimitación de áreas de endemismo. Las áreas de endemismos han sido consideradas como las unidades fundamentales en biogeografía histórica (Crisci *et al.*, 2000). Es por esto que se decidió utilizarlas como las unidades históricas en el Análisis Filogenético para la comparación de Árboles (PACT) para lo cual se efectuó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) basado en cuadrículas (Morrone, 1994). Debido a que las cotingas son aves con un alto porcentaje de endemismo, es conveniente utilizar un método que ayude a delimitar áreas de endemismo de una manera robusta.

El análisis de parsimonia de endemismos es un método que permite obtener homología biogeográfica primaria, es decir, las unidades bióticas involucradas en la historia biogeográfica de interés, sin lograr deducir su secuencia de fragmentación pero que representa información básica necesaria para obtener la homología biogeográfica secundaria con la que se establecen las relaciones entre las áreas (Morrone, 1994). Mediante un criterio de parsimonia, PAE clasifica las áreas de acuerdo con sus taxones compartidos (sinapomorfias) obteniendo un cladogramas de áreas. Las agrupaciones producidas, se explican por la existencia de una historia común (Rosen, 1988).

En los árboles producidos por PAE se representa una relación jerárquica entre áreas (las cuales se encuentran representadas por los taxones terminales), en la que aquellas que se encuentran más cercanas, están más relacionadas (comparten la presencia/ausencia de mayor número de especies) el mejor árbol resultante es aquel que tenga la explicación más parsimoniosa para todas las distribuciones (Crsici *et al.*, 2000).

El uso de PAE en el estudio de la historia biogeográfica de las áreas ha sido criticado en los últimos años (Humphries y Parenti, 1999; Brooks y van Veller, 2003; Garzón-Orduña, 2008, entre otros), ya que algunos autores lo han utilizado con el propósito de encontrar las relaciones históricas entre las áreas (e.g. Sfenthourakis y Giokas, 1998; Costa *et al.*, 2000;

Luna-Vega *et al.*, 2001); y se ha sugerido aplicar el análisis sólo como una herramienta para la identificación de áreas de endemismo y homología primaria (e. g., Crisci *et al.*, 2000; Morrone y Márquez, 2001, García-Barros *et al.*, 2002). Con este mismo propósito, el PAE se aplica en este trabajo.

El PAE basado en cuadrantes (Morrone, 1994) utiliza una cuadrícula sobrepuesta al área de estudio. Para llevarlo a cabo, primero se elaboró una cuadrícula de 1° x 1° en toda el área de distribución de la familia y a partir de ella se construyó una matriz de datos binarios en la que se introdujeron los datos de presencia o ausencia de cada especie en cada cuadrante considerando las áreas de distribución potencial generadas con GARP. Al final se obtuvo una matriz de 1771 cuadrantes por 63 especies; en la que los cuadrantes funcionaban como unidades y las especies como caracteres.

Una vez elaborada la matriz, se obtuvo un cladograma utilizando PAE a nivel especie. El árbol se obtuvo utilizando el programa NONA (Goloboff, 1994) y WinClada ver 0.9.99 (Nixon, 2000) en el que se realizó un análisis de parsimonia de Ratchet que permite obtener los árboles en un tiempo corto. Debido a que se obtuvieron varios árboles igualmente parsimoniosos, se llevó a cabo un consenso de mayoría (50%+1) para conseguir el cladograma final.

Análisis biogeográfico utilizando PACT. El Análisis Filogenético para la Comparación de Árboles (PACT) es un método reciente que permite generar cladogramas de área, a partir de información compleja (áreas presentes más de una vez, áreas ausentes, etc), que pueden proveer una mejor representación de los diferentes patrones biogeográficos (ej, vicarianza, dispersión, historias reticuladas de áreas, Wojcicki y Brooks, 2005). Para llevar a cabo el PACT es necesario tener la filogenia del grupo de estudio. En el presente trabajo se utilizó el análisis filogenético publicado por Ohlson *et al.* (2007) en el que se estudian 23 géneros de Cotingidae y se utilizan datos de secuencias de dos intrones nucleares (mioglobina intrón 2 y G3PDH intrón 11) y un gen codificador de una proteína mitocondrial (citocromo b). Los autores elaboraron filogenias por cada secuencia y de las resultantes, se obtuvo un árbol por consenso de mayoría (50%) a partir de un análisis bayesiano de los datos combinados. Las probabilidades posteriores obtenidas, se encontraron todas por arriba de 0.5.

PACT busca la mayor cantidad de patrones posibles, desde eventos únicos hasta relaciones reticuladas de áreas (Halas, 2005) usualmente no consideradas en otro tipo de métodos en biogeografía histórica, a pesar de que es un fenómeno que muy probablemente se presente en la mayoría de las áreas. El método produce un cladograma general de área en el

cual todos los constituyentes de los cladogramas de área analizados son considerados y resueltos sin pérdida ni modificación previa de los datos. Puede producir resultados simples cuando los datos lo permiten y es capaz de producir resultados complejos cuando los datos lo demandan (Wojcicki y Brooks, 2004, 2005).

Otras ventajas que presenta el uso de este algoritmo incluyen el que permite que un área aparezca más de una vez en el cladograma sin necesidad de resolverlo, es decir, no permite quitar o modificar información; además, representa de manera precisa las relaciones filogenéticas cumpliendo con el supuesto 0 (Wojcicki y Brooks, 2004, 2005).

Sin embargo, Arias *et al.* (2008) critican al algoritmo argumentando que en realidad no es un método nuevo si no una extensión del método de Árboles Reconciliados (Page, 1994); de igual forma mencionan que presenta algunas inconsistencias metodológicas, por ejemplo, que el orden de elección de los cladogramas de áreas para la comparación, sí importa; o que se pueden presentar casos de “sobrecombinación” o combinaciones arbitrarias además de que carece de un algoritmo para detectar incongruencias que el método de árboles reconciliados sí tiene.

Para llevar a cabo un PACT, primero se deben elegir las filogenias. Éstas deben ser mínimo 3 y los criterios de selección varían en función del propósito del estudio, su resolución y qué tan adecuada es la información filogenética con la que se cuenta; entre mayor sea el soporte estadístico, se prefiere su elección. Las filogenias a comparar, pueden ser de cualquier tipo de datos (i.e. moleculares, morfológicos, fósiles, etc.) y/o nivel jerárquico (Wojcicki y Brooks, 2005; Halas, 2005 y Folinsbee y Brooks, 2007). Las filogenias se transforman en cladogramas taxonómicos de área, a partir de los cuales se elige el cladograma base que será analizado y se determinan sus elementos. Se selecciona un segundo cladograma, se determinan sus elementos y se compararán siguiendo el protocolo propuesto por Wojcicki y Brooks (2005) que se basa en la agrupación de elementos novedosos presentes en el cladograma a comparar con respecto al cladograma base.

Con el propósito de comparar al grupo de estudio con otros de distribución similar, y relacionados histórica y filogenéticamente así como determinar la historia biogeográfica de este grupo de aves Neotropicales, en el presente estudio se utilizó PACT con la filogenia de cotingas publicada por Ohlson *et al.* (2007), y la de otros miembros del grupo Tyrannoidea (Ohlson *et al.*, 2007; Rego *et al.*, 2007; Rheindt *et al.*, 2008) con las cuales se construyeron cladogramas de áreas que se sumaron al análisis filogenético para la comparación de árboles. Se seleccionaron estas filogenias ya que incluían taxones que se distribuyen dentro de las mismas áreas de endemismo de las cotingas, representan a las familias más cercanas a

Cotingidae y son hipótesis filogenéticas de reciente publicación. La inclusión de clados que se encuentren fuera de las áreas de endemismo delimitadas, no provee información a PACT, por lo tanto, el estudio debe utilizar un conjunto de especies que ocurran dentro del área de estudio.

RESULTADOS

Base de datos. Con información contenida en 52 fuentes de datos, se reunieron un total de 5,114 registros, después de la revisión y corrección de los datos (georreferencia y nombre de especie) la base se redujo casi en un 20%, permaneciendo al final 4,091 registros de colecta de 63 especies de cotingas en 783 localidades (Fig. 2).



Figura 2. Localidades pertenecientes a los registros de la base de datos.

Mapas de distribución potencial. Los modelos de distribución obtenidos con GARP para cada especie de cotinga se muestran en el Anexo 1.

Patrones de riqueza. La figura 3 muestra las áreas de mayor riqueza de especies; las cuales se encuentran localizadas en los Andes Colombianos y el noreste del Amazonas, que contienen hasta 14 especies concentradas en un mismo sitio. La riqueza disminuye al alejarse de estas áreas hasta llegar a 1 o 2 especies en Chile y Argentina o en Mesoamérica.

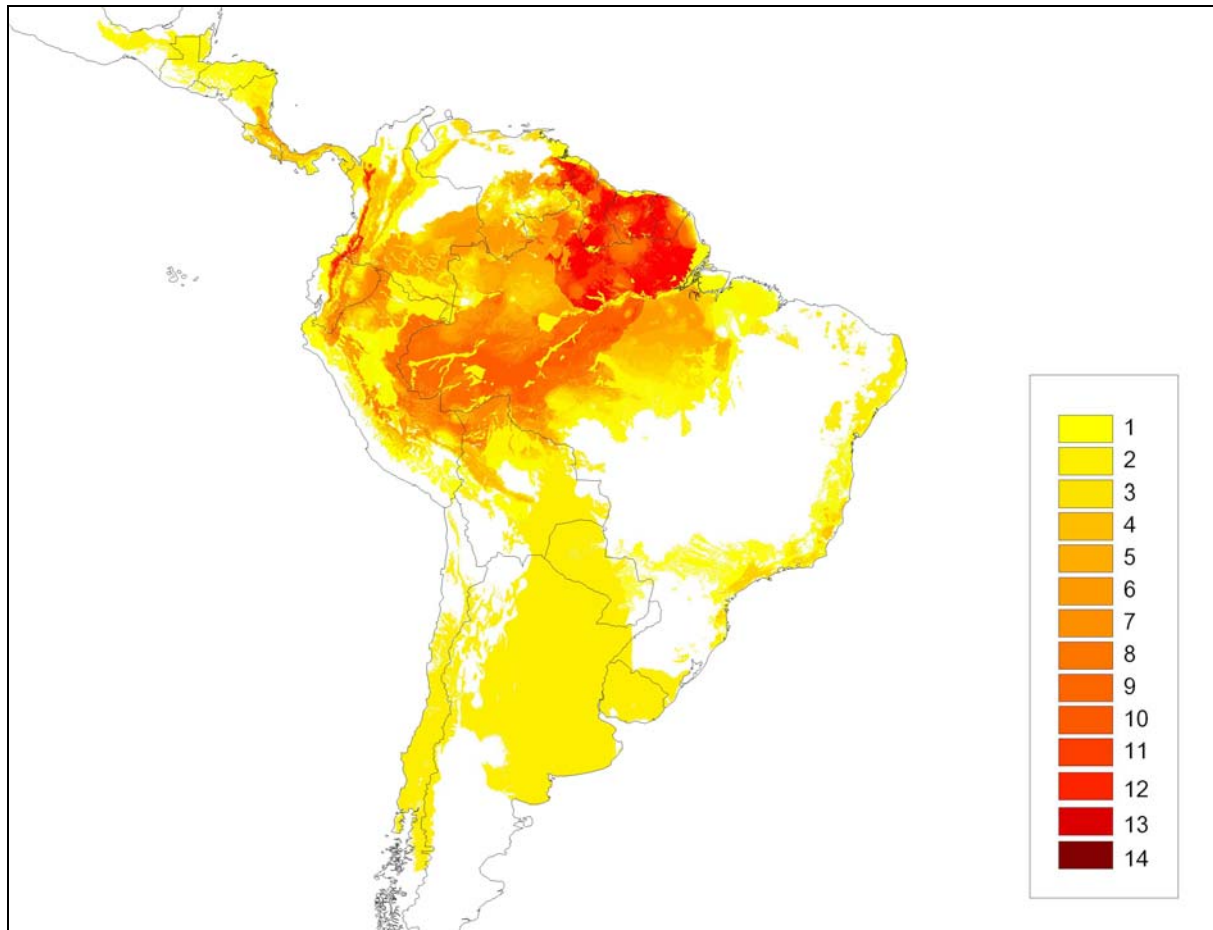


Figura 3. Riqueza de especies de cotingas

Análisis de Parsimonia de Endemismos. Se obtuvieron 797 árboles igualmente parsimoniosos ($L=4427$, $Ci=12$ y $Ri=94$). Con base en el cladograma de áreas obtenido se seleccionaron las áreas de endemismo para cotingas que fueron utilizadas como unidades históricas para la elaboración del PACT.

En las figuras 4 y 5 se muestran el cladograma obtenido con PAE, así como las áreas de endemismo identificadas y su resumen. De acuerdo con él se obtienen dos grupos, uno formado por los Andes colombianos y el segundo, conformado por el resto de las áreas. El segundo clado se subdivide en otros dos clados. El primero agrupa a México y el resto de Centroamérica (clado mesoamericano), mientras que el segundo incluye toda Sudamérica

(clado sudamericano). El clado sudamericano incluye 7 áreas bien definidas: Costa Peruana-Pacífico Subtropical, Serra do Mar-Paraná (sureste de Brasil), Amazonas + Guyanas, Andes Centrales (excepto el norte y el extremo austral de la cordillera), Caatinga y Llanos de Venezuela (áreas áridas de Venezuela y del extremo este de Brasil), Chaco (zonas bajas del sur Brasil y Paraguay) y Andes Australes. En la figura 6 se muestran las áreas delimitadas por el análisis de parsimonia de endemismos.

Dentro de algunos clados fue posible identificar otras agrupaciones o subáreas de endemismo bien definidas. En el clado Mesoamericano (Fig. 7) se distinguen dos grupos, al norte las áreas que corresponden al sureste de México hasta Honduras; y al sur el resto de Centroamérica. En el clado del Amazonas (Fig. 8), se distinguen tres áreas más. El oeste del Amazonas (Amazonas Oeste), las Guyanas (Guyanas); y por último, a la parte Centro-Sur de la cuenca (Amazonas Central). Finalmente, el clado de Caatinga y Llanos de Venezuela (Fig. 9), agrupa los cuadrantes que delimitan cada una de estas áreas.

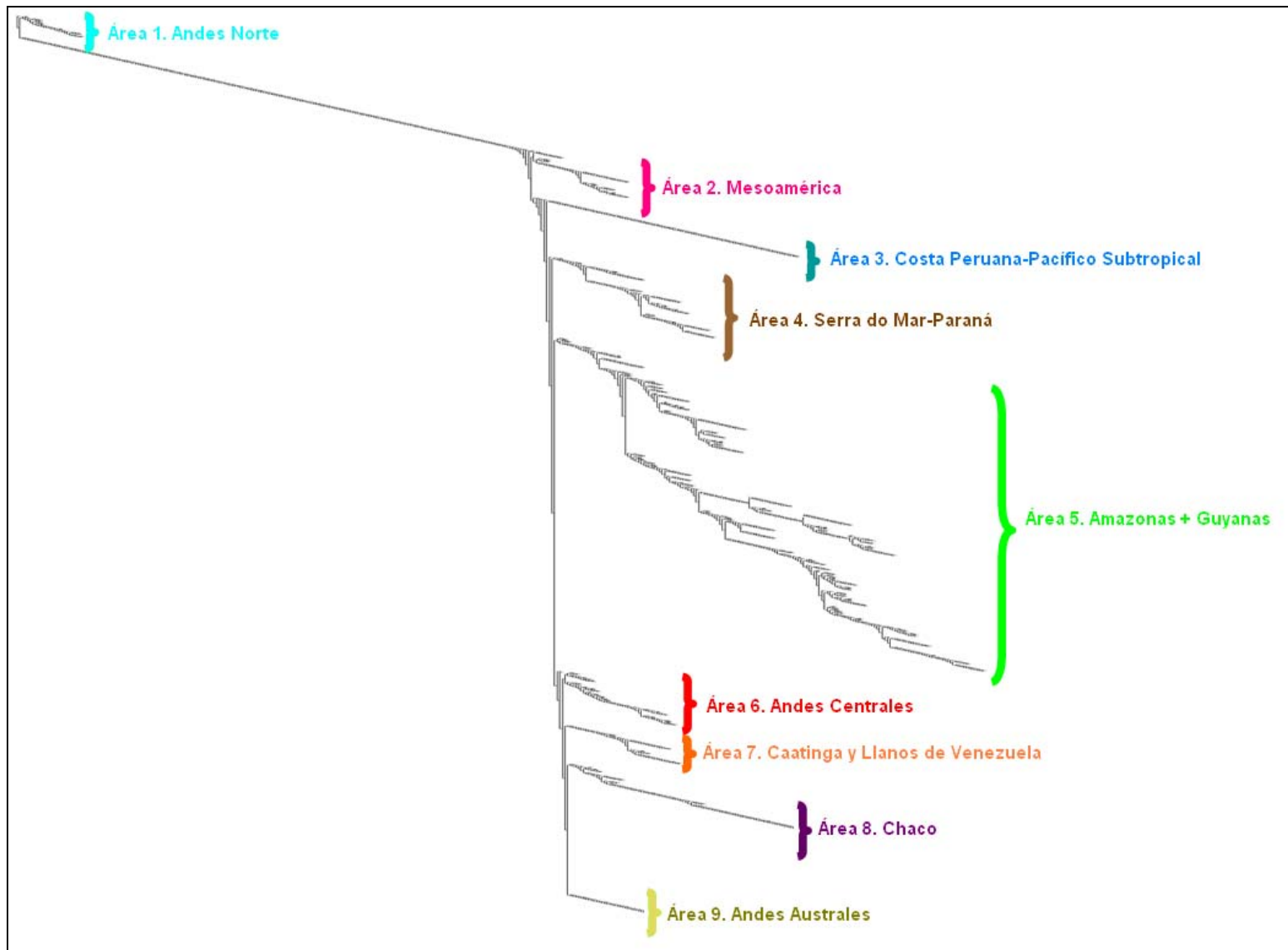


Figura 4. Cladograma de áreas obtenido a partir del análisis de parsimonia de endemismos.

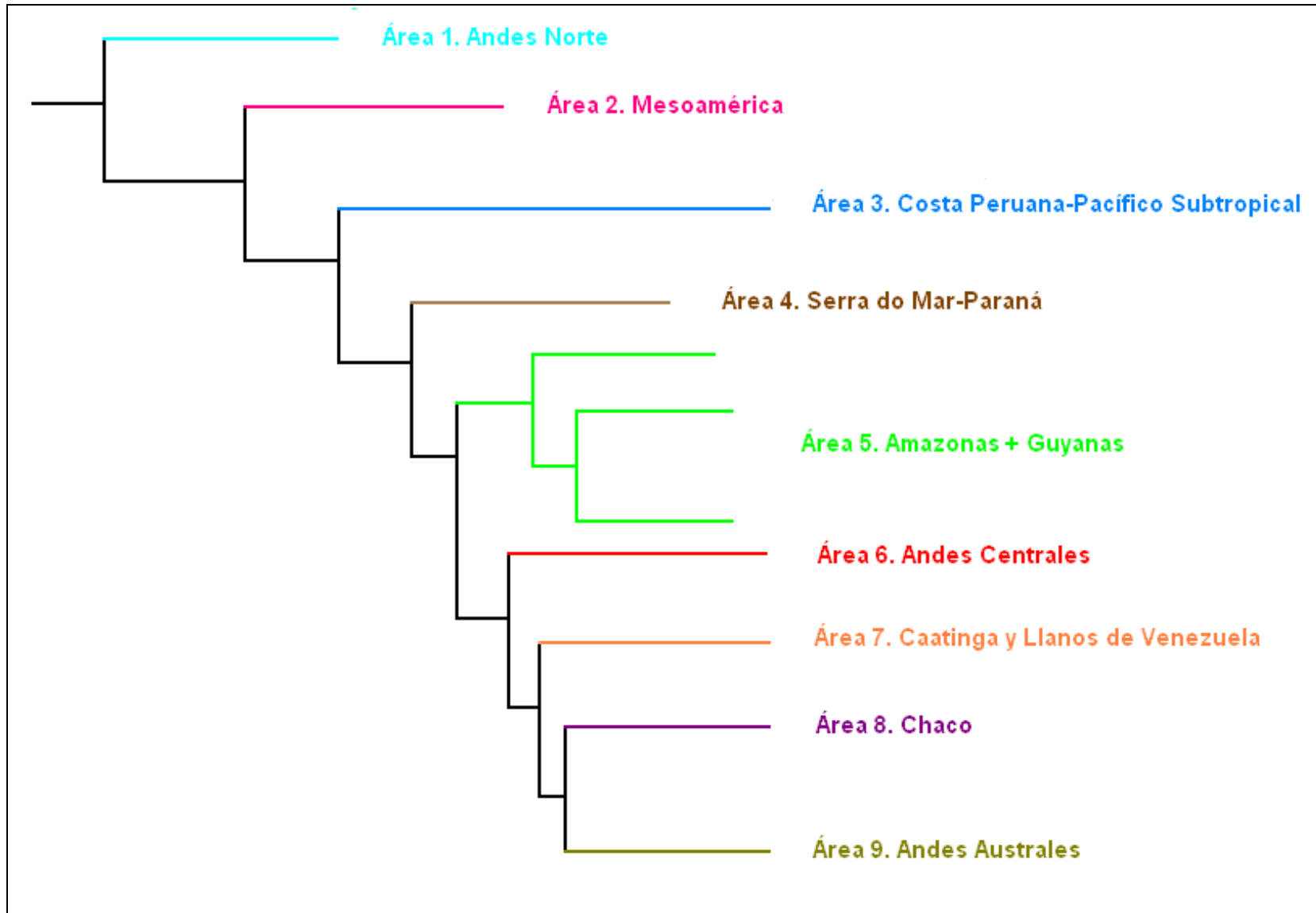


Figura 5. Resumen de las agrupaciones identificadas en el cladograma obtenido con PAE

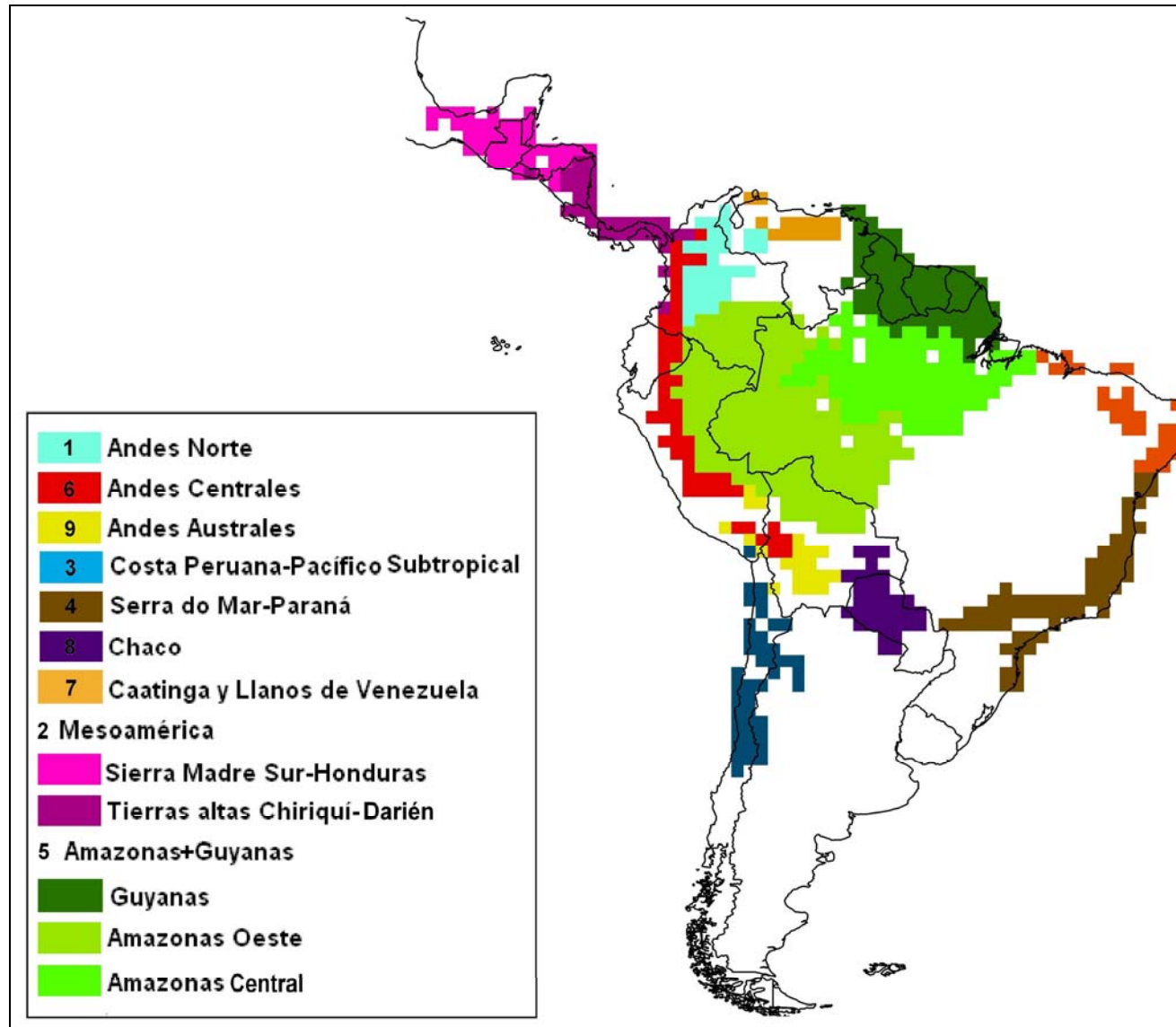


Figura 6. Áreas de endemismo delimitadas por el PAE.

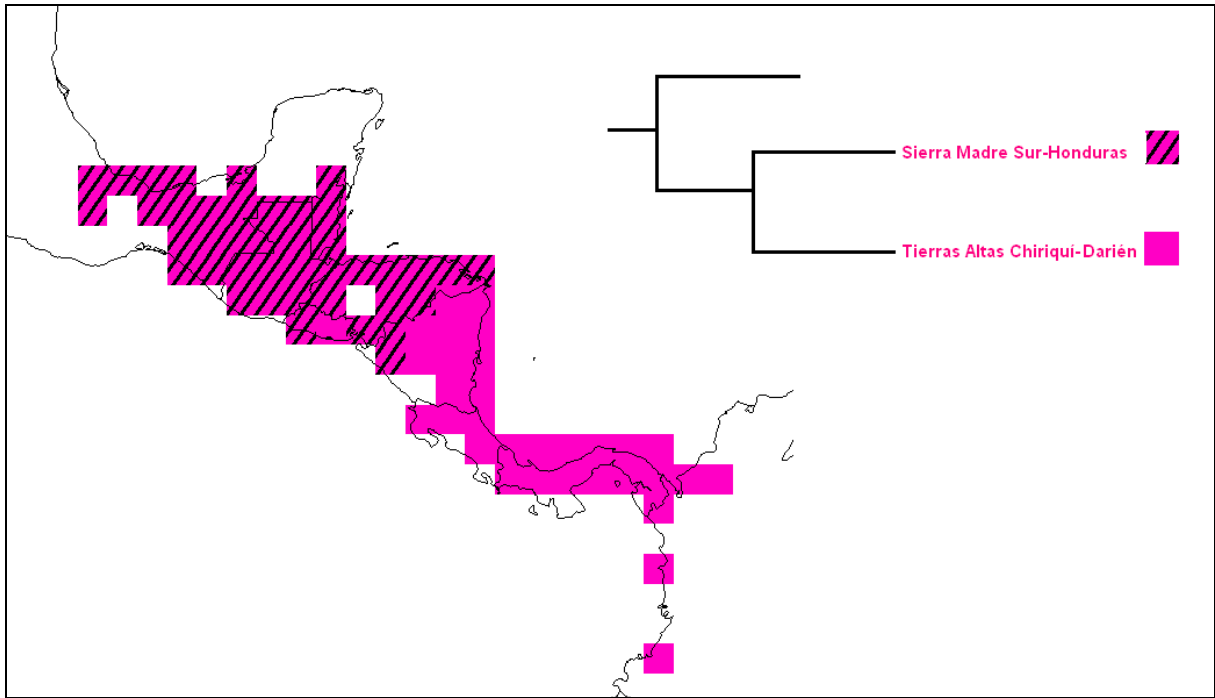


Figura 7. Áreas agrupadas en el clado Mesoamericano

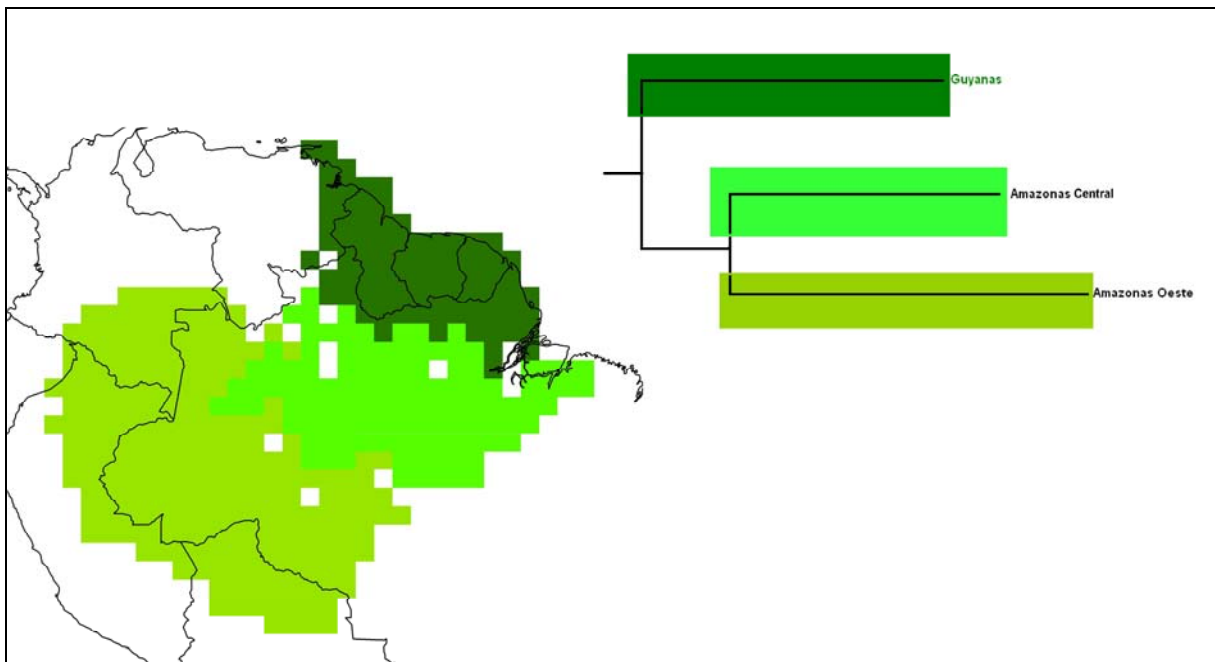


Figura 8. Áreas agrupadas en el clado Amazonas+Guyanas

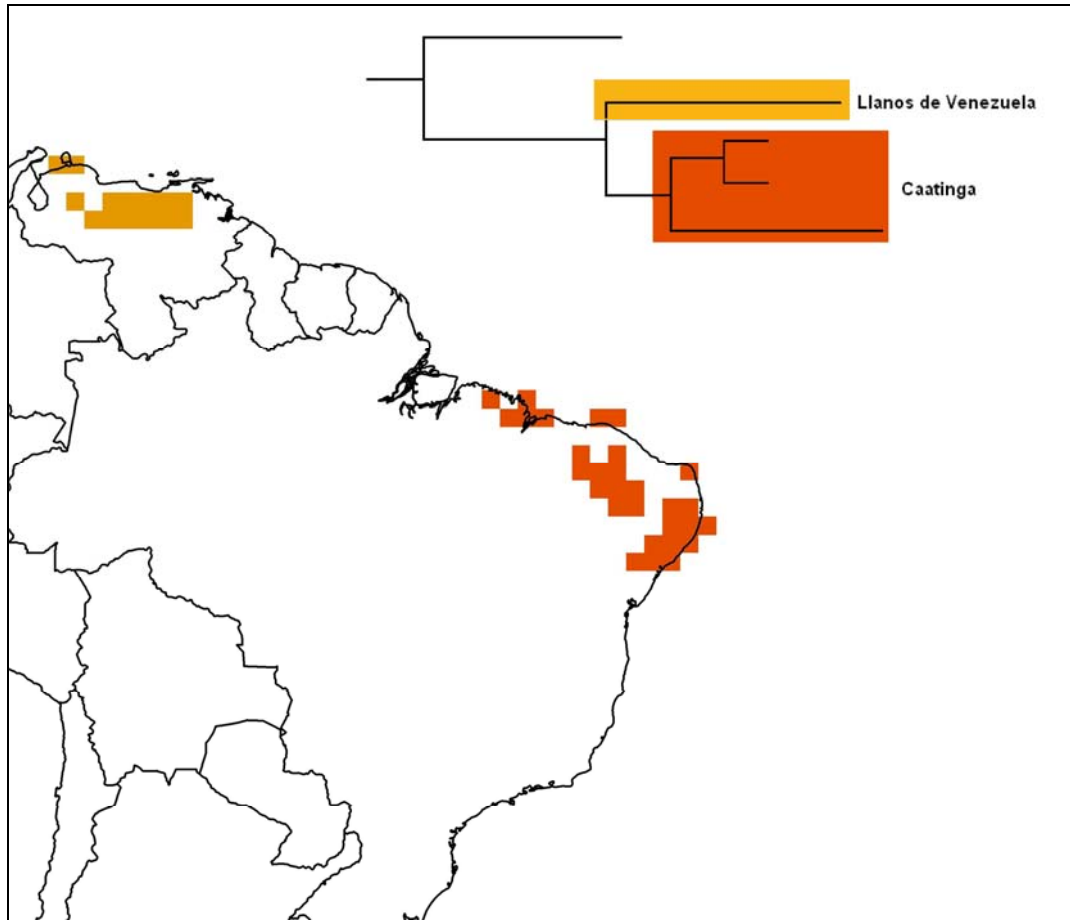


Figura 9. Áreas agrupadas en el clado Caatinga y Llanos de Venezuela

Los nombres de las áreas de endemismo se seleccionaron a partir de su coincidencia con otras propuestas previamente (Cracraft, 1985 y Stotz *et al.*, 1996, Cuadro 1).

Cuadro 1. Equivalencia de las áreas de endemismo delimitadas en este estudio con otras propuestas previas

Nombre área de endemismo en este estudio	Stotz <i>et al</i> (1996)	Cracraft (1985)	Tipo de área
Área 1. Andes Norte	Andes Norte	Andes Norte Sierra de Perijá Cordillera de Mérida	TA
Área 2. Mesoamérica a. Sierra Madre Sur-Honduras b. Tierras Altas Chiriquí-Darín	a. Madrean Highlands b. Chiriquí-Darién Highlands	Chocó (una parte) (TB)	TA
Área 3. Costa Peruana-Pacífico Subtropical	Pacífico subtropical (parte)	Costa Peruana	TB
Área 4. Serra do Mar-Paraná	Bosque Atlántico	Serra do Mar + Paraná	TB
Área 5. Amazonas a. Guyanas b. Amazonas Sur	a. Amazonas Norte b. Amazonas Sur	a. Guyanas b. Rondonia, Belem, Pará	TB

c. Amazonas Oeste		c. Napo, Inambarí e Imerí	
Área 6. Andes Centrales	Andes Centrales	Norte Andes (parte) Andes Peruanos	TA
Área 7. Caatinga y Llanos de Venezuela a. Caatinga b. Llanos	b. Norte Suramérica	a. Caatinga b. Llanos	TB
Área 8. Chaco		Chaco	TB
Área 9. Andes Australes		Andes Australes	TA
TA: tierras altas principalmente TB: Tierras bajas principalmente			

Análisis filogenético para la comparación de árboles. Utilizando como unidades geográficas las áreas de endemismo obtenidas con PAE, se construyeron cuatro cladogramas taxonómicos de área, uno para cada una de las filogenias, incluyendo a la de la familia Cotingidae. La notación parentética se muestra en el cuadro 2, así como la denotación alfanumérica de cada área.

Cuadro 2. Notación parentética de los cladogramas taxonómicos de área

GRUPO	NOTACIÓN PARENTÉTICA	
Tyrannidae (Pipromorphinae)	(((BDEF,ABDEF),((AFI,DER)BDEFI)),((BCDEF,ABDEFI),((BDEI,ADEFGR),(AEF,AB))),((BE(BDEF,BDEFR))))	
Pipridae	(E,EH,((Z,(NR(D,DE)),((BDE(N(BE(N,E))))),(E(N,RE)),(BDE(E(N,DE))))))	
Tityridae	(((BDEF,D),(ABDF,DE)),(DSF,((ABDEFGHR),(DGHR(DSH,ABDEFGHI))))	
Cotingidae	((AF,AEG),((F(C(AF,AF)))(E,AZF),(AF((E(BE(ADFG(ABE,Z))))),(ABDE(D,ADEFHI,B,((S,BDZG)(AB,E))))))	
Áreas de Endemismo:		
A. Andes Norte	E. Amazonas	R. Cerrado (área añadida exclusiva para no-Cotingidae)
B. Mesoamérica	N. Amazonas Central	
C. Costa peruana-Pacífico Subropical	Z. Guyanas	
D. Serra do Mar-Paraná	S. Amazonas Oeste	
F. Andes Centrales	G. Caatinga y Llanos de Venezuela	
	H. Chaco	
	I. Andes Australes	

En el caso del área de endemismo “Amazonas” se consideraron para el análisis, las subáreas: Guyanas, Amazonas Central y Amazonas Oeste; en los casos en los que la distribución del taxón se limitara exclusivamente a alguna de ellas.

Se eligió Cotingidae como cladograma base y el análisis se llevó a cabo de la siguiente manera (Fig. 10):

1. COTINGIDAE + TITYRIDAE = Cladograma General de Área 1 (CGA1)
2. CGA1 + PIPRIDAE = CGA 2
3. CGA2 + TYRANNIDAE = CGA3

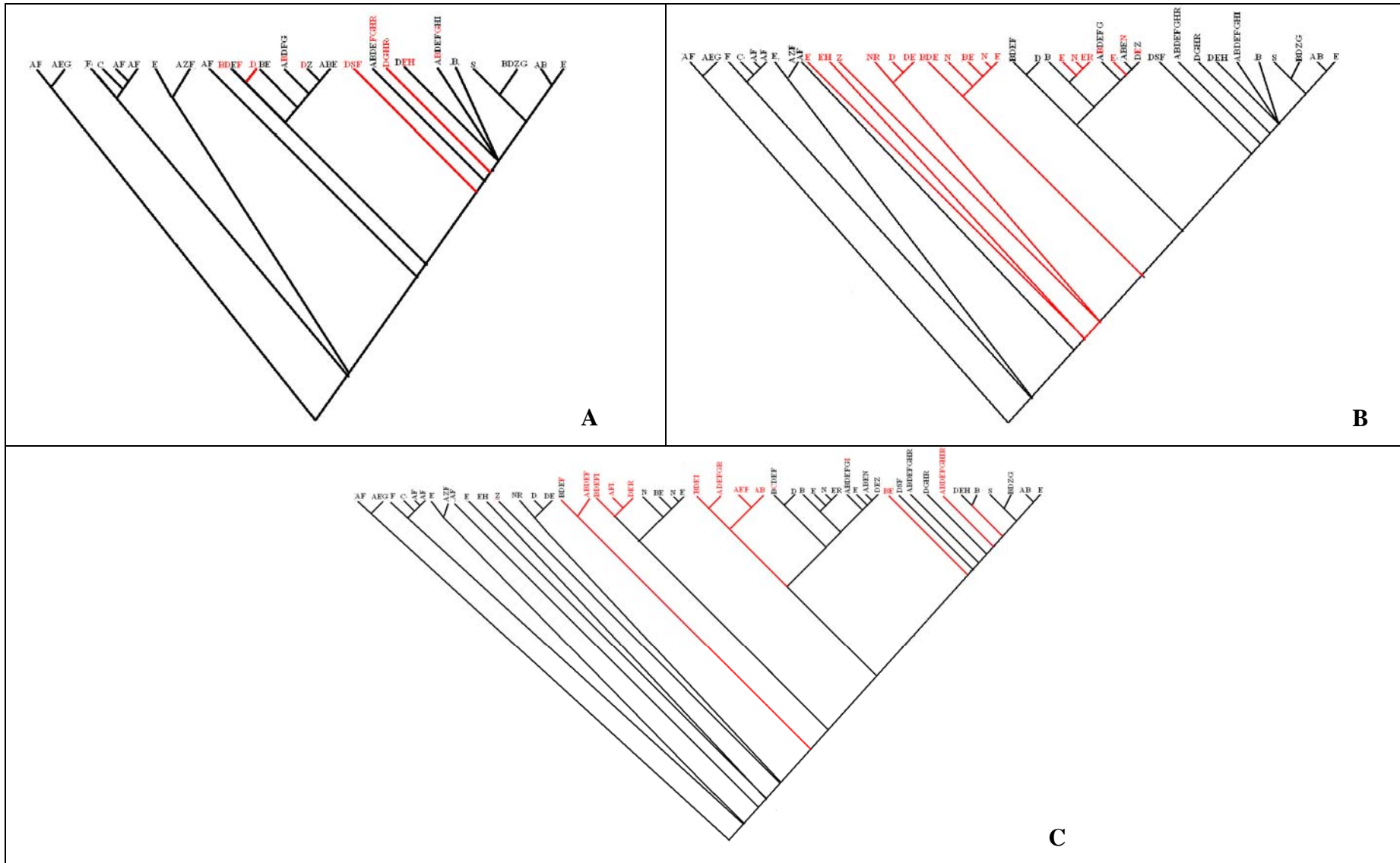


Figura 10. Cladogramas Generales de Área obtenidos en cada comparación. En rojo se muestran los elementos nuevos añadidos. A= CGA1, Cotingidae + Tityridae, B=CG2, Cladograma general de área 1 + Pipridae; y C=CGA3, Cladograma general de área 2 + Tyrannidae

El CGA3 ó CGA Tyrannoidea (por los taxones que lo integran) se encuentra representado por 30 nodos (Fig. 11), en los que los taxones de las cuatro familias se incluyen de diferentes maneras, constituyendo los nodos como se indica en el cuadro 3.

Cuadro 3. Taxones incluidos en cada nodo del cladograma general de área

NODO	COTINGIDAE	TITYRIDAE	PIPRIDAE	TYRANNIDAE
Aa	<i>Ampelioides, Pipreola</i>	No	No	No
Z	<i>Zaratornis,</i> <i>Phytotoma, Ampelion,</i> <i>Doliornis</i>	No	No	No
Y	<i>Phoenicircus,</i> <i>Rupicola</i>	No	No	No
X	<i>Snowornis</i>	No	No	No
X	<i>Snowornis</i>	No	No	No
W	No	No	<i>Tyranneutes Neopelma</i>	No
V	No	No	<i>Xenopipo</i>	No
U	No	No	<i>Antilophia</i> <i>Chiroxiphia</i>	No
t	No	No	No	No
R	No	No	No	<i>Phylloscartes</i> <i>Leptogon</i>
S	No	No	No	No
p	No	No	<i>Lepidotrix</i>	No
Q	No	No	<i>Manacus</i>	<i>Corythops</i> <i>Pseudotriccus</i> <i>Mionectes</i>
O	No	No	No	No
N	No	No	No	<i>Myiornis</i> <i>Hemitriccus</i>
M	No	No	No	<i>Lophotriccus</i> <i>Oncostoma</i>
L	<i>Haematoderus</i>	<i>Schiffornis</i>	No	<i>Todirostrum</i>
K	<i>Querula</i>	No	<i>Heterocercus</i> <i>Pipra</i>	No
J	<i>Pyroderus</i>	<i>Laniisoma</i>	<i>Dixiphia</i>	<i>Poecilotriccus</i>
I	<i>Cephalopterus</i> <i>Perissocephalus</i>	<i>Laniocera</i>	<i>Machacroplenus</i> <i>Pipra</i>	No
H	No	No	No	<i>Cnipodectes</i>
g	No	<i>Iodopleura</i>	No	No
F	<i>Cotinga</i>	<i>Tytira</i>	No	<i>Rhynchocyclus</i>
E	No	<i>Pachyramphus</i>	No	No
D	<i>Lipaugus</i>	<i>Pachyramphus</i>	No	<i>Tolmomyas</i>
C	<i>Tijuca</i>	<i>Pachyramphus</i>	No	No
B	<i>Lipaugus</i> <i>Porphyrolaema</i> <i>Procnias</i>	No	No	No
A	<i>Conioptilon-</i> <i>Gymmoderus</i> <i>Carpodectes</i>	No	No	No

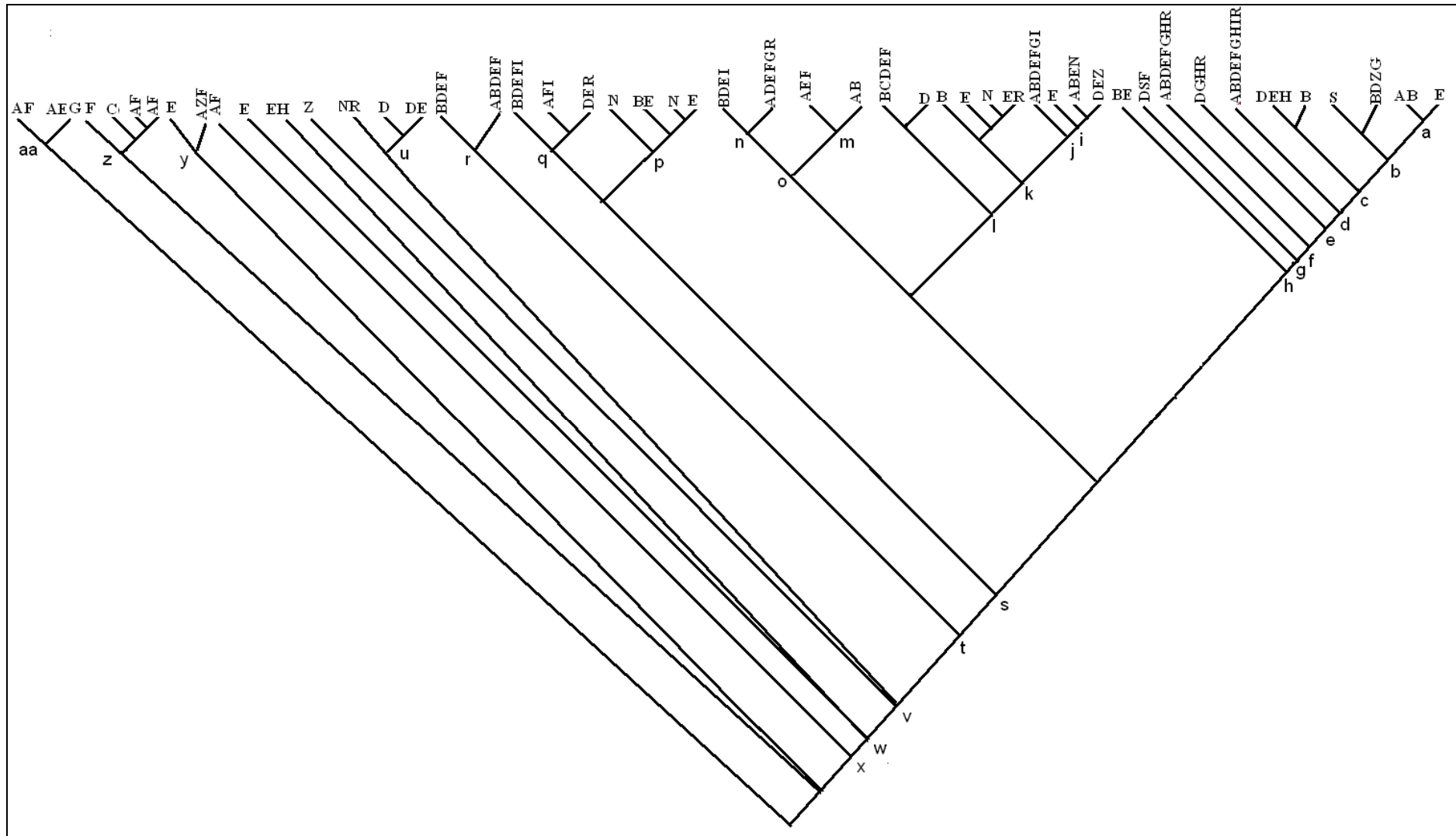


Figura 11. Cladograma General de Área Tyrannoidea

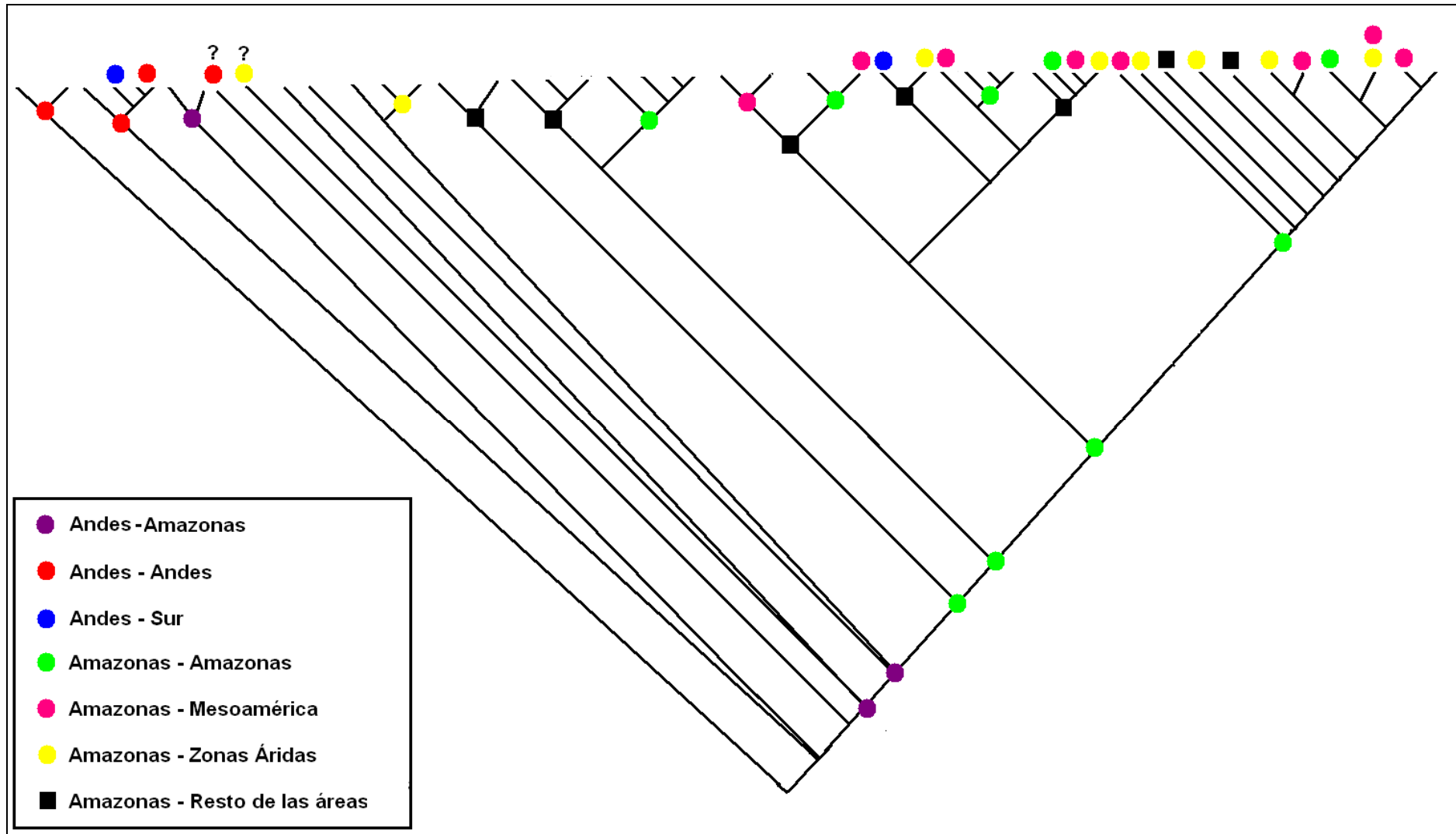


Figura 12. Eventos identificados en el Cladograma General de Área

El análisis de PACT no encontró un único patrón general para Tyrannoidea, al contrario, PACT señala diversos patrones para clados específicos que pueden haberse dado en diferentes tiempos, áreas y en más de una ocasión. A partir de los 30 nodos en el CGA, se identifican al menos los siguientes patrones, relacionados principalmente con el Amazonas+Guyanas y los Andes: Amazonas-Amazonas, Amazonas-Mesoamérica, Andes-Amazonas, Amazonas-Zonas áridas, Andes-Sur, y Andes-Andes. En los nodos más ancestrales se observan eventos andinos, seguidos de una secuencia principalmente amazónica; además involucra la aparición de elementos de zonas áridas y mesoamericanos hacia los nodos más apomórficos (Fig. 12).

De acuerdo con el cladograma general de área para los grupos analizados, las áreas Andinas se relacionan prácticamente independientes de los eventos dentro del Amazonas. Ocurrieron al menos tres eventos importantes dentro de los Andes que se relacionan con la separación de tres grandes clados de cotingas (*Pipreolinae*, *Phytotominae*, *Rupicolinae*), los eventos son de probable vicarianza, con dispersiones involucradas en la diversificación de cada uno.

La diversidad del Amazonas resultó de al menos 6 eventos independientes a esta región, que probablemente provenían de la Guyana como centro de riqueza; y con al menos 4 eventos hacia los Andes. En la parte central del cladograma se observa una serie de dispersiones y diferenciaciones dentro del Amazonas (Fig 12, círculos verdes) para finalizar con eventos del Cuaternario, en las ramas ancestrales, en las que se observan eventos hacia las áreas adyacentes (Fig. 12, cuadros negros y círculos del resto de los colores). Al nivel de las áreas terminales y en los clados más ancestrales, se observan varios eventos del Amazonas hacia los Andes, Andes-Mesoamérica y Zonas Áridas (que incluyen el Bosque Atlántico, Caatinga y Chaco), concordantes con los cambios producidos por las variaciones climáticas del Plio-Pleistoceno y el establecimiento del Istmo de Panamá. El tipo de evento que ocurre (e. g., dispersión, vicarianza), su direccionalidad y posible periodo de ocurrencia, depende del contexto geológico y el grupo en cuestión.

Descripción detallada del cladograma general de áreas. Pese a que en el cladograma general de áreas se observan eventos que influenciaron a todos los grupos analizados no afectan de la misma manera a todos ni en el mismo punto; por lo que la descripción detallada del cladograma permite la visualización particular de la manera en que los diferentes eventos biogeográficos actuaron como determinantes de la distribución de la biodiversidad del

Neotrópico. A continuación se describe cada nodo del cladograma general Tyrannoidea (Fig. 11 Y 12).

Los nodos *z*, *y*, y *x*, forman una politomía que no pudo resolverse con la inclusión de los otros cladogramas, por lo tanto no es posible conocer las relaciones de áreas a este nivel. De hecho es el único grupo incluido en el análisis que presenta dos eventos independientes de evolución andina en la parte basal del cladograma. En los nodos *aa* y *z*, se incluyen los géneros *Ampelioides*, *Pipreola*, *Zaratornis*, *Ampelion*, y *Doliornis*, que son totalmente andinos, excepto por *Pipreola* que tiene una especie representante del área G (Fig. 13). Por su parte, *Phytotoma* es el único género de cotinga encontrado en el área C. El nodo *aa* respresenta una separación vicariante Andes-Andes que afecta al ancestro común *Ampelioides-Pipreola*, y al mismo tiempo de expansión biótica y posterior vicarianza Andes-Llanos, que afecta a *Pipreola* solamente. Por lo tanto, si la diferenciación tuvo lugar en los Andes, el nodo *aa*, es un nodo vicariante dentro de la misma área. Por otra parte, la presencia de *Pipreola* en G, representa un evento de expansión fuera de los Andes a nivel género, pero un evento vicariante para el ancestro *Pipreola* que diferenció en el área G.

Los nodos *z* y *y* representan la segunda evolución independiente hacia los Andes. El nodo *z* es un nodo vicariante principalmente en donde un ancestro *Z* alcanza los Andes Centrales se separa hacia el Norte y hacia el sur de la cordillera. El área C se separa primero (Andes-Sur) de los Andes Centrales, el evento involucra a los géneros *Zaratornis* y *Phytotoma*, con una posible expansión hacia el Sur del ancestro *Z*. La siguiente relación se observa con los andes septentrionales (géneros *Ampelion*, y *Doliornis*), lo que representa una duplicación de las áreas AF-AF (vicarianza Andes-Andes).

Como parte de la politomía inicial, no se entiende la relación de *y* con el resto de los nodos. Sin embargo, involucra la separación de áreas amazónicas y los Andes (géneros *Phoenicircus* y *Rupicola*). Tomando en cuenta la distribución de éstos (ambos con representantes en las Guyanas), es posible que se trate de un evento de vicarianza Amazonas-Andes, en el que sólo *Rupicola* alcanza la cordillera. Finalmente, el nodo *x* (Figs. 13 Y 14), involucra de nuevo el área AF (*Snowornis*), sin embargo, al ser parte de la politomía no es posible asegurar su secuencia de separación del resto de los nodos. No obstante, el nodo *w* forma parte de una secuencia en mayoría amazónica, así que es más probable que se relacione con las secuencias del nodo *z*, y forme parte de los eventos Andes-Andes, además Tello *et al.* (2009) encuentran que *Snowornis* es el grupo hermano de *Rupicola-Phoenicircus* (nodo *Z*).

A partir de esta parte del cladogramas se identifican eventos casi en su totalidad Amazónicos. Los siguientes nodos, *w*, *y* y *u*, involucran a la familia Pipridae (Fig.14). Tampoco se definen las relaciones entre *w* y *y* que muestran politomías dentro del mismo nodo y con otros nodos. *w* está compuesto por una politomía (Amazonas-Chaco), el nodo indica una secuencia Amazonas-Sur. Por otra parte el nodo *v* se encuentra formado por una politomía. El área de las Guyanas se separa de *t* y *u*, en una secuencia imprecisa y en un evento que afecta sólo a Pipridae. Debido al área de gran riqueza y endemismo que representa esta área y a su propuesta como refugio pleistocénico de importancia (Cracraft, 1988) existe la posibilidad de que se trate de un evento vicariante Amazonas-Amazonas (*w-v*) en el que el ancestro común con *w*, ampliamente distribuido dentro la cuenca, restringe parte de su distribución al área de las Guyanas y diferencia en *Xenopipo*. El orden en que esto ocurrió, con respecto a las secuencias *u*, es incierto, a partir del análisis del CGA. En el nodo *u*, por otro lado, se observan dos eventos vicariantes (de contracción y aislamiento) que afectan a *Antilophia* y *Chiroxiphia*, desde el Amazonas hacia la zona sur de la cuenca; y el Amazonas al bosque atlántico (área D), respectivamente.

A partir de los siguientes nodos, el cladograma no presenta más politomías, ya que aquellas existentes se lograron resolver con la información introducida, en cada comparación, durante el PACT. El nodo *r* (Fig. 15) representa eventos en Mesoamérica, por primera vez en el cladograma, por los géneros de Tyrannidae *Phylloscartes* y *Leptogon*. *Phylloscartes* es encontrado en Mesoamérica, los Andes centrales, el Amazonas y Serra do Mar (Bosque Atlántico), mientras que *Leptogon* se encuentra, además de las áreas anteriores, en los Andes Norte; por lo tanto se deduce que es un nodo vicariante Amazonas-Centroamérica, Amazonas-Zonas Áridas y Amazonas-Andes, (ó Amazonas Resto de las Áreas). Para el ancestro *T*, es un evento de expansión y para los Pipromorphinae representa una expansión biótica hacia al norte fuera de Sudamérica, ya sea un evento Amazonas-Mesoamérica, ó Andes-Mesoamérica.

El nodo *s* representa parte de la expansión biótica que comenzó en *T* y que involucra también una expansión para Pipridae, del tipo Amazonas-Mesoamérica, mientras que para Pipromorphinae, que se mantiene en las mismas áreas (ABDEF), representa un evento vicariante a nivel de la subfamilia. En el nodo *q* se observan varias separaciones de área que involucran el Amazonas: (I) Bosque Atlántico-Amazonas-Mesoamérica para Pipromorphinae y Pipridae (*Manacus*), respectivamente; (II) Amazonas-Andes (*Mionectes*), y (III) Amazonas-Bosque Atlántico (*Corythops*).

El nodo *p* representa eventos vicariantes y de restricción de área de distribución dentro del Amazonas (Amazonas-Amazonas) que afectan solamente a los Pipridae del género *Lepidotrix*. Los tres eventos vicariantes dentro del nodo separan a las Guyanas (al menos dos veces, de manera independiente), Mesoamérica y el resto de Amazonas; y de nuevo al Amazonas.

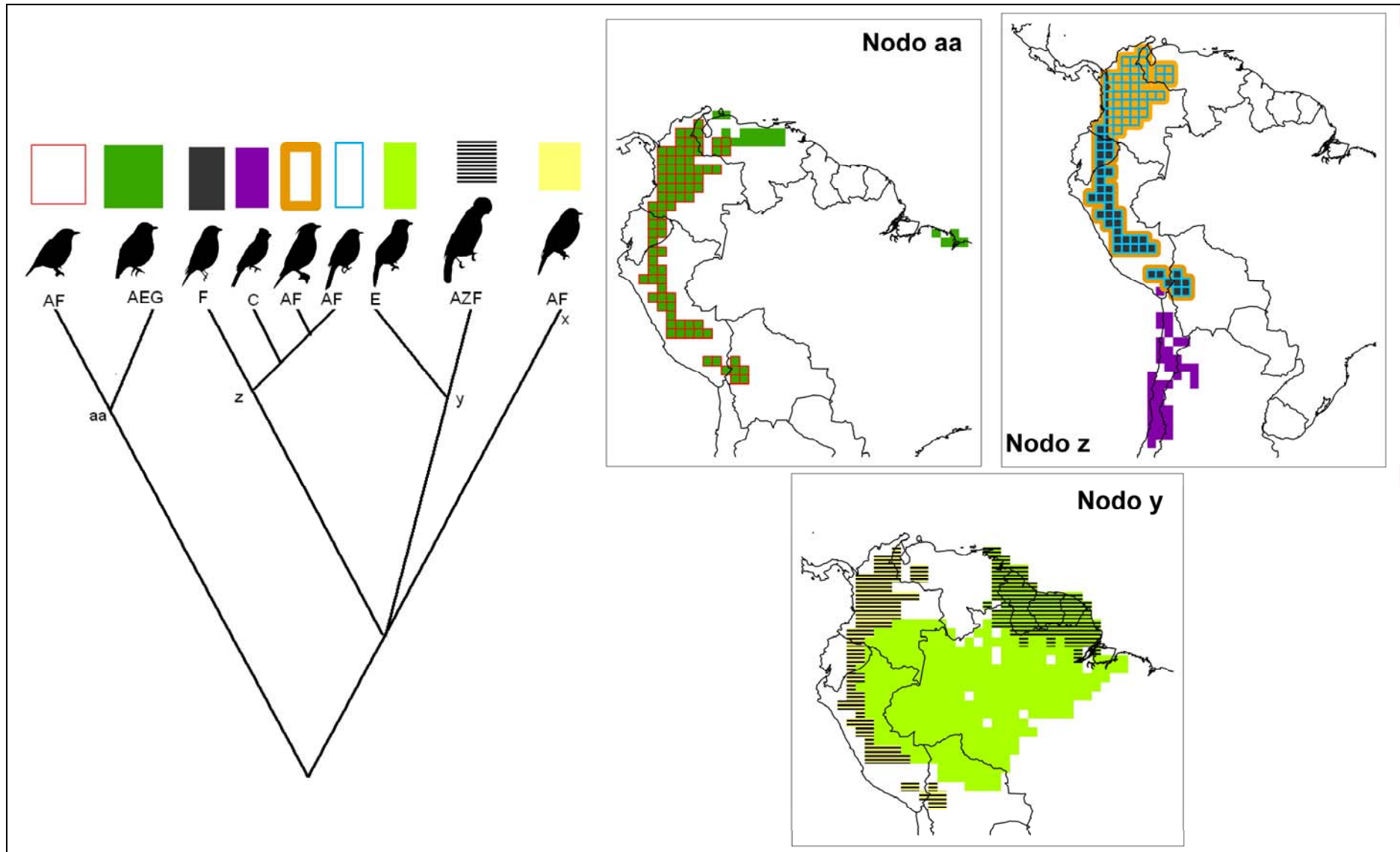


Figura 13. Áreas correspondientes a los nodos *aa*, *z*, *y* y *x*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo.

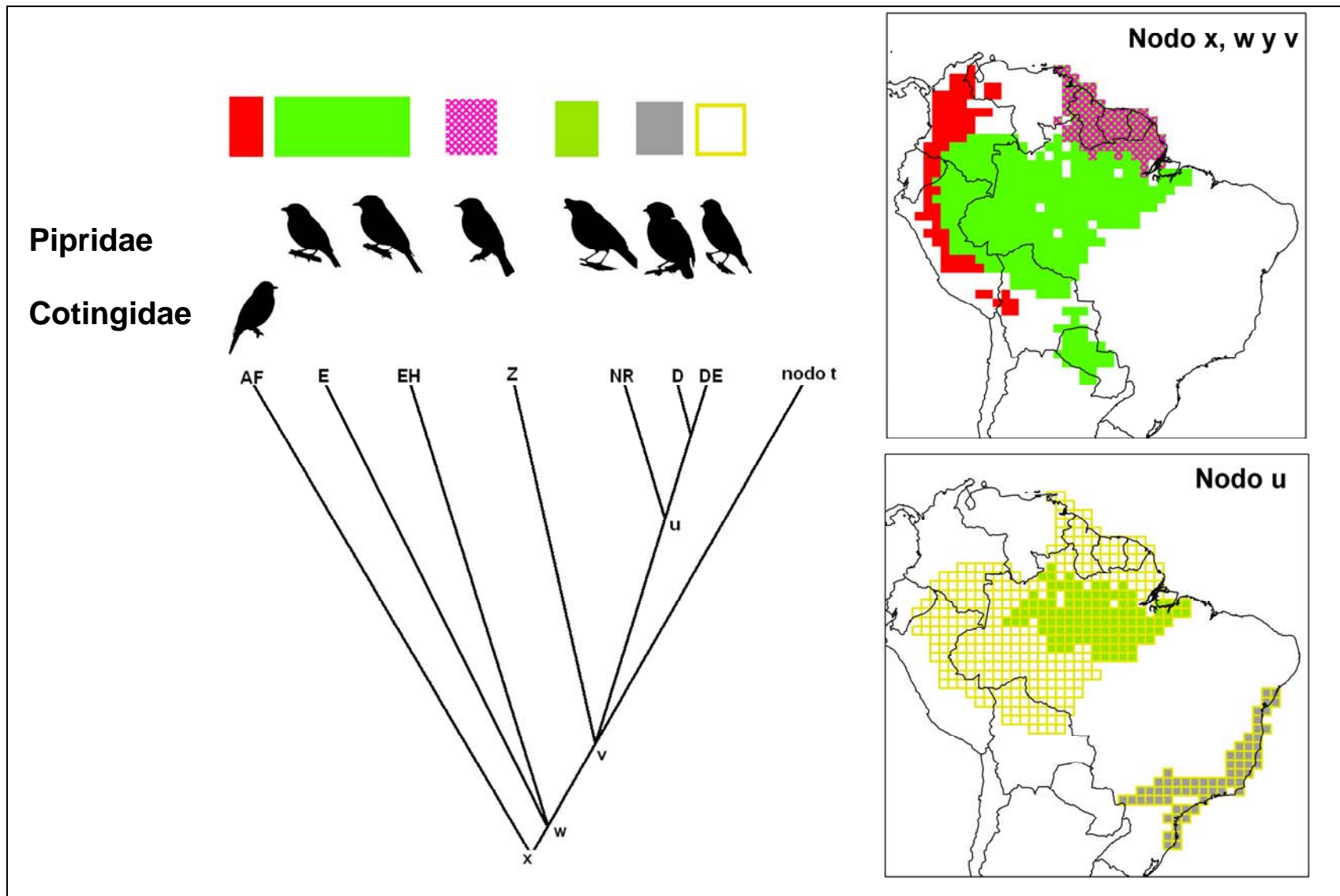


Figura 14. Áreas correspondientes a los nodos *w-u*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

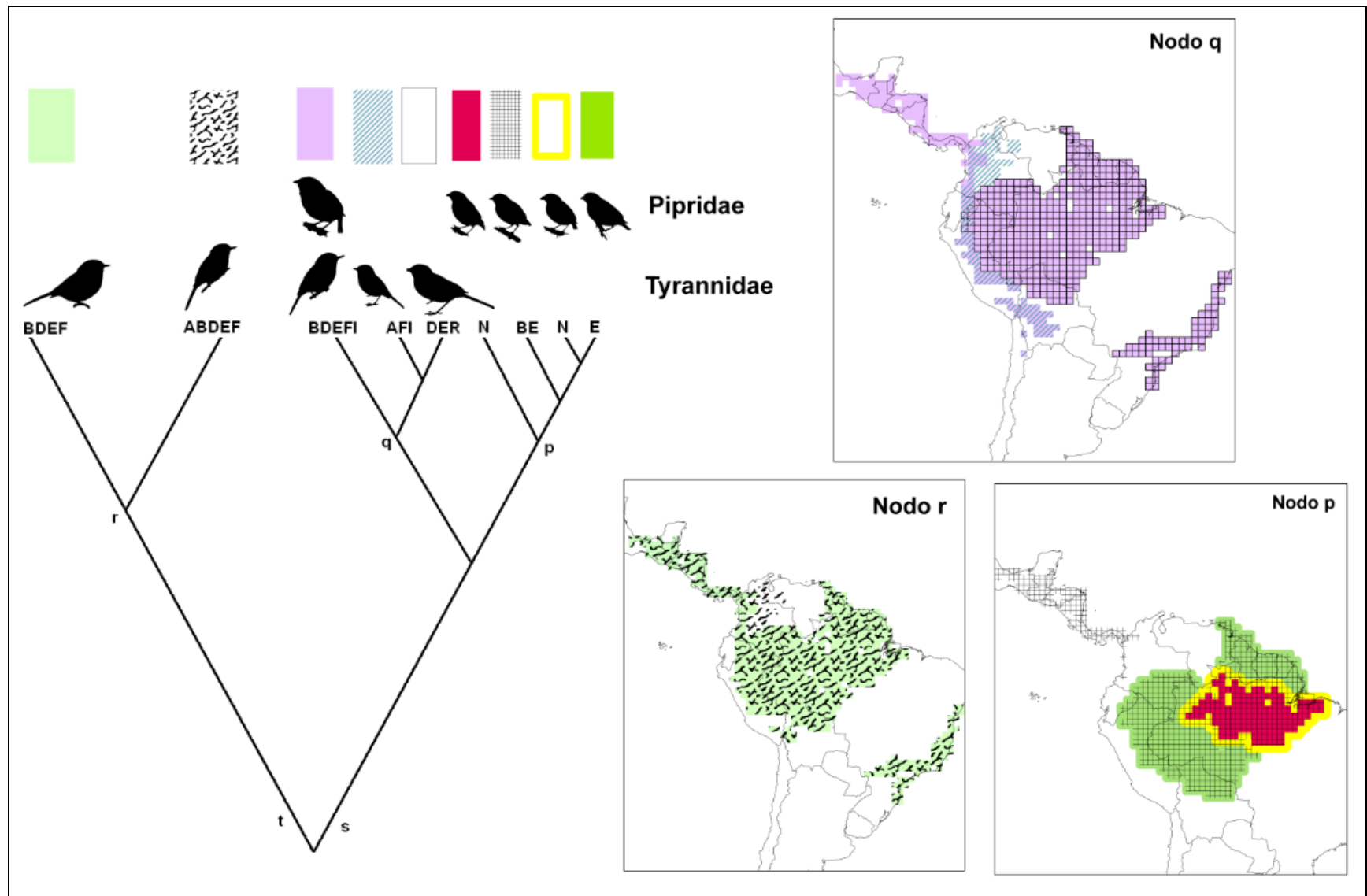


Figura 15. Áreas correspondientes a los nodos *t,s,r,p,q*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

El nodo *o* involucra solamente a Pipromorphinae en un evento vicariante que separa un área de amplia distribución a una más restringida. En el nodo *n* se observa un evento Amazonas-resto de las áreas, que involucran los Andes y zonas áridas, y por otro lado, Mesoamérica y zonas áridas (Fig. 16). En el nodo *m* se observa una secuencia de eventos Amazona-Andes, Andes-Andes y a partir de esta separación, Andes-Centroamérica. A nivel del nodo *o* representan vicarianza, pero a nivel del nodo *n*, pueden incluir dispersión y a nivel del nodo *m*, probable vicarianza, en donde se aísla el norte de los Andes y Mesoamérica (*Oncostoma*), del resto del Amazonas y los Andes centrales (*Lophotriccus*).

El nodo *l* (Fig. 17) representa un nodo vicariante Amazonas-resto de las áreas, en el que las cotingas se mantienen en el Amazonas (*Haematoderus*), Pipromorphinae presenta una expansión al sur (área C, Andes-Sur, *Todirostrum*) y Tityridae, familia que hace su primera aparición dentro del cladograma, presenta el evento vicariante que afecta al género *Schiffornis* y aísla al área D de BDEF (posible Amazonas-Bosque Atlántico).

La separación *l-k* es un evento vicariante Amazonas-Amazonas que da origen a la diferenciación entre *Haematoderus* y *Querula*. El nodo *k* representa una secuencia amazónica vicariante casi por completo. Cotingidae presenta su primera expansión hacia Mesoamérica pasando de un área ancestral el Amazonas (E) a una BE (*Querula*, evento de dispersión Amazonas-Mesoamérica). Pipridae presenta un evento vicariante Amazonas-Amazonas que involucra la aparición de *Pipra* y *Heterocercus*, en el cual, se aísla la parte oriente de la cuenca con respecto al resto.

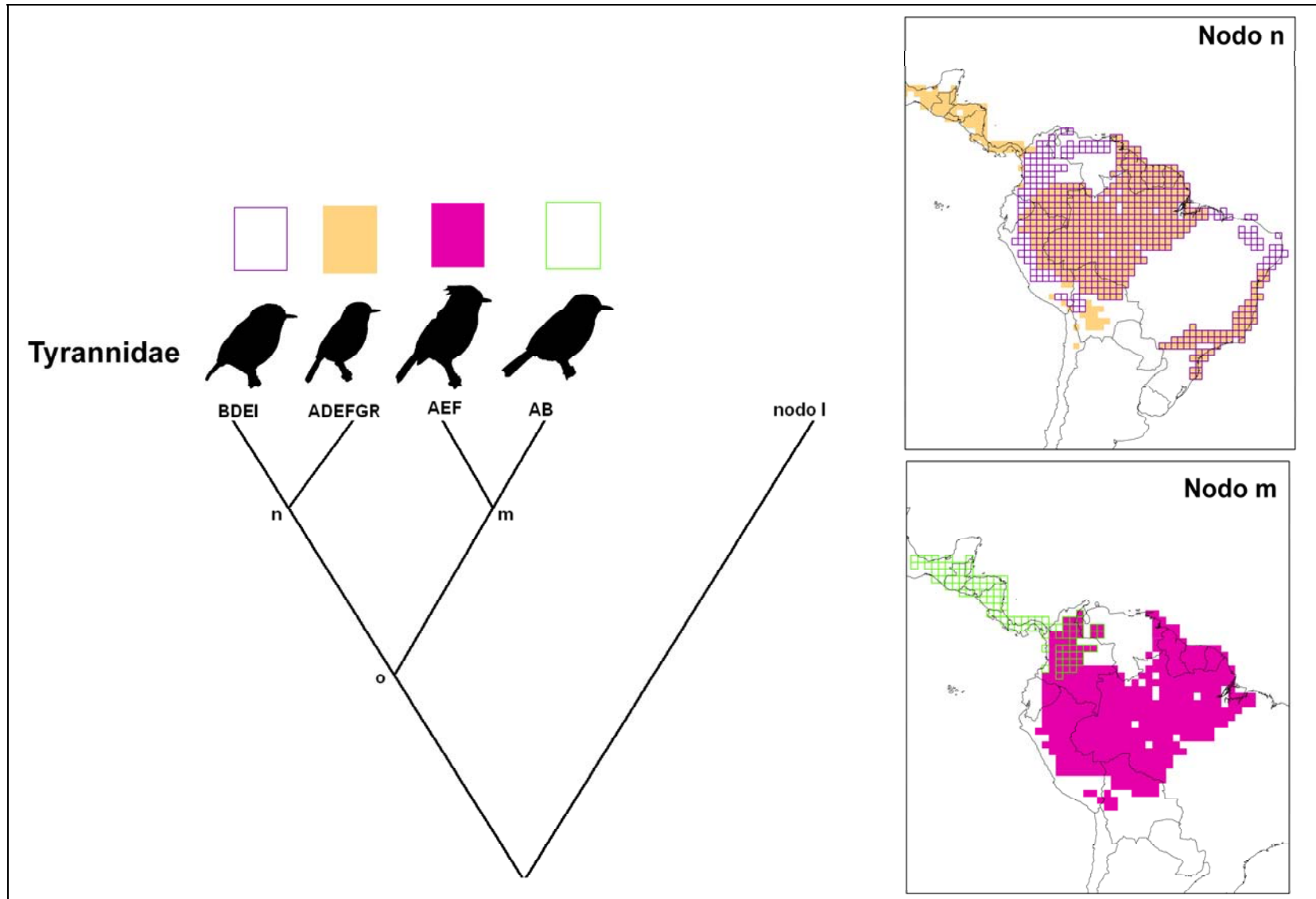


Figura 16. Áreas correspondientes a los nodo *n,o,m*.. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

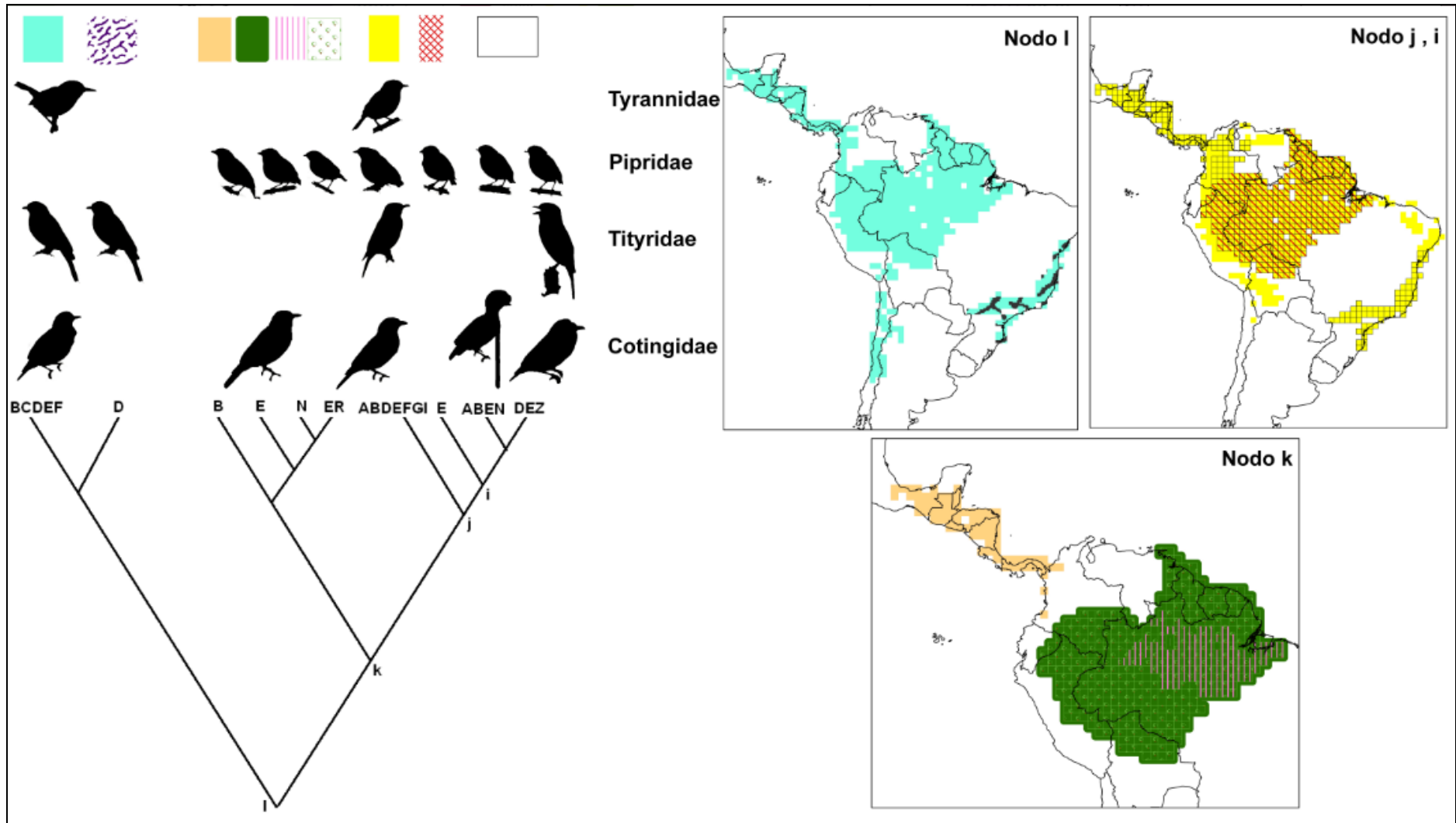


Figura 17. Áreas correspondientes a los nodos *l,k,j,i*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

El nodo *j* representa una expansión para las cuatro familias, siendo el único nodo dentro del cladograma en el que forman parte del mismo evento fuera del Amazonas. Cotingidae presenta un evento vicariante Amazonas-resto de las áreas, en el que el ancestro *K* se diferencia en los ancestros de *Querula* y *Pyroderus*. Este último posee una distribución periférica que posiblemente alcanzó a partir del ancestro amazónico que se dispersó y posteriormente se aisló en las zonas más áridas. De esta manera, *j* es un nodo de expansión a nivel de la familia, pero un nodo vicariante desde el ancestro *J*, que separa las áreas más secas de las más húmedas. Tityridae presenta una pequeña expansión hacia el norte de los Andes (*Laniisoma*, Andes-Andes); Pipridae, mantiene su distribución principalmente amazónica con una expansión al sur hacia el área D desde un área ancestral *K* (Amazonas-Sur, *Dixiphia*); y Pipromorphinae, se dispersa al Norte y Sur de los andes (Andes-Andes, *Poecilotriccus*).

El nodo *I*, es una secuencia de tres eventos; el primero afecta solamente a Pipridae y es vicariante, en el que de una amplia distribución de un ancestro *J* se restringe a una sola área dentro del Amazonas (*Machacropenus*). El siguiente evento involucra a Pipridae y Cotingidae. *Cephalopterus*, es afectado por el evento vicariante, aislándose en las áreas de mayor humedad y altitud, a diferencia del segundo. De esta manera Cotingidae presenta vicarianza a partir de *j*; y especiación *in situ* dentro del Amazonas, seguido de dispersión al norte (Amazonas-Andes) y posterior aislamiento y de nuevo dispersión Andes-Mesoamérica, para *Cephalopterus*. Pipridae presenta una expansión Amazonas-Sur y finalmente, Tityridae también se expande al Sur y posteriormente de se aísla en tierras bajas, en un evento que afecta al ancestro que da origen a *Laniocera*.

La figura 18 muestra los nodos *h-d*. *H* es un nodo vicariante de los Pipromorphinae Amazonas-Mesoamérica que afecta a *Cnipodectes*. El nodo *G* representa un evento de Tityridae, en el que mantiene su distribución indicando especiación dentro de las mismas áreas hacia el Oeste del Amazonas en donde se dan dos eventos de separación Oeste Amazonas-Andes y Oeste Amazonas-Bosque Atlántico (*Iodopleura*).

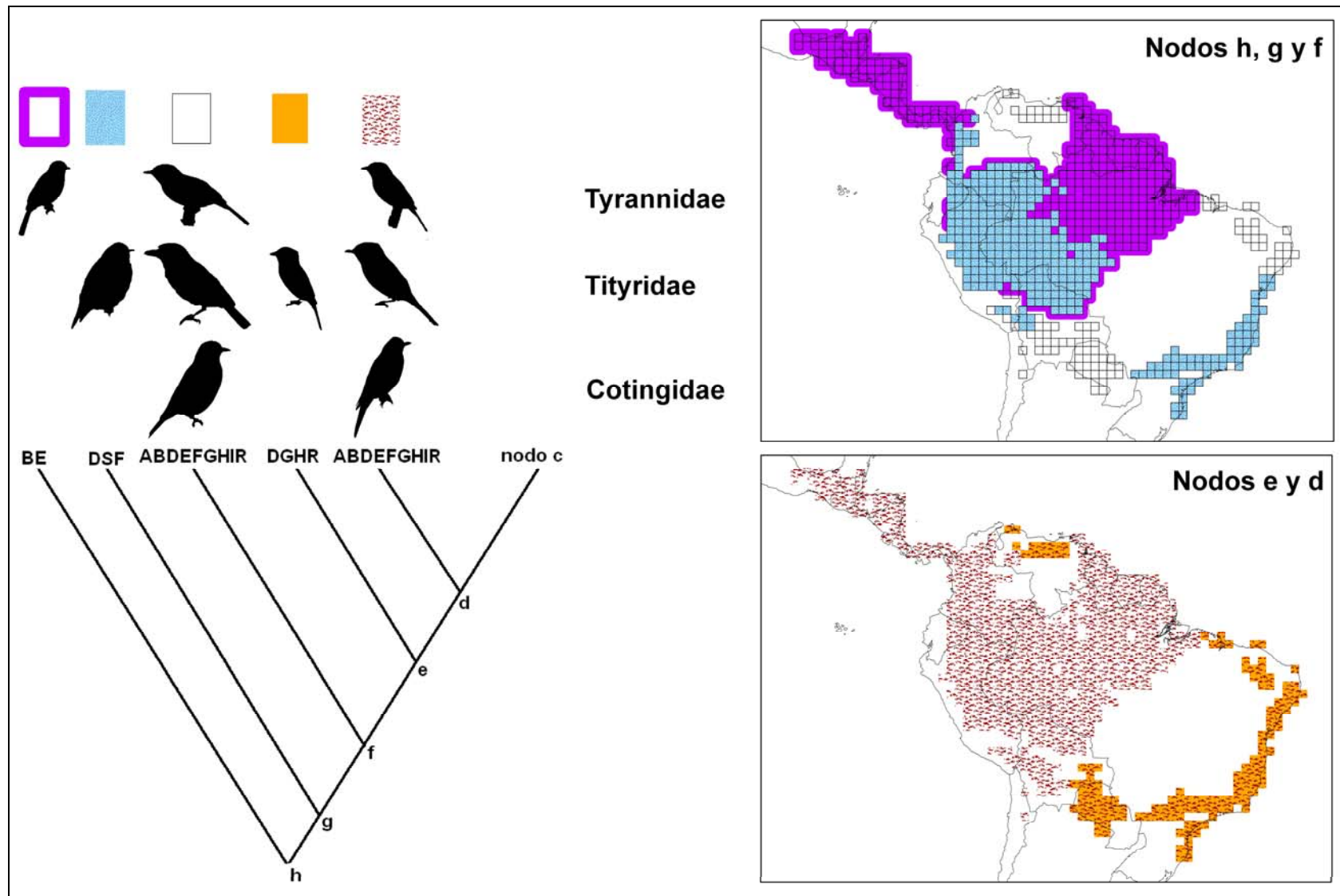


Figura 18. Áreas correspondientes a los nodos *h,g,f,e,d*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

El nodo *f* es, para el resto de los grupos, un evento Amazonas-Zonas áridas. Tityridae se expande por todas las áreas (*Tityra*) y Pipromorphinae alcanza también el sur, además de los Andes centrales, sin perder su distribución en el área BE (*Rhynchocyclus*). En cambio para Cotingidae representa vicarianza Amazonas-resto de las áreas (*Cotinga*), específicamente Amazonas-Amazonas-Oeste del Amazonas y Amazonas-Norte Andes-Centroamérica (la filogenia resuelta del género permitiría distinguir si estos eventos forman parte de una misma secuencia o son independientes). Los nodos *e* y *d* afectan a Tityridae, Cotingidae y Pipromorphinae, las familias mantienen su amplia distribución, los géneros involucrados, *Lipaugus*, *Pachyramphus* y *Tolmomyas*, probablemente son resultado de los mismos eventos Amazonas-resto de las áreas. Tityridae y Pipromorphinae presentan un evento vicariante hacia zonas áridas en *e*. En *d*, *Lipaugus* presenta los mismos eventos que *Cotinga* en el nodo *f*, además de uno hacia zonas áridas.

Finalmente, los nodos más ancestrales del cladograma general de áreas se muestran en la figura 19. Básicamente, involucran exclusivamente a las cotingas. En el nodo *C*, *Pachyramphus*, mantiene su distribución, al igual que *Lipaugus* que alcanza Mesoamérica (Andes-Mesoamérica). Es probable que *Lipaugus* y *Tijuca* sean grupos hermanos, por lo que posiblemente se haya dado un evento vicariante Bosque Atlántico-Bosque Atlántico, sin embargo, es necesario una filogenia más resuelta para distinguirlo de entre uno Amazonas-Bosque Atlántico. En el nodo *b*, posiblemente se observe un evento vicariante Amazonas-Amazonas, en el que un ancestro *B* de amplia distribución en la cuenca ve interrumpida su distribución dando origen a *Porphyrolaema* (Amazonas→Oeste Amazonas) y *Procnias* (Zonas áridas-Guyanas-Centroamérica), siendo este último género el que alcanza distribución al Norte y al Sur. Finalmente, en el nodo *a* existe otro evento vicariante, Amazonas-Amazonas, a partir del ancestro *A* que separa al único género casi confinado a Mesoamérica *Carpodectes* y a los géneros hermanos *Gymnoderus-Conioptilon*, amazónicos. Cabe mencionar que *Xipholena* es el único género no analizado en Ohlson *et al.* (2007), pero se ha sugerido que probablemente, comparte un origen común con *Carpodectes* por lo que el ancestro, lógicamente sería amazónico, con posterior diferenciación de *Carpodectes* en la pendiente oeste de los Andes (Snow, 1982), confirmando el patrón mencionado. De esta manera *Xipholena-Carpodectes* se ve involucrado en un evento Amazonas→Centroamérica; mientras que, *Gymnoderus-Conioptilon*, en uno Amazonas-Oeste del Amazonas.

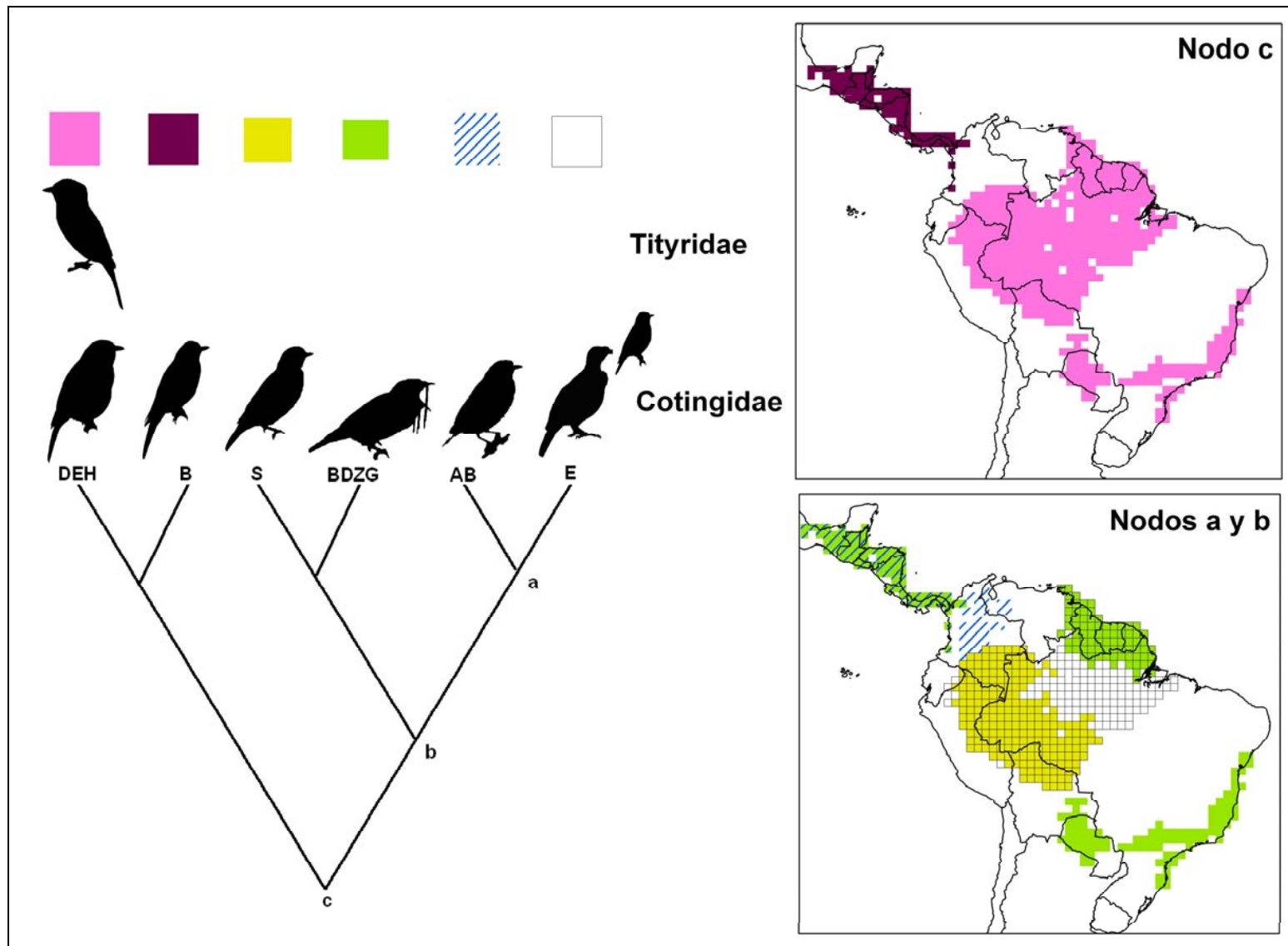


Figura 19. Áreas correspondientes a los nodo *a,b,c*. Los perfiles representan los taxones incluidos en cada nodo

DISCUSIÓN

Las causas determinantes de la diversidad biológica del Neotrópico (e. g. vicarianza, dispersión, extinción) han sido correlacionadas principalmente con sucesos que ocurrieron durante el Cuaternario; la mayoría de las hipótesis restringen su análisis a eventos ocurridos solamente durante el Cuaternario. (e. g. ríos como barreras, cambios climáticos del Pleistoceno). Aquellos previos a esa época permanecen muy poco estudiados, y la mayoría de los trabajos que los consideran son muy recientes por lo que los mecanismos que contribuyeron a la riqueza de especies no están claros (Burnham y Graham, 1999; Moritz *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2009).

La evolución de las familias que conforman a Tyrannoidea, independientemente de sus relaciones filogenéticas reales, ha estado asociada a los eventos geológicos y climáticos que dieron forma al Neotrópico actual. Los resultados obtenidos no apoyan un simple escenario de vicarianza sino que exhiben periodos alternados de vicarianza y dispersión, así como de radiación de los clados seleccionados para el estudio, y que muy probablemente ocurrieron en periodos previos al Cuaternario.

De acuerdo con los resultados, se presentan eventos vicariantes y de dispersión, que afectan de diferente manera, a diferentes niveles y distintas familias. Sin embargo, la historia biogeográfica de las cotingas presenta coincidencias con las grandes secuencias que fue posible identificar con los otros grupos, que básicamente involucran eventos recurrentes dentro y fuera de los dos grandes centros de riqueza: el Amazonas+Guyanas y los Andes (Fig. 12).

Los patrones aquí encontrados han sido reconocidos para otros grupos (Wüster *et al.*, 2005; Brumfield y Edwards, 2007; Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007; Ribas *et al.*, 2007, Cabanne *et al.*, 2008; Miller *et al.*, 2008; Castoe *et al.*, 2009; Elias *et al.*, 2009; Ribas *et al.*, 2009) y se han propuesto diferentes escenarios para explicar cada uno de ellos. De acuerdo con los resultados, se identifican al menos seis separaciones de área en Sudamérica que dieron origen a la fauna Tyrannoidea y/o su distribución actual:

1. Amazonas-Amazonas
 2. Amazonas-Mesoamérica
 3. Andes-Amazonas
 4. Amazonas-Zonas áridas
 5. Andes-Sur
 6. Andes-Andes
-

Tradicionalmente, el Amazonas era considerado como el centro de origen y diversificación de los grupos Neotropicales, sin embargo, varios estudios sugieren historias más complejas, que favorecen modelos de “conectividad compleja” entre las áreas del Neotrópico (Ribas *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2009) y que al igual que en este trabajo se infieren varios eventos dentro y fuera del Amazonas a las áreas aledañas. Siendo los taxones andinos y del escudo de la Guyana las principales fuentes de “migrantes” y diferenciación de clados filogenéticamente más incluyentes. En general, estos modelos parecen favorecer a la dispersión sobre la vicarianza, la cual queda relegada a un segundo plano. Reconstrucciones florísticas del Eoceno, de las tierras altas de Venezuela demuestran que esta área era más diversa que en el presente (Jaramillo *et al.*, 2006), sugiriendo que el hábitat ancestral de muchos grupos con centros de diversidad en los Andes y las Guyanas debió haber sido de tierras bajas. Actualmente la diversidad de esta área es mucho menor a la de las áreas aledañas, sin embargo, sustenta especies pertenecientes a todos los clados encontrados tanto en la Guyana como los Andes. Esta disminución en diversidad puede relacionarse con el incremento en la aridez de la región durante el Holoceno (Marchant y Hooghiemstra, 2004; Rull, 2007)

Los Andes y el Escudo de la Guyana han sufrido una mayor proporción de diversificación *in situ* que el Amazonas que se calcula a una tasa constante desde el Oligoceno (Rull, 2007; Santos *et al.*, 2009). Los eventos paleogeográficos del Oligoceno-Mioceno (Hoorn *et al.*, 1995; Vonhof *et al.*, 2003) proveyeron la base sobre la cual los patrones de endemismo evolucionaron; mientras que durante el Pleistoceno se establecen los patrones de distribución actual. Los eventos paleogeográficos y climáticos que se vienen dando desde el Oligoceno han dado forma al Neotrópico y han influido en la diversificación y los patrones de endemismo observados actualmente. Todos estos incluyen: la aparición del Istmo de Panamá, el sistema Miocénico de cuencas en el Amazonas, la formación de los drenajes de el Amazonas y el Orinoco, y las oscilaciones climáticas del Pleistoceno (Fig. 20).

De acuerdo con el cladograma general de área para los grupos analizados, la diversidad del Amazonas resultó de al menos seis eventos independientes dentro de esta región, que probablemente provenían de la Guyana y los Andes. Además, tres eventos basales en los Andes en desarrollo; probablemente antes y durante de la existencia de la cuenca hidrológica del Mioceno. Las dispersiones más recientes al norte de los Andes debieron ocurrir también durante el establecimiento del sistema de cuencas del Mioceno. Dos incursiones marítimas posteriores, durante el Mioceno, aislaron varios taxones. Durante un periodo de regresión marina, asociado con la progresiva reducción de las cuencas Miocénicas,

ocurre otra dispersión desde el Escudo de la Guyana (Vonhof *et al.*, 2003). Las dispersiones al Escudo de la Guyana – tierras Altas de Venezuela, tuvieron lugar después de que el sistema de cuencas del mioceno retrocedió. Las dispersiones subsecuentes fueron muy recientes, cuando la actual cuenca del Amazonas se estableció (Hoorn, 2006). Todos estos eventos se encuentran relacionados con la separación de áreas más ancestrales del cladograma general de áreas.

Los Andes han tenido una extensa diversificación *in situ* desde el establecimiento de los grupos plesiomórficos, por ejemplo, la separación de Pipreolinae del resto de las cotingas. En otros grupos, en los que tiempos de divergencia se han establecido se observa este mismo patrón, extensa diversificación durante el Eoceno tardío y decremento durante el Oligoceno (e. g. Brumfield y Edwards, 2007; Burns y Racicot, 2009; Santos *et al.*, 2009). El levantamiento de los Andes durante el Plioceno, cuando alcanza sus alturas máximas superiores a los 2,0000 m.s.n.m, representó una barrera muy importante, ya que no se presenta otra dispersión a los Andes. Además el levantamiento se encuentra asociado con cambios ecológicos y una disminución en las tasas de diversificación (Gregory-Wodzicky, 2000).

El levantamiento de los Andes promovió la formación del río Amazonas (Hoorn, 2006); lo que representó un evento vicariante para varios organismos asociados de menor capacidad de dispersión, por ejemplo; el género *Psophia* (Cracraft, *comm pers*). Sin embargo, otros organismos presentaron un período durante la formación del río Amazonas, en el que se presentan el resto de las dispersiones y diferenciaciones; es posible que debido a esto se observen tantos eventos dentro del Amazonas para Tyrannoidea (Fig. 11 Y 12, círculos verdes, nodos *t-h*), para finalizar con eventos del Cuaternario del Amazonas a áreas adyacentes (Fig. 11 Y 12, nodos *o-a*). Estos resultados sugieren que mucha de la diversidad observada actualmente en el Amazonas es resultante de migraciones recientes de distintos taxones seguida de radiación durante al menos los últimos 10 millones de años (Brumfield y Edwards, 2007; Ribas *et al.*, 2009). Muchas de las especies presentes en el Amazonas son descendientes de taxones que alcanzaron la cuenca una vez que se dieron las regresiones marinas y cambios de drenaje del Mioceno, sin embargo, la migración continuó resultando en especies de amplia distribución y clados jóvenes (e. g., *Gymnoderus-Conioptilon*).

Varios eventos en los Andes fueron contemporáneos con el establecimiento de la cuenca del Amazonas, por ejemplo, dispersiones dentro de los Andes, del norte al centro y del norte a las tierras bajas del Chocó, tuvieron lugar antes de que la cordillera alcanzara su máxima altitud y se convirtiera en una barrera geográfica mayor durante el Mioceno-Plioceno (Gregory-Wodzicki, 2000). Los taxones terminales de los nodos andinos también se ven

influenciados por estos eventos. Aunque la resolución del análisis no permite dilucidar con detalle la direccionalidad y tiempo de los eventos, es posible que los resultados puedan indicar que las transiciones de tierras bajas de los Andes a tierra bajas, como el Chocó y el Amazonas, promovieron la diversificación de los grupos (Santos *et al.*, 2009). La evidencia Paleoecológica apoya la introgresión del mar Miocénico sugiriendo una conexión histórica entre el Amazonas y el Chocó (Hoorn, 1994).

En el cladograma se observa que en los nodos terminales suceden una serie de eventos del Amazonas hacia el resto de las áreas. El escudo de la Guyana tiene un alto endemismo, los inmigrantes amazónicos recientes ocuparon las tierras bajas adyacentes y los resultados sugieren que el decremento en la diversidad endémica de las Guyanas puede estar asociado con los cambios ecológicos debidos al colapso de los Paleo-Tepuis y dispersiones repetidas del Amazonas desde el Plioceno (Burnham y Graham, 1999).

La reconexión entre Norteamérica y Sudamérica que ocurrió progresivamente hasta el Plioceno, representó un evento que favoreció la dispersión y vicariza en el límite Mioceno-Plioceno (Wilson, 1988). Durante el Plioceno Medio aumentó el nivel del mar y separó a Centroamérica del Chocó (Coates *et al.*; 1996), lo que promovió la diversificación; así mismo, la conexión intermitente permitió la dispersión de los grupos antes del establecimiento final del Istmo de Panamá. Las incursiones a Mesoamérica se presentan en las secciones apomórficas del cladograma, consistente con la reciente e intermitente conexión entre Sudamérica y Norteamérica.

Los cambios climáticos del Pleistoceno, mediante la aparición y desaparición de corredores áridos y húmedos funcionaron como eventos tanto de vicarianza como de dispersión al permitir el paso de especies de una región a otra, a través de áreas que previo a la oscilación climática no poseían las condiciones necesarias para albergar cierto tipo de especies. Al desaparecer dicho corredor, se presentó un evento vicariante que interrumpió la distribución de las especies (Vivo, 1997; Quijada-Mascareñas *et al.*, 2007). Estas representan las causas más actuales de la distribución de las especies y que se observan en mayoría en las áreas terminales del cladograma general de áreas.

En resumen, los resultados sugieren que la reciente diversificación en el Neotrópico puede deberse a una radiación rápida en el Amazonas en períodos previos al Cuaternario. Las recurrentes dispersiones al, y dentro y fuera del Amazonas sugieren que una amplia porción de la diversidad de Tyrannoideos resulte de “olas de migración” durante al menos los últimos 10 millones de años. La inferencia de dispersiones recientes al Amazonas y el origen geológicamente reciente del bosque Neotropical (Hoorn, 2006) pudo permitir un incremento

reciente en la diversificación. Los análisis filogenéticos realizados en biota tropical (Fjeldsa, 1994; Moritz *et al.*, 2000; Richardson *et al.*, 2001) han argumentado que el Amazonas acumula linajes más viejos, sin embargo, el origen de los linajes no está claro. Los resultados de Santos *et al.* (2009) son los primeros en proveer evidencia del papel mayoritario de los Andes en la diversificación del Neotrópico.

El proceso de radiación Neotropical aún está sucediendo, especialmente en el Chocó-Mesoamérica y el Amazonas (Santos *et al.*, 2009). Las zonas de transición de bosque montano de los Andes y las áreas bajas adyacentes (Chocó y Amazonas) se han convertido en centros de rápida cladogénesis y de riqueza de especies, si bien; dispersiones dentro y a lo largo de los Andes disminuyeron durante el Plioceno, la diversificación se ha intensificado en las tierras bajas aledañas (Hebert *et al.*, 2004).

Cuatro procesos son explicaciones potenciales para la diversidad existente entre las regiones del Neotrópico: (1) procesos vicariantes debido a las condiciones geomorfológicas existentes desde el Mioceno, (2) migración a un área después de que las condiciones geoclimáticas favorables se establecieron, (3) diversificación *in situ* de clados endémicos a pesar de las condiciones geoclimáticas promoviendo la acumulación de especies; y (4) los cambios climáticos Pleistocénicos que ayudaron a conformar la distribución actual de los organismos. Los cuatro patrones aplican a diferentes áreas dependiendo del contexto histórico y el grupo que se trate. Los principales patrones de diversificación en el Neotrópico ya estaban establecidos durante el Mioceno-Plioceno, pero los procesos de radiación Neotropical aun se encuentran en proceso ahora en Mesoamérica y en el bosque Amazónico (Santos *et al.*, 2009).

Biogeografía histórica de la familia Cotingidae.

Patrones de riqueza. Las áreas de mayor riqueza para la familia Cotingidae son el norte de los Andes y el escudo de las Guayanas. Ambas áreas son centros típicos de alta riqueza de especies para otros grupos (Rull, 2007). Desde el Oligoceno han sufrido de una importante y constante diversificación *in situ*; además de recientes migraciones desde el Amazonas (Rull, 2007; Santos *et al.*, 2009).

Los taxones más antiguos de muchos grupos Neotropicales se originaron posiblemente en el escudo de la Guyana y las tierras altas de Venezuela, y se distribuyeron hasta los Andes, a partir de donde se da un evento vicariante que permitió la diversificación independiente promoviendo el establecimiento de ambos como centros de riqueza; es decir, la fauna actual

del escudo de la Guyana y los Andes es descendiente de los ancestros influenciados por el proceso vicariante que dio origen a las divergencias más basales de las cotingas.

El resto de las áreas presenta una menor concentración de especies de Cotingas. El Amazonas es un área de gran diversidad de especies (Haffer, 1970), sin embargo, la composición actual de la biota amazónica ha sido resultado principalmente de dispersiones provenientes de las Guayanas y los Andes, y en menor medida de diversificación *in situ* (Burns y Racicot; 2009; Santos *et al.*, 2009). Áreas como el Bosque Atlántico y Mesoamérica, que albergan una biodiversidad moderada son resultado de el intercambio de biotas provenientes del Amazonas (Costa, 2003) y Norteamérica y Suramérica (Barker, 2007), respectivamente.

Áreas de endemismo. En general, las áreas de endemismo concuerdan con las propuestas en otros estudios (e. g, Cracraft, 1988; Stotz *et al.*, 1996; Porzecanski y Cracraft, 2005); sin embargo, no se obtuvieron las diferentes áreas de endemismo que se proponen para Mesoamérica y el Amazonas. Además, Caatinga y Llanos se incluyeron en un mismo clado, cuando generalmente se les considera áreas de endemismo independientes. La discusión sobre estas dos áreas se reoma más adelante cuando se hable de la historia biogeográfica del grupo.

En el cladograma obtenido con PAE, no se recuperó ninguna relación jerárquica, por lo que la única inferencia que se puede realizar es la identificación de áreas de endemismo, lo cual era uno de los objetivos iniciales de este estudio. El PAE supone que las áreas que comparten taxones están más relacionadas, es decir, comparten una historia común. Sin embargo, para Cotingidae, al ser altamente endémicas no se comparten en diferentes áreas por lo que no se obtiene un resultado que funcione bajo este supuesto. Por otro lado, los patrones de distribución generados por especiación simpátrida, dispersión a larga distancia y extinción, son menos frecuentes o carecer de señal filogenética, pero sí se presentan en la historia biogeográfica de un taxón; el PAE no puede encontrar relaciones entre las áreas pues están oscurecidas por estos patrones. Por ello, los organismos ideales para la aplicación del PAE son los de capacidades de dispersión limitadas y que presentan una historia explicada en su mayoría por vicarianza (Ron, 2000). Esto es algo que no parece ocurrir en Cotingidae por lo que nuevamente no representan el mejor modelo para el uso del PAE más allá de la simple identificación de áreas de endemismo. Garzón-Orduña *et al.* (2008), sugieren que el PAE funciona mejor como una herramienta para la identificación de homología biogeográfica primaria, i. e., áreas de endemismos.

Acerca del uso de PACT. Es importante notar que con tantas áreas duplicadas y taxones ampliamente distribuidos, aumenta la probabilidad de ubicar ambiguamente las áreas durante PACT. Este es un problema previamente reconocido como una de las deficiencias del análisis, desde la manera de implementar el algoritmo hasta el simple hecho de hacerlo a mano (Arias *et al.*, 2008), pero en algunos casos esta ambigüedad es causada por la topología de los cladogramas base, así como la falta de resolución de algunos nodos en las filogenias; su ubicación exacta requeriría entonces, completar y mejorar la resolución de los datos de entrada (Folinsbee y Brooks, 2007). En el caso del trabajo de Folinsbee y Brooks (2007), el cladograma general de áreas que obtienen posee una gran resolución y las probables ambigüedades son fácilmente detectadas. Sin embargo, su grupo de estudio tiene la ventaja de utilizar menos áreas y tener información filogenética muy completa que incluye además un buen registro fósil, a partir del cual se pueden complementar los datos moleculares, establecer tiempos de divergencia y resolver, en la mayoría de los casos, las secuencias de área dudosas. En el presente trabajo, PACT, al carecer de estas características en sus “datos de entrada”, sólo permite el reconocimiento de grandes secuencias “Andino-Amazónicas y viceversa; y hacia las periferias (Mesoamérica, sur de Brasil y los Andes, zonas áridas)”; la obtención de filogenias de mayor resolución para comparar, y el conocimiento de edades mínimas de divergencia, permitirían comprobar cuál de las teorías descritas en los párrafos anteriores es la que explica mejor cada uno de estos eventos y qué grupos está afectando en realidad.

Origen. Aunque no existen tiempos de divergencia establecidos para las cotingas, su evolución y radiación, debe haber sido relativamente reciente (Snow, 2004). Como muchos de los otros grupos de suboscinos probablemente se dio entre el Oligoceno-Mioceno (más de 13m.a.), de tal manera que el levantamiento de los Andes se había completado lo suficiente como para que se desarrollaran bosques templados y subtropicales (Gregory-Wodzicki, 2000; Prereira y Baker, 2004; Santos *et al.*, 2009). De esta manera, los eventos vicariantes más antiguos dentro de la familia (y la diferenciación de sus subfamilias, *sensu* Tello *et al.*, 2009), se dieron durante estas épocas, probablemente en la región Guyana-Andina, la cual se ha propuesto como área ancestral para otros grupos, tomando en cuenta su distribución actual y diversidad (Ribas y Miyaki, 2004; Pereira y Baker, 2004, Ribas *et al.*, 2005; Weckstein, 2005; Aleixo *et al.*, 2006, Ribas *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2009), mientras que las especiaciones más recientes tuvieron lugar durante el Pleistoceno (2.6-0.01 m.a.), como ha sido observado para otros grupos (Burns y Naoki, 2004; Cheviron *et al.*; 2005; Santos *et al.*, 2009).

Tomando en cuenta la teoría del origen de los suboscinos de América por dispersión Trans-Antártica del suboscino ancestral aislado en la Antártica tras la separación de la Gondwana (Ericson *et al.*, 2002) tras su llegada al continente comenzó la diversificación y diferenciación de las superfamilias Furnarioidea y Tyrannoidea hace unos 40 millones de años, durante el Eoceno Medio. En algún punto de la evolución los suboscinos de América fueron ocupando tierras más norteñas hasta alcanzar la Cuenca Amazónica y el escudo de la Guyana, en donde probablemente divergió el ancestro de Cotingidae, que a su vez se separó en dos grupos, uno Andino (Pipreolinae) y otro que se mantuvo en tierras bajas (resto de las cotingas).

El ancestro más reciente se distribuía en áreas que actualmente corresponden a las tierras altas de Venezuela-Guyanas y los Andes nororientales, que son típicos centros de riqueza en otros grupos que presentan un patrón similar, en el que el ancestro sufre un aislamiento en ambas áreas (Escudo de la Guyana/Andes). Esto debió haber ocurrido justo antes y durante la existencia de los drenajes y lagos Miocénicos y la introgresión marina que separa el norte de los Andes durante el Oligoceno (Hoorn *et al.*, 1995 y Vonnhof, 2003), hace unos 24 millones de años. El centro de riqueza para las cotingas son estas mismas áreas, que tuvieron una gran diversificación durante el Oligoceno-Mioceno cuando los clados “mayores” se diferenciaron. Sería interesante probar la hipótesis estableciendo edades mínimas de diversificación, además que los patrones de endemismo y distribución concordarían de manera lógica con eventos paleogeográficos que preceden el Pleistoceno.

Patrón andino en Cotingidae.

- *Pipreolinae*. La divergencia más basal que se muestra en el cladogramas es aquella entre Pipreolinae y el resto de las cotingas. Esta divergencia implica una separación de áreas Andes-Amazona + Guyana, en el que el ancestro Pipreolinae alcanzó la cordillera antes de su levantamiento máximo (Gregory-Wodzicki, 2000); mientras que el ancestro del resto de las cotingas permanece en el área de las Guyanas.

La distribución de Pipreolinae es prácticamente andina por lo que ambos géneros se separaron en los Andes en un evento vicariante Andes→Andes. La distribución altitudinal es lo que separa la distribución de ambos géneros, debido a que probablemente su diferenciación es de las primeras presentadas entre los Cotingidae, esta se dio mientras los Andes seguían alcanzado altura, por lo que el evento vicariante en este caso es el levantamiento de la cordillera (Gregory-Wodzicki, 2000; Schildgen *et al.*, 2007).

Snow (1982) había sugerido que *Pipreola* debía ser un género muy reciente ya que no hay mucha diferenciación morfológica entre sus especies, de hecho, *Ampelioides*, el género hermano, tampoco es tan disimilar a ellas. Sin embargo, *Pipreola* es el género más diverso de entre todas las Cotingas, por lo que seguramente la baja “diferenciación” que se puede observar a simple vista, puede ser debida a que los ambientes montanos son muy estables (Ruggiero y Hawkins, 2008), por lo que no se observa un cambio conspicuo entre los miembros de Pipreolinae como otros de ambientes más dinámicos, como el de Amazonas+Guyanas (Rossetti *et al.*, 2005), ej. Resto de las Cotingas. Además, con el levantamiento de los Andes, además de cambios ecológicos, hubo una disminución en las tasas de diversificación, las dispersiones en y a lo largo de los Andes disminuyeron durante el Plioceno (Santos *et al.*, 2009).

Dos especies de *Pipreola*, que probablemente se encontrarían en la parte más apomórfica de la filogenia del género, *P. formosa* y *P. whitelyi*, tienen una distribución fuera de los Andes. La distribución y aislamiento de ambas especies puede ser explicada por medio de los cambios Pleistocénicos. La existencia de un estrecho desde la base este de los Andes que se extiende hasta Venezuela ha permitido una conexión transitoria con el bosque Amazónico (Costa, 2003, Fig. 20) por medio del cual estos elementos montanos alcanzaron las tierras altas de Venezuela y las Guyanas, y al perderse la conexión quedaron aisladas o con una distribución relictual. De hecho *P. whitelyi* posee una distribución extremadamente restringida (Snow, 2004).

- *Phytotominae*. El “resto de las cotingas” tienen mayor diversidad morfológica que el clado Pipreolinae, y alcanzan su mayor diversidad en el escudo de las Guyanas. En este grupo se dio una segunda separación temprana en los Andes (Guyanas-Amazonas→Andes) en la que se separa el ancestro del grupo monofilético Rupicolinae-Phytotominae (sensu Tello *et al.*, 2009), muy probablemente el levantamiento el establecimiento del sistema de drenaje Miocénico influyó en este evento. Dentro de este mismo grupo existen eventos vicariantes Andes→Andes, debido también al levantamiento de la cordillera, que durante esta serie de divergencias probablemente alcanza sus mayores altitudes, lo cual se ve reflejado en la diferenciación de Phytotominae en donde se encuentran los géneros de Cotingidae que se distribuyen a mayores alturas, *Zaratornis-Doliornis-Ampelion* (hasta más de 4000msnm, Ridgley y Tudor, 1994).

Zaratornis y *Doliornis sclateri*, a pesar de no ser géneros hermanos, poseen una distribución típica de la cordillera andina, “distribución en espejo”, en la que una especie X se encuentra en un área al este de la cordillera y de alguna manera logra alcanzar la ladera oeste

y después de presentarse el evento vicariante, se separan las poblaciones y sobreviene el evento de especiación (Vuilleumier, 1970). Aunque también puede deberse a una reducción del área de distribución ancestral más amplia a lo largo de los Andes (Vuilleumier, 1970). En general, los Andes son considerados una gran barrera geográfica para el flujo génico en una gran variedad de organismos Neotropicales (Zamudio y Greene, 1997; Perdices *et al.*, 2002; Dick *et al.*, 2003).

Dentro de Phytotominae, *Phytotoma* tiene una distribución fuera de los Andes, Andes→Sur, y representa el único evento de ese estilo entre todas las cotingas (de los otros grupos comparados, sólo Tityridae presenta un caso similar). Esta distribución fuera de los Andes, se ha reconocido en otros grupos (Cheviron *et al.*, 2005) y se ha explicado de dos maneras diferentes, ambas relacionadas con corredores biológicos, durante periodos cálidos del Plioceno-Pleistoceno. La primera propone un corredor a lo largo de la costa del pPacífico, desde Ecuador hasta la Patagonia, por lo que *Phytotoma* habría alcanzado el Ecuador desde la parte más baja de los Andes, cercana al Ecuador (6, Fig.19) y desde ahí Chile y Argentina para posteriormente alcanzar las áreas de Chaco. De hecho, la distribución de *P. raimondii* se ha supuesto como relictual de una ancestral más extensa (Snow, 1982). El segundo corredor se propone existió desde la vertiente del Orinoco hasta Chaco (Por, 1992), de ahí, *Phytotoma* alcanzó Argentina y Chile.

- *Rupicolinae*. De acuerdo con la filogenia y su distribución, es un grupo que probablemente tuvo su origen en los Andes y diversificó en *Snowornis* y *Rupicola-Phoenicircus* en un evento Andes→Andes. Con posterior diferenciación en las tierras altas de las Guyanas de *Rupicola* y *Phoenicircus* (Andes→Amazonas). Sin embargo, hasta no tener claras sus relaciones con *Carpornis* (Tello *et al.*, 2009) existe la posibilidad de que el ancestro Rupicolinae haya sido de amplia distribución amazónica o del oeste del Amazonas, ya que se ha propuesto en otros grupos, que a partir de una distribución similar los organismos podían alcanzar el este de los Andes centrales desde el oeste del Amazonas y por la paso más baja de la cordillera, el valle de Marañón (Miller *et al.*, 2008). De esta manera se explicaría la presencia de *Carpornis* en el bosque Atlántico (Amazonas→Bosque Atlántico por medio de corredores) y los eventos que separaran al resto de los integrantes del grupo serían Amazonas→Andes.

En resumen, con respecto a los taxones andinos, se identifican dos eventos Andes→Sur y Andes→Andes. El primero se ha explicado por medio de corredores costeros o circumandinos (Por, 1992; Oliveira y Ratter, 1995; Oliveira *et al.*, 1999), pero en realidad, aun no se tiene una teoría biogeográfica general para esas áreas del Sur de Suramérica, por ejemplo, Cheviron *et al.*, 2005, encuentran que *Geositta*, un ave de ancestros andinos y

distribución similar a *Phytotoma* no coincide con los cambios climáticos del Pleistoceno ni con la teoría de los corredores. Por otro lado, el evento vicariante dentro de los Andes se explica por el alzamiento de la cordillera, aunado a la diferenciación ecológica que se dio como consecuencia de ello (Gregory-Wodzicki, 2000), e incluso a la competencia (Miller *et al.*, 2008). Cabe mencionar que las especiaciones y distribuciones recientes pudieron verse influenciadas por los cambios de clima pleistocénico, ya que se sabe que durante los periodos fríos y húmedos, existió la presencia extensa de glaciares a lo largo de los Andes (Fig. 20) que interrumpía la presencia de especies en algunos casos, mientras que en otros, permitía se volviera continua o incluso alcanzara las laderas oeste, y al momento de retraerse los hielos, la distribución se volvía a interrumpir (Haffer, 1970)

Existe también la posibilidad de eventos Andes→Amazonas, que en algunos casos necesitan ser corroborados, pero que implican, básicamente, la existencia de corredor de bosque seco que conectaba desde el norte de los Andes hasta Venezuela y de ahí hasta las Guyanas (Fig. 20). De esta manera pudieron alcanzar las tierras altas del norte de Sudamérica fuera de los Andes (Costa, 2003).

-*Patrones Amazónicos en Cotingidae.*

- *Amazonas-Amazonas.* Los patrones amazónicos se encuentran en el resto del cladograma. En Cotingidae involucra a Cotinginae o “Cotingas núcleo”. La mayoría de las especies de cotingas, ocurre en tierras bajas. Los patrones amazónicos son los que presentan mayor ocurrencia y mayor cantidad de especies involucradas, especialmente aquellos Amazonas→Amazonas (Guyanas). Este patrón, inicialmente, coincide con la teoría de refugios pleistocénicos de Haffer (1970), tanto para cotingas como grupos relacionados con ellas, en el caso de especiación reciente. De acuerdo con la teoría, las poblaciones se aislaron en estos refugios y se diferenciaron. Cuando las condiciones húmedas y la distribución de los bosques se reestablecieron, las poblaciones de aves aisladas se juntaron, resultando en contactos secundarios que produjeron los patrones que se ven actualmente (alrededor de 10,000 años). Las poblaciones que no diferenciaron mucho durante este periodo, simplemente se “fusionaron” sin dejar rastro de su separación. Haffer cita al menos a tres cotingas en sus trabajos, cuyos patrones son explicados de esta manera, *Phoenicircus* y *Xipholena* (Haffer, 1970) y *Cotinga* (Haffer, 1974). De acuerdo con la posición en las últimas filogenias, es probable que *Xipholena* y *Cotinga* tengan especies que diferenciaron recientemente, en cuanto *Phoenicircus* no es el caso (Ohlson *et al.*, 2007 y Tello *et al.*, 2009). Una vez más, y mientras no se posean tiempos aproximados de la separación de los clados, es más probable explicar

las distribuciones actuales y especiaciones recientes por los cambios climáticos del Pleistoceno; más no la diversificación del grupo entero.

De acuerdo con Amorin (2003), el Amazonas, como es típicamente reconocido, se encuentra formado por dos unidades históricas diferentes, cuyo origen se remonta a una transgresión marina durante el Cretácico que dividió a Sudamérica, sin embargo, por la relativamente reciente diversificación del grupo, es poco probable que este evento haya influenciado de manera directa la distribución y evolución de Cotingidae actual. Pero sin duda definió e influenció los patrones ancestrales de los Tyrannoidea. En todo caso, las dos unidades históricas sugeridas por Amorin (2003) (Guyanas y Escudo brasileño) son de ambientes tropicales muy similares, que una vez establecidas, pudieron permitir la expansión de elementos desde y hacia ambas áreas. Las relaciones con otras áreas, tampoco se ven afectadas en el análisis, ya que el bloque brasileño sigue estando más relacionado hacia el norte con los Andes y Mesoamérica y hacia el sur con la Costa Atlántica como se muestra al menos en el análisis con PACT, ya que el cladograma obtenido con PAE no arrojó relaciones jerárquicas bien definidas. Por otro lado, Nores (1999) explica la diversidad de aves presente en el Amazonas, argumentando que durante el límite Terciario-Cuaternario, se formaron varias islas que fragmentaron el Amazonas, debidas a transgresiones marinas que elevó su nivel 100m, al menos por 800,000 años, favoreciendo la especiación alopátrica. La elevación de los niveles del mar, sumado a los cambios de vegetación debidos a las oscilaciones climáticas (áridos o más húmedos) promovieron los eventos de diferenciación en la biota, mientras que, otros procesos locales mantuvieron su diversidad.

Vonhof *et al.* (2003), propone la existencia de un lago durante el Oligoceno-Mioceno al Oeste del Amazonas (Fig. 20). Este lago mantenía una conexión restringida a los Llanos y por lo tanto al escudo de la Guyana. En ese tiempo el arco de Valpes era la barrera entre los Llanos y el Oeste del Amazonas que se encontraba ocupado en gran parte por el sistema lacustre que durante el Oligoceno ocupó prácticamente todo el Oeste Amazónico reduciéndose hasta desaparecer por completo a finales del Mioceno, cuando se estableció el río Amazonas y se modificó el Drenaje del Orinoco. Es posible que la presencia del lago y su acción como barrera, permitió la diversificación en el escudo de la Guyana, explicando la gran riqueza genérica de Cotingidae presente en él.

Otro accidente geográfico que pudo haber tenido importancia en la diversificación de las cotingas de tierras bajas, es el río Amazonas. Durante el Mioceno temprano, se comenzó a dar un cambio en el drenaje del Norte de los Andes, ríos como el Orinoco modificaron su dirección. Para el Mioceno medio el levantamiento de los Andes causó el primer desarrollo

del Río Amazonas sin establecer su conexión con el atlántico hasta el Mioceno tardío (Hoorn *et al.*, 1995, Fig 20). Las amplias ramas del río pudieron impedir que los organismos con menor capacidad de superar esta barrera se desplazaran a lo largo y ancho de toda la cuenca, interrumpiendo su distribución previa al establecimiento del río (Ribas *et al.*, 2009). Sin embargo, para organismos como las aves, ha sido cuestionada la capacidad del río de interrumpir su distribución (Ribas *et al.*, 2009). Especies de aves como las del género de grúidos, *Psophia* restringen su distribución a la cuenca del Amazonas, encontrando una especie diferente en cada gran brazo del Amazonas (Cracraft, *comm pers*). Pero especies como las de las cotingas no parecen haber sido afectadas en gran medida por el establecimiento del río, aunque no deja de ser probable. Algunos géneros tienen especies que se distribuyen de manera complementaria a lo largo del Amazonas+Guyanas, a veces de manera coincidente con el caudal del Amazonas, por ejemplo: *Phoenicircus*, *Cotinga*, *Cephalopterus*. Sin embargo, la mayoría de los géneros no presenta este caso e incluso, parece no importar, por ejemplo, *Xipholena*, *Querula*, *Gymnoderus*, otras especies de *Cotinga*. En todo caso la distribución complementaria Este-Oeste del Amazonas, entre especies o géneros hermanos de Cotingidae y otros grupos, coincide más con la propuesta de un evento vicariante que de alguna manera separó ambas áreas interrumpiendo el flujo génico entre el este y el oeste (Rossetti *et al.*, 2005; Campbell *et al.*, 2006; Aleixo y Rossetti, 2007).

Todos estos tipos de eventos pueden explicar las separaciones vicariantes encontradas en los nodos Amazónicos, a partir del nodo *t*. Solo es cuestión de delimitar temporalmente tanto a la geología como a los eventos de cladogénesis para definir con mayor precisión cuáles de estos eventos se vieron involucrados en la diversificación de las cotingas, y en que extensión.

- *Amazonas – Andes – Mesoamérica*. Uno de los patrones amazónicos es el Amazonas→Andes, que ya ha sido explicado en párrafos anteriores. Sin embargo, dentro de estos nodos se presenta de una manera diferente. Por ejemplo, los géneros o especies con amplia distribución amazónica y que tienen miembros del mismo grupo en Mesoamérica, generalmente el taxón hermano se distribuye en los Andes del Norte de Colombia, en las laderas occidentales, a partir de donde se supone alcanzan Mesoamérica, mientras los Andes aun seguían levantándose; después de esto se volvieron una barrera aún mayor que ya no pudo cruzarse por organismos de tierras más bajas (DaCosta y Klicka, 2008). El norte de los Andes se levantó rápidamente los últimos 5 a 3 millones de años (Gregory-Wodzicki, 2000) por lo que su coincidencia con la unión de Centroamérica y Sudamérica permitieron la ocurrencia del evento Amazonas→Andes→Mesoamérica. Ejemplos de esto se encuentran en

Cephaloterus, *Xipholena-Carpodectes*, *Cotinga*, *Lipaugus* y *Querula* (todos los géneros que se distribuyen en Mesoamérica con excepción de *Procnias*). Ningún miembro de Cotinginae se distribuye en los Andes sin alcanzar Mesoamérica.

Con respecto al patrón anterior, la colonización de Mesoamérica no pudo ocurrir sino hasta que se formó el puente centroamericano y Panamá se unió a Suramérica hace 3 millones de años (Coates y Obando, 1996). Una vez establecida la conexión se dio el conocido Gran Intercambio Americano, en el que las especies del Norte pudieron alcanzar Suramérica y viceversa (Stehli y Webb, 1985). Para las cotingas, es un evento reciente que ha permitido que algunos géneros amplíen su distribución por Centroamérica, en donde especies (más no géneros) endémicas se han diferenciado. En Mesoamérica existen al menos tres accidentes geográficos que interrumpen la distribución de las poblaciones y su flujo génico, estos son: el Istmo de Tehuantepec, el Valle de Motagua, la depresión de Nicaragua. Cada uno de ellos se señala en la figura 20. El Istmo de Tehuantepec y la Sierra Madre Oriental son especialmente efectivos en impedir el paso de muchas especies hacia el centro de México y viceversa (Sullivan *et al.*, 2000; Morrone y Márquez, 2001; León-Paniagua *et al.*, 2007). Justo es en este punto donde los géneros que alcanzan las latitudes más septentrionales (*Cotinga* y *Lipaugus*) terminan su área de distribución. Por otro lado, el Valle de Motagua es el punto donde el resto de los Cotíngidos mesoamericanos alcanzan la parte más norteña de su distribución; en otros organismos se ha observado la misma disrupción en áreas de distribución (Perdices *et al.*, 2002; Halas *et al.*, 2005; Devitt, 2006). Finalmente, la Depresión de Nicaragua, no parece afectar en gran medida la distribución de Cotingidae, excepto para *Carpodectes*, aunque para otros grupos de aves ha representado una barrera de flujo génico (Pérez-Emán, 2005). La única especie que se distribuye en gran parte de Mesoamérica hasta el Amazonas es *Querula purpurata*.

- Amazonas – Zonas Áridas. Por último, el evento Amazonas→Zonas áridas involucra elementos típicamente montanos, lo que indica que estas áreas han sido una barrera para las especies de tierras bajas amazónicas (Costa *et al.*, 2003). La existencia de un estrecho desde la base este de los Andes que se extiende hasta Venezuela ha permitido una conexión transitoria con el bosque Amazónico (Fig. 20). Elementos que parecen haber utilizado dicho corredor incluyen a la tityra *Laniisoma* y el píprido *Pipra* (Snow, 1982). Debido a su distribución “fragmentada” cotíngidos como *Procnias* y *Pyroderus* pudieron haber ampliado su distribución gracias a dicho corredor.

Muchos géneros o especies hermanas de otros Amazónicos, se encuentran distribuidos en el Bosque Atlántico (Costa, 2003; Cabanne *et al.*, 2008, Ribas *et al.*; 2009), por ejemplo,

Xipholena lamellipennis/artropurpurea, *Tijuca/Lipaugus*, *Cotinga maculata/cayana*, *Lipaugus vociferans/lanioides*. Una de las explicaciones más aceptadas del evento entre Amazonas→Bosque Atlántico es la de la existencia de un gran corredor que permitió el paso de elementos de norte de Sudamérica al Bosque Atlántico (Fig 20) y que al perderse con la aparición de un clima más húmedo durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno, aisló al Bosque Atlántico, Del Amazonas (ya que Cerrado presenta un clima aun más árido) y de otras zonas áridas del norte de Sudamérica (Por, 1992; Oliveira y Ratter, 1995). Este mismo corredor sería el que aisló la parte Este de la Oeste del Amazonas, interviniendo también en un evento vicariante Amazonas→Amazonas. Polen de plantas típicas de bosques de climas áridos han sido encontradas en las partes centrales del Amazonas con lo que se explica la existencia de dicho corredor y su extensión (Oliveira *et al.*, 1999). Otra hipótesis propone que, en vez de un corredor, existieron refugios de bosque seco dentro del Amazonas (figura 18) que funcionaron como islas y permitieron “island hopping” de elementos bióticos del norte de Sudamérica hacia Bosque Atlántico (Oliveira y Ratter, 1995). Una tercera hipótesis que pudo afectar diversificaciones más antiguas, es que durante el Terciario, el Bosque Atlántico y el Amazonas eran continuos pues no existían las áreas áridas que los separaban, específicamente Caatinga, ya que la región de Cerrado ha sido árida desde el Mesozoico (Castoe *et al.*, 2009). Finalmente, Por (1992) sugiere una ruta más que se encontraba a través del río Paraná.

Por otro lado, el área de Caatinga (y Cerrado para los otros grupos), cuyos climas más secos parecieran poco favorecedores para la distribución de estos grupos Amazónicos; se presume fueron alcanzadas durante periodos de mayor humedad en los que el bosque húmedo era continuo y de nuevo aislados por otro periodo seco (que se mantiene hasta la actualidad, Ridgley y Tudor, 1989). Esto hace sugerir a Snow (1982) que la conexión entre el Amazonas y los bosques del este de Brasil, fue la que se fragmentó más recientemente.

Caatinga posee un clima y vegetación casi desértica. Vivo (1997) sugirió que en esta área existió un bosque capaz de mantener especies de mamíferos de bosque tropical (y por lo tanto aves) y que mantenía la conexión entre el Amazonas y el Bosque Atlántico. Este bosque debió establecerse durante el último periodo glacial (18,000-20,000 años, Prado y Gibbs, 1993) Esta última, es una teoría que puede explicar el porqué géneros de Cotingidae como *Lipaugus*, *Tijuca* y *Xipholena*, alcanzan una distribución hasta Caatinga o el Bosque Atlántico. Por otro lado, el corredor costero hipotético desde los Andes a Venezuela y de ahí a las Guayanas, junto con la hipótesis de Vivo (1997), explicaría la distribución de *Pyroderus scutatus* o *Procnias averano*.

El área de Cerrado no es ocupada por ningún miembro de la familia Cotingidae, mientras que sí lo es en las demás familias analizadas. Ha sido considerada la mayor disyunción Sudamericana, siendo un corredor seco de mas de 2 millones de kilómetros cuadrados que restringe la migración de las especies del Amazonas y el Bosque Atlántico (Por, 1992). También, es muy probable que el área haya estado ocupada en algún momento por algún elemento Cotingidae (de los grupos mencionados) que con el cambio de clima, se extinguió o contrajo su área de distribución.



Figura 20. Eventos geológicos y climáticos propuestos que podrían haber afectado la evolución y distribución de Cotingidae.

CONCLUSIONES

Los eventos fuera del Amazonas y los Andes no fueron un evento único en la evolución de las cotingas. Se identifican al menos tres eventos vicariantes en los Andes en la historia temprana de la familia que se relacionan con la diferenciación de Pipreolinae, Phytotominae y Rupicolinae; estos eventos probablemente ocurrieron durante el Oligoceno y Mioceno (levantamiento continuo y gradual de los Andes, Portal Oeste de los Andes y Lago Pebas). Posteriormente, los eventos vicariantes andinos fueron seguidos por una diversificación de especies de tierras bajas dentro del Amazonas (Cotinginae) a partir de ancestros de afinidad Andina (Centro y Norte) y Guyánica. Finalmente, se identifican eventos de dispersión desde estas áreas hacia Mesoamérica (vía los Andes Noroccidentales), el Bosque Atlántico y el resto de las zonas áridas periféricas a la cuenca del Amazonas, con excepción del área de Cerrado.

La comparación con otros miembros de Tyrannoidea sugiere que las familias analizadas en el presente trabajo respondieron de manera similar a estos eventos (diversificación y expansión biótica dentro del Amazonas y hacia las áreas periféricas). La evolución de estas familias refleja tanto eventos vicariantes como de dispersión. Aquellos eventos que determinaron la diversificación de los linajes más ancestrales se presentaron muy probablemente entre el Oligoceno-Mioceno, mientras que las especiaciones recientes y la delimitación de la distribución actual se establecieron durante el Plioceno-Pleistoceno debido a las oscilaciones climáticas con la consecuente aparición y desaparición de islas y corredores bióticos que funcionaron como facilitadores o limitadores de la dispersión, o como eventos vicariantes.

El cladograma general de área de Tyrannoidea apoya la hipótesis de que la diversificación de la biota neotropical es consecuencia de una compleja serie de eventos vicariantes y de dispersión, entre y dentro de los Andes, las Guayanas y el Amazonas que sucedieron más de una vez y en los que probablemente el levantamiento de los Andes tuvo un papel de mayor importancia de la que se le había atribuido.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamovich, A.H., N. B. Díaz, J. J. Morrone. 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 99-117.
- Aleixo A. 2002. Molecular systematics and the role of the “várzea”- “terra-firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk*, 119:621–640
- Aleixo A, T. Burlamaqui, E. C. Goncalves y M. P. C. Schneider. 2006. Molecular systematics of the ocellated woodcreeper complex (Dendrocolaptidae) in tropical South America: implications for taxonomy, conservation, and historical biogeography. *Journal of Ornithology*, 147:125–126
- Aleixo, A., y Rossetti, D. 2007. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *Journal of Ornithology*, 148: 443-453
- Alzate, F., M. A. Quijano-Abril, y J. J. Morrone. 2008. Panbiogeographical analysis of the genus *Bomarea* (Alstroemeriaceae). *Journal of Biogeography*, 35: 1250-1257
- American Ornithologist's Union. 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Ames, P. L. 1971. The morphology of the syrinx in the passerines birds. *Peabody Museum of Natural History Bulletin*, 37.
- Amorin, D. 2003. Dos Amazonias. pp.245-255. En: *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente Bousquets, J. y J. J. Morrone (eds). Las prensas de ciencias. México.D.F.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Petereson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232
- Anderson, R. P. y E. Martínez-Meyer. 2004. Modeling species geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116: 167-179.
- Arias, S. J., I. J. Garzón-Orduña, F. López-Orsorio, E. Parada-Vargas y D. R. Miranda Esquivel. 2008. What is PACT really? *Cladistics*, 24: 813-824.
- Avise, J. C. y D. Walker. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 265: 457-463.

- Barker, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 687–702
- Barker, F. K., A. Cibois, P. Schikler, J. Feinstein, y J. Cracraft. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *PNAS*, 101:11040 - 11045.
- Bates J. M. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification. In: Vieira I, M. A. D’Incao, J. M. C. Silva, y D. Oren (eds) *Diversidade biológica e cultural da Amazônia*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belem, pp 119–138
- Birdsley, J. 2002. Phylogeny of the tyrant flycatchers (Tyrannidae) based on morphology and behavior. *Auk*, 119: 715-734.
- Brigg, J. C. 1996. Tropical Diversity and Conservation. *Conservation Biology*, 10:713-718
- Brooks, D.R. y M. G. P. van Veller, M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819–825.
- Brooks, D. M., L. Pando-Vasquez y A. Ocmín-Petit. 1999. Comparative history of cotingas in the Northern Peruvian Amazon. *Ornitología Neotropical*, 10: 193-206
- Brumfield, R. T., y S. V. Edwards. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* antshrikes. *Evolution*, 61: 346-367
- Burnham R. J., A. Graham. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Annals Missouri Botanical Garden*, 86: 546–589.
- Burns, K. J. y K. Naoki. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical managers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 838-854
- Burns, J. K. y R. A. Racicot. 2009. Molecular phylogenetics of a clade of lowland Tanagers: implications for avian participation in the great american interchange. *Auk*, 126: 635-648
- Cabanne, G. S, F. M. d’Horta, E. H. R. Sarib, F. R. Santos and C. Y. Miyaki. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): Biogeography and systematics implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 760-773
- Campbell K. E., C. D. Frailey, L. Romero-Pittman. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon river system. *Palaeo*, 239:166–219
- Camperi, A. R., y C. A. Darrieu. 2005. Aves del alto Valle del Río Negro, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencia Naturales*, 7: 51-56.

- Castoe, T. A., J. M. Daza, E. N. Smith, M. M. Sasa, U. Kuch, J. A. Campbell, P. T. Chippindale and C. L. Parkinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography*, 36: 88–103
- Chatellanaz, L. M. 2005. Aves del Valle del Río Paraná en la Provincia del Chaco, Argentina: Riqueza, Historia Natural y Conservación. *INSUGEO, Miscelánea*, 14: 527 - 550
- Chesser, R.T., 2004. Molecular systematics of New World suboscine birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 11–24
- Cheviron, Z. A., A. P. Capparella, y F. Vuilleumier. 2005. Molecular phylogenetics relationships among the *Geositta* miners (Furnariidae) and biogeographic implications for avian speciation in Fuego-Patagonia. *The Auk*, 122: 158-174
- Coates A.G., J. A. Obando. 1996. The geological evolution of the Central American Isthmus. Jackson J. B. C., A. F. Budd, A. G. Coates (eds). *Evolution and environment in tropical America*. The University of Chicago Press. Chicago. pp. 21–56.
- Colinvaux, P. A. y P. E. de Oliveira. 2000. Palaeoecology and climate of the Amazon basin during the last glacial cycle. *Journal of Quaternary Science*, 15: 347-356
- Costa, L. P. 2003. The Historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30: 71-86.
- Costa, L., Y. L. R. Leite, G. A. V. da Fonseca, M. Tavares da Fonseca. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 34: 872-881
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the southamerican avifauna: areas of endemism. *American Ornithological Union Ornithology Monographs*, 49–84
- Cracraft, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Biology*, 37: 221–236.
- Crisci, J; M. M. Cigliano; J. Morrone y S. Roig-Juñent. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40:152-171.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. *Sociedad Argentina de Botánica*. Buenos Aires.
- Cuervo A. M.; P. G. W. Salaman; y T. M. Donegan; J. M. Ochoa. 2001. A new species of piha (Cotingidae: Lipaugus) from the Cordillera Central of Colombia. *Ibis*, 143: 353-368

- Dacosta, J. M y J. Klicka. 2008. The Great American Interchange in birds: a phylogenetic perspective with the genus *Trogon*. *Molecular Ecology*, 17: 1328-1343.
- Da Silva, J. M. C. y D. C. Oren. 1996. Application of parsimony análisis of endemicy in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 39: 427-437
- Da Silva, J. M. C., M. C. de Sousa y C. H. M. Castelletti. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85-92
- Deo, A. y R. DeSalle. 2006. Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33: 1511-1526.
- Develey, P. F. y A. Camargo. 2006. As aves da Reserva Florestal do Morro Grande (Cotia, SP). *Biota Neotropica*, 6: 1-16
- Devitt, T.J. 2006. Phylogeography of the western lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology*, 15: 4387–4407
- Dick C.W. K. Abdul-Salim, E. Bermingham. 2003. Molecular systematics reveals cryptic Tertiary diversification of a widespread tropical rainforest tree. *American Naturalist*, 62: 691–703.
- Elias, M., M. Joron, K. Willmott, K. L. Silva-Brandao, V. Kaiser, C. F. Arias, L. M. Gomez-Peñeres, S. Uribe, A. V. Z. Brower, A. V. L. Freitas, y C. Jiggins. *In press*. Out of the Andes: patterns of diversification in clearwing butterflies. *Molecular Ecology*.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, R. H. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, T. A. Peterson, S. . Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M. S. Wisz and N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Ericson, P.G.P., L. christidis, A. Cooper, M. Irestedt, J. Jackson, U.S. Johansson y J. A. Norman. 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 269:235-241.
- Ericson, P.G.P., M. Irestedt y U.S. Johansson. 2003. Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology*, 34: 3–15.
- ESRI. 1999. ArcView ver. 3.2. Environmental Systems Research Inc.

- Faria, C. M.; M. Rodrigues; F. Q. do Amaral, É. Módena, y A. M. Fernandes. 2006. Aves de um fragmento de Mata Atlântica no alto Rio Doce, Minas Gerais: colonização e extinção. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 1217–1230
- Fjeldsa, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 3: 207–226
- Folinsbee, K. E. y D. R. Brooks. 2007. Miocene hominoid biogeography: pulses of dispersal and differentiation. *Journal of Biogeography*, 34: 382-397
- Franco-Rosselli, P. 2001. Estudios panbiogeográficos en Colombia. pp. 221-232. En: Llorente, J., y J. J. Morrone (eds). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, México, D. F.
- García-Barros, P. Gurrea, M. J. Lucíañez, J. M. Cano, M. L. Munguira, J. C. Moreno, H. Sainz, M. J. Sanz, y J. C. Simón. 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.
- Garzón-Orduña, I. J., D. R. Miranda-Esquivel y M. Donato. 2008. Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography*, 35: 903- 913
- Gelis, R. A., H. F. Greeney y C. Dingle. 2006. The nest, eggs, nestlings and fledglings of Fiery-throated Fruiteater *Pipreola chlorolepidota* in north-east Ecuador. *Cotinga*, 26: 10-12
- Giokas, S. y S. Sfenthourakis. 2008. An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *Journal of Biogeography*, 35:893-902
- Glasser, N. F., K. N. Jansson, S. Harrison y J. Kleman. 2008. The glacial geomorphology and Pleistocene history of South America between 38°S and 56°S. *Quaternary Science Reviews*, 27: 365-390
- Goloboff, P. 1994. NONA: A tree searching program. Programa y documentación.
- Greeney H. F., A. McLean; A. D. L. Búcker, R. A. Gelis, D. Cabrera y F. Sornoza. 2006. Nesting biology of the long-wattled umbrellabird (*Cephalopterus penduliger*). Part I: Incubation. *Ornitología Neotropical*, 17: 395–401
- Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin*, 112:1091-1105
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34: 427-433.

- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165:131–137
- Haffer J. 1970. Speciation in some Amazonian forest birds. *Journal of Ornithology*, 111:285–331
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publications Nuttall Ornithology Club*, No. 14.
- Haffer, J. 1990. Avian species richness in tropical South America. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 25: 157-183
- Halas, D. 2005. Historical origins of the east indies marine biodiversity centre. A preliminary phylogenetic biogeographical assessment. Master in Science, Thesis. University of Toronto. 93pp.
- Hebert P., E. Penton, J. Burns, D. Janzen, y W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A*, 101: 14812–14817
- Henry, P. 2008. Aves, Cotingidae, *Doliornis remseni*: Filling distribution gap, habitat, and conservation, Ecuador. *Check List* 4: 1–4
- Hooghiemstra, H. y T. van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the Neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth Science Reviews*, 44: 147–183.
- Hoorn C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeo*, 112:187–238
- Hoorn C. 2006. The birth of the mighty Amazon. *Scientific American*, 294: 52–59.
- Hoorn, C., J. Guerrero, G. Sarmiento, y M. Lorente. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America: *Geology*, 23: 237–240
- Hubert, N. y J. F. Renno. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414–1436
- Humphries, C. J y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. 2a. edición. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 264 pp.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415-427.
- Jaramillo C., M. J. Rueda , G. Mora. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311: 1893–1896.

- Johansson, U.S., M. Irestedt, T.J. Parsons, P. G. P. Ericson. 2002. Basal phylogeny of the Tyrannoidea based on comparisons of cytochrome *b* and exons of nuclear *c-myc* and *RAG-1* genes. *Auk* 119, 984–995.
- Jokat, W., T. Boebel, M. König, y U. Meyer. 2003. Timing and geometry of early Gondwana breakup. *Journal of Geophysics Research*, 108(B9).
- Lanyon, S.M. 1985. Molecular perspectives on higher-level relationships in the Tyrannoidea (Aves). *Systematics. Zoology*, 34: 404–418.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76: 1371-1382.
- Lemos, J. S. 2003. Algumas aves florestais observadas na Área de Proteção Ambiental do Mestre Álvaro, Espírito Santo. *Lundiana* 4:73-75
- León-Paniagua, L., A. G. Navarro-Sigüenza, B. E. Hernández-Baños y J. C. 2007. Diversification of the arboreal mice of the genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae) in the Mesoamerican highlands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 653–664
- Losada-Prado, S., A. M. Carvajal-Lozano y Y. G. Molina-Martínez. 2005. Listado de especies de aves de la cuenca del río Coello (Tolima, Colombia). *Biota Colombiana*, 6:101 - 116, 2005
- Lovejoy, N. R., J. S. Albert, W. G. R. Crampton. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical Fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 5-13
- Luna-Vega, I., J. J. Morrone, O. Alcántara Ayalay D. Espinosa Organista. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution*, 228: 229–239
- Marchant R., H. Hooghiemstra. 2004. Rapid environmental change in African and South American tropics around 4,000 years before present: a review. *Earth Sciences Review*, 66: 217–260.
- Martin Irestedt, Ulf S Johansson, Thomas J Parsons, Per G. P Ericson. 2001. Phylogeny of major lineages of suboscines (Passeriformes) analysed by nuclear DNA sequence data *Journal of Avian Biology* 32:15–25
- Martínez-Meyer, E., A. Townsend Peterson y W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.

- Melo do Santos A. M., D. Rodrigues Cavalcanti, J. M. C. da Silva y M. Tabarelli. 2006. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34: 437-446
- Miller, J. M., E. Bermingham, J. Klicka, P. Escalante, F. S. Raposo do Amara, J. T. Weir y K. Winker. 2008. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 275: 1133-1142
- Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Schneider, y T. B. Smith. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533-563.
- Morrone, J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone J. J. y E. C. Loppretto. 1994. Distributional Patterns of freshwater decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography*, 21: 97-109
- Morrone, J. J. y E. Urtubey. 1997. Historical biogeography of the northern Andes: A cladistic analysis based on five genera of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and Barnadesia (Asteraceae). *Biogeographica*, 73: 115-121.
- Morrone J. J. y J. Márquez. 2001. Halffter's mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858
- Navarro, A. G., A. T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2002. A mexican case study on a centralised data base from World natural history museums. *CODATA. Data Science Journal*, 1: 46-53.
- Nelson, G. y P.Y. Ladiges. 1996. Paralogy in Cladistic Biogeography and Analysis of Paralogy-Free Subtrees. *American Museum Novitates*, 3167:58pp.
- Nihei, S. S., y C. J. B. de Carvahlo. 2005. Distributional patterns of the neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Dzierzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos Zoologia*, 45: 313-326
- Nixon, K. 2000. WinClada, ver.0.9.99. Published by the author, Ithaca.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, 26: 475-485

- Ohlson, J. I., R. O. Prum, P. G. P. Ericson. 2007. A molecular phylogeny of the cotingas (Aves: Cotingidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 25-37.
- Ohlson, J. A., J. Fjeldsa, y P.P. Ericson. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta*, 37: 315–335
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanaya, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. Wettengel, P. Hedao y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience*, 51: 933-938
- Oliveira-Filho, A.T. J. A. Ratter. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52: 141–194
- Oliveira, P.E., A. M. F. Barreto, y K. Suguio. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*. 152: 319–337.
- Pacheco, J. F. y R. Parrini. 2000. Aves do Estado do Rio de Janeiro: Região meridional do vale do rio Paraíba do Sul - retificação de limites e complementação dos registros inéditos mais antigos. *Actualidades Ornitológicas* , 95:12-13.
- Page, R.D.M. 1993. Components user's manual. Release 2.0. The Natural History museum, Londres.
- Page, R. D. M. 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host parasite assemblages. *Cladistics*, 10:155-173
- Parker, T. 1981. Distribution and biology of the white-cheeked Cotinga (*Zaratornis stresemanni*) a high andean frugivore. *Bulletin British Ornithologist's Club*, 101: 256-265.
- Parrado-Roselli A., y J. D. Amaya-Espinel. 2006. Feeding Behavior of Purple-throated Fruitcrow (*Querula purpurata*: Cotingidae) in the Colombian Amazon and Its Implications for Seed Dispersal. *Biotropica*, 38: 561–565
- Patton, J.L. y M. N. F. Da Silva. 1998. Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. pp. 202–216. En: *Endless forms: species and speciation*. Berlocher S. y D. Howard (eds). Oxford University Press, New York.

- Pearson, P. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. Townsend Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117
- Perdices, A., E. Bermingham, A. Montilla y I. Doadrio. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 172–189.
- Pereira, S. L. y A. J. Baker. 2004. Vicariant speciation of curassows (Aves, Cracidae): A hypothesis based on mitochondrial DNA phylogeny. *The Auk*, 121: 682-694
- Pérez-Emán, J.L. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical redstarts (*Myioborus*; Aves, Parulinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 511–528.
- Péricles S., J. Rego, A. Raripe, M. V. Marceliano, I. Sampaio y H. Schneider. 2007. Phylogenetic analyses of the genera *Pipra*, *Lepidothrix* and *Dixiphia* (Pipridae, Passeriformes) using partial cytochrome b and 16S mtDNA genes. *Zoologica Scripta*, 36:565–575
- Peterson, A.T., D.A. Vieglais y J. K. Andreasen. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling: New approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *BioScience*, 51:363-371.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, B. Beard y J. M. Ramsey. 2002. Ecologic Niche modeling and potential reservoirs of Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8:662-667.
- Pizo, M. A., W. R. Silva, M. Galetti y R. Laps. 2002. Frugivory of cotingas of the Atlantic Forest of southeast Brazil. *Ararajuba*, 10: 177-185
- Por, F.D. 1992. *Sooretama: the Atlantic rain forest of Brazil*, p. 130. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Porzecanski, A. L. y J. Cracraft. 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
- Posadas, P. y J.J. Morrone. 2003. Biogeografía histórica de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera) en las regiones Subanártica y chilena central. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62: 75-84
- Prum, R.O., W. E. Lanyon. 1989. Monophyly and phylogeny of the Schiffornis group (Tyrannoidea). *Condor*, 91:444–461.

- Prum, R. O. 1990. A test on the monophyly of the manakins (Pipridae) and of the cotingas (Cotingidae) based on morphology. Occasional papers of the Museum of Zoology the University of Michigan. Number, 723.
- Prum R. O. 1992. Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *American Museum Novitates* 3043: 1-65.
- Prum, R.O., N. H. Rice, J. A. Mobley, y W. W. Dimmick. 2000. A preliminary phylogenetic hypothesis for the Cotingas (Cotingidae) based on mitochondrial DNA. *Auk* 117 (1), 236–241.
- Quijada-Mascareñas, J. A., J. E. Ferguson; C. P. Pook, M. da Graca Salomao; R. S. Thorpe y W. Wüster. 2007. Phylogeographic patterns of Trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: The Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *Journal of Biogeography*, 34: 1296–1312
- Rêgo, P. S., J. Araripe, M. L. Marceliano, I. Sampaio y H. Schneider. 2007. Phylogenetic analyses of the genera *Pipra*, *Lepidothrix* and *Dixiphia* (Pipridae, Passeriformes) using partial cytochrome b and 16S mtDNA genes. *Zoologica Scripta*, 36: 565–575.
- Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz, y K. J. Zimmer. Version. 2009. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Rheindt, F. E., J. A. Norman y L. Christidis. 2008. Phylogenetic relationships of tyrant-flycatchers (Aves: Tyrannidae), with an emphasis on the elaeniine assemblage. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46:88–10
- Ribas C.C., C. Y. Miyaki. 2004. Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the “*solstitialis*” group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 663–675
- Ribas, C. C., L. Joseph; C. Y. Miyaki. 2006. Molecular systematics and patterns of diversification in *Pyrrhura* (Psittacidae), with special reference to the *picta*–*leucotis* complex. *Auk* 123: 660–680
- Ribas, C. C., R. G. Moyle, C. Y. Miyaki, y J. Cracraft. 2007. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in *Pionus* parrots. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 274: 2399-2408.

- Ribas, C. C., R. G. Moyle, C. Y. Miyaki, y J. Cracraft. 2009. Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. *Journal of Biogeography*, 36: 1712–1729
- Richardson J. E., R. T. Pennington, T. D. Pennington, P. M. Hollingsworth. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 5538: 2242–2245
- Ridgely, R. S. y G. Tudor. 1989. *The Birds of South America. Volume I, The oscine passerines.* University of Texas Press. Austin.
- Ridgely, R. S. y G. Tudor. 1994. *The Birds of South America. Volume II, The suboscine passerines.* University of Texas Press. Austin. 814pp.
- Ricklefs, R. E. 2002. Splendid isolation: historical ecology of the South American passerine fauna. *Journal of Avian Biology*, 33:207–211.
- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, México: A parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography*, 30:449-461.
- Ron, S. R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:379-402
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical geography. En: *Analytical biogeography.* pp.437-481. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Myers, A. A., y P. S. Giller (eds). Chapman & Hall. Londres.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in space and time.* Cambridge University Press. Cambridge. 436pp.
- Rossetti, D. F; P. M. Toledo y A. M. Goes. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research*, 63:78–89
- Ruggiero, A. y B. A. Hawkins. 2008. Why do mountains support so many species of birds?. *Ecography*, 31:306-315
- Rull, V. 2007 Holocene global warming and the origin of the Neotropical Gran Sabana in the Venezuelan Guayana. *Journal of Biogeography*. 34, 279–288.
- Rull, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17: 2722–2729
- Salovaara, K. J., G. Cárdenas y H. Tuomisto. 2004. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. *Ecography* 27: 689–700

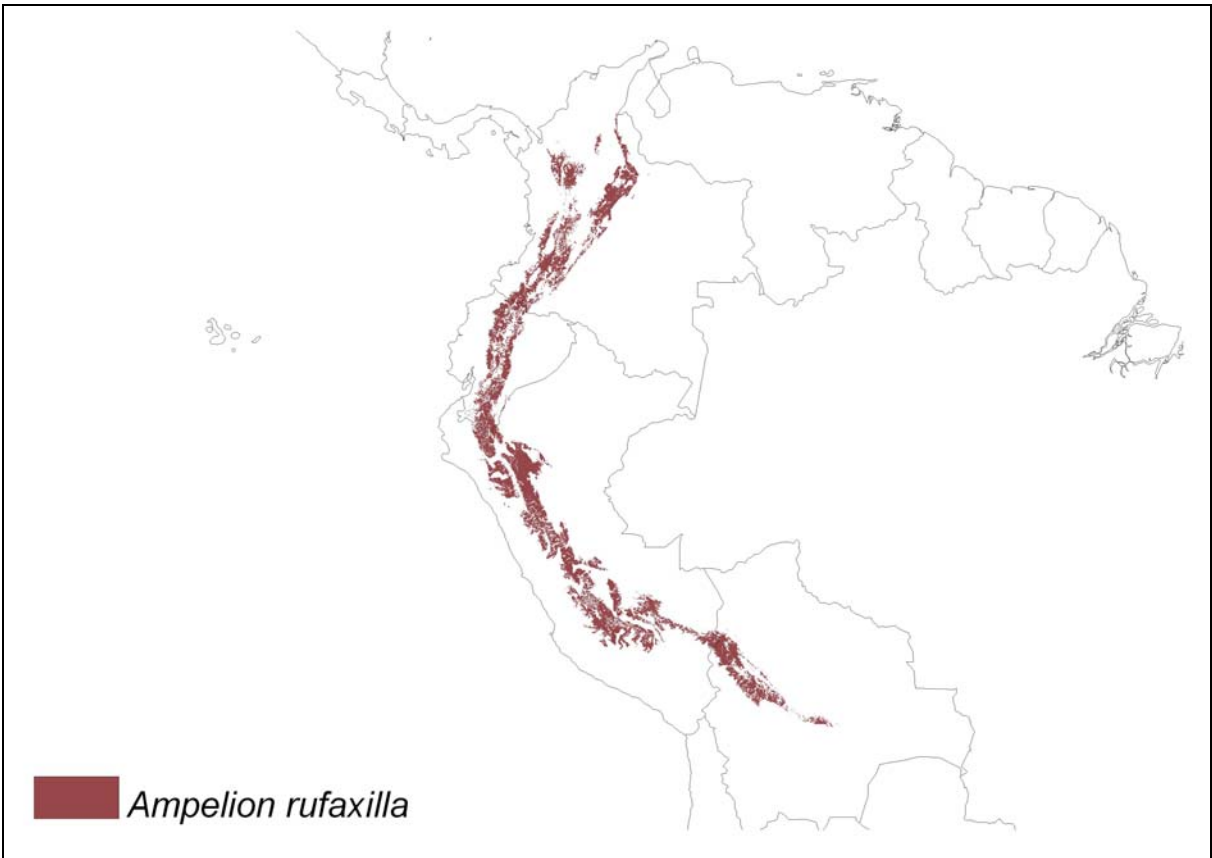
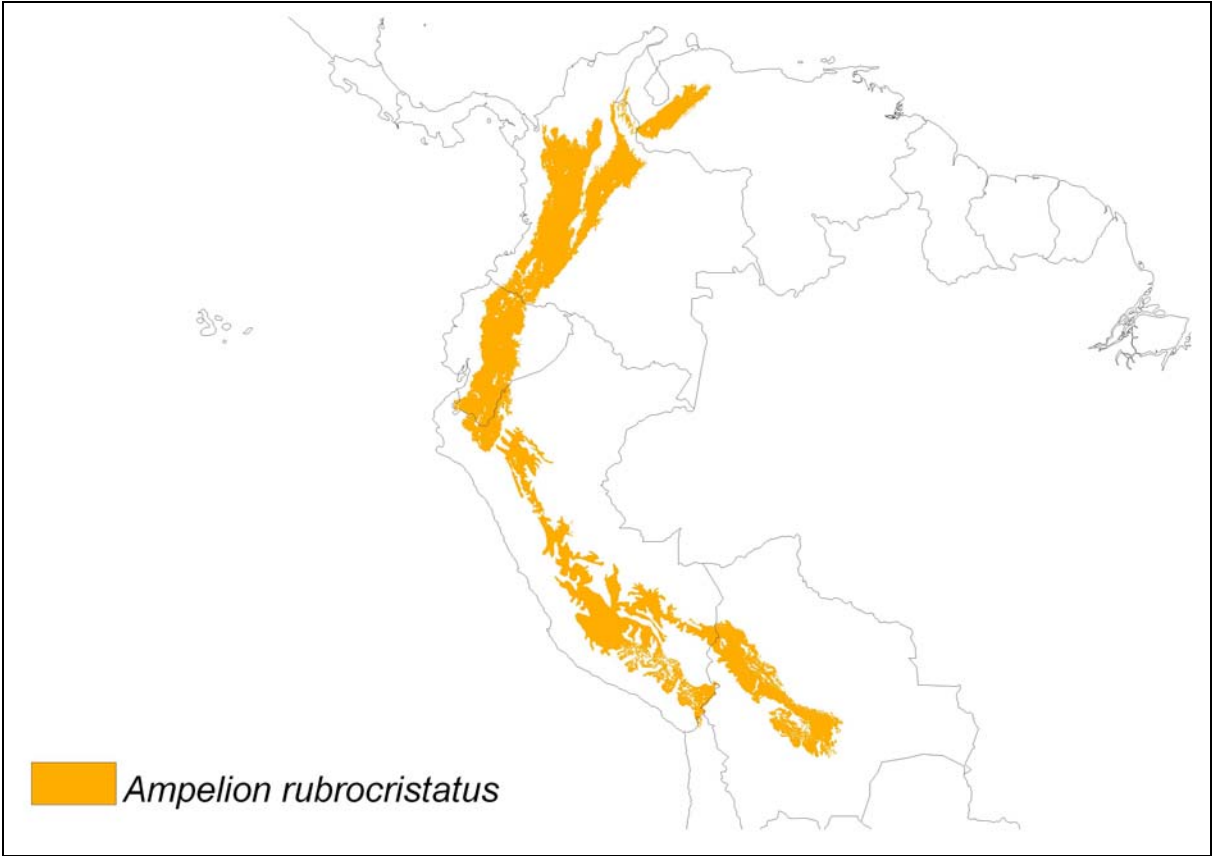
- Sánchez, C., V. Ruiz-Gutiérrez y D. Martínez-A. 2007. Description of Male Vocalizations of the Turquoise Cotinga (*Cotinga ridgwayi*). *The Wilson Journal of Ornithology* 119: 455–458
- Santos, J. C., L. A. Coloma, K. Summers, J. P. Cladwell, R. Ree y D. C. Cannatella. 2009. Amazonian Amphibian Diversity is primarily derived from late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, 7: 448-461
- Saranathan, V., D. Hamilton; G. V. N. Powell, D. E. Kroodsma y R. O. Prum. 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). *Molecular Ecology*, 16: 3689–3702
- Schildgen, T. F., K. V. Hodges, K. X. Whipple, P. W. Reiners y M. S. Pringle. 2007. Uplift of the western margin of the Andean plateau revealed from canyon incision history, southern Peru. *Geology*, 35: 523-526
- Sibley, C.G., y J. E. Ahlquist. 1985. Phylogeny and Classification of New World Suboscine passerines. In: Buckley, P.A., Foster, M.S., Morton, E.S., Ridgley, R.S., Buckley, F.G. (Eds.), *Neotropical Ornithology*, AOU Ornithological Monographs 36, pp. 396–428.
- Sibley, C. G. y J. E. Alquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 976 p.
- Silveira, L. F., F. Mendoza. 2002. A avifauna da a regio de vila bela da Santissima Trindade, Mato Grosso. *Papeis Avulsos de Zool*, 42: 265- 286
- Smith, D. L. 1985. Caribbean Plate Relative Motions. pp: 17-118. En: Stehli, F. G. y S. D. Webb (eds). *The great American biotic interchange*. Plenum. New York.
- Snow, D. W. 1979. Tityrinae, Pipridae, Cotingidae. p229-308. In M. A. Traylor (ed.). *Checklist of birds of the world*. Vol. VIII. 'Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA.
- Snow, D. W. 1982. *The Cotingas*. British Museum of Natural History. Cornell University Press. New York. 203p.
- Snow, D. W. 2004. Family Cotingidae (cotingas). Pp. 32-108 *in Handbook of the Birds of the World*, Vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails. (del Hoyo, J., A. Elliot and D. A. Christie, eds.). Lynx Edicions, Barcelona.
- Sfenthourakis, S. y S. Giokas. 1998. A biogeographical analysis of Greek Oniscidean endemism. *Israel Journal of Zoology*, 44: 273–282.
- Stehli, F. G., y S. D. Webb. 1985. *The Great American biotic Interchange*. Plenum, New York.

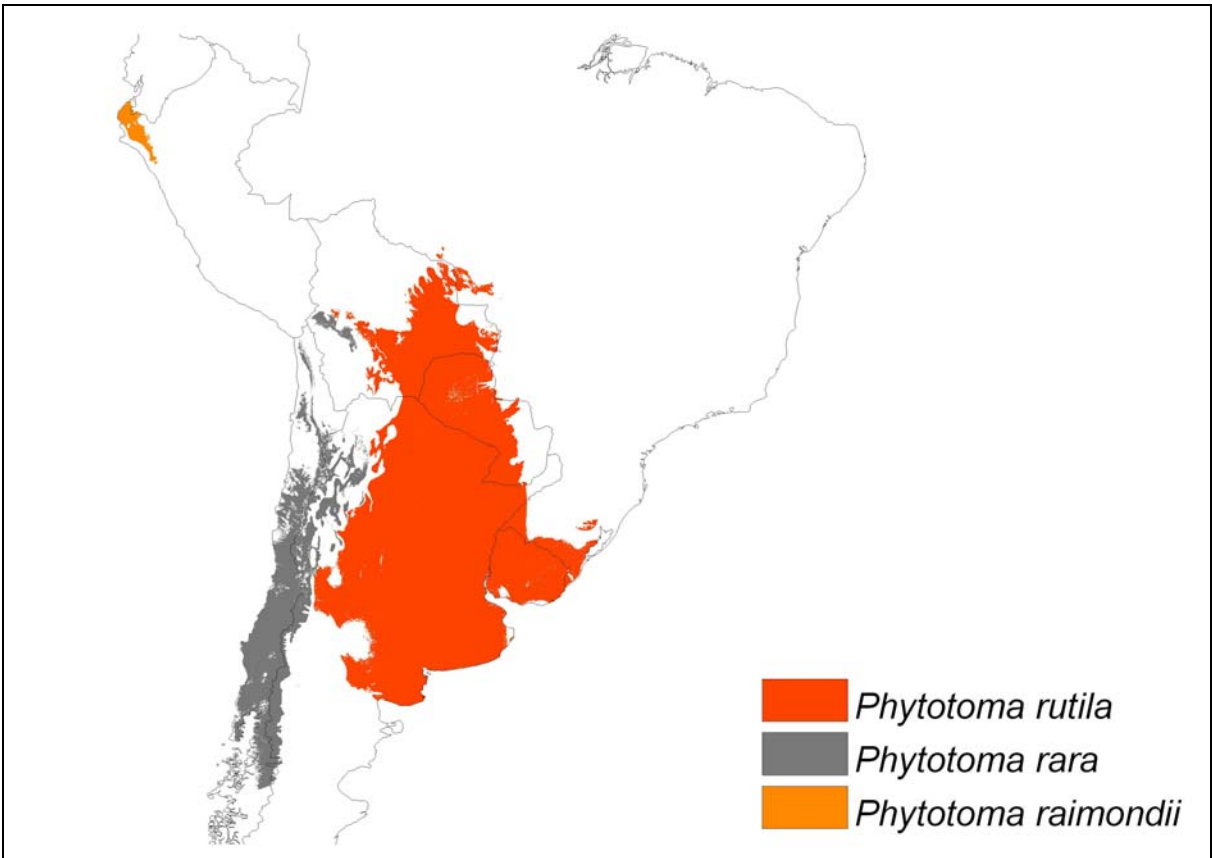
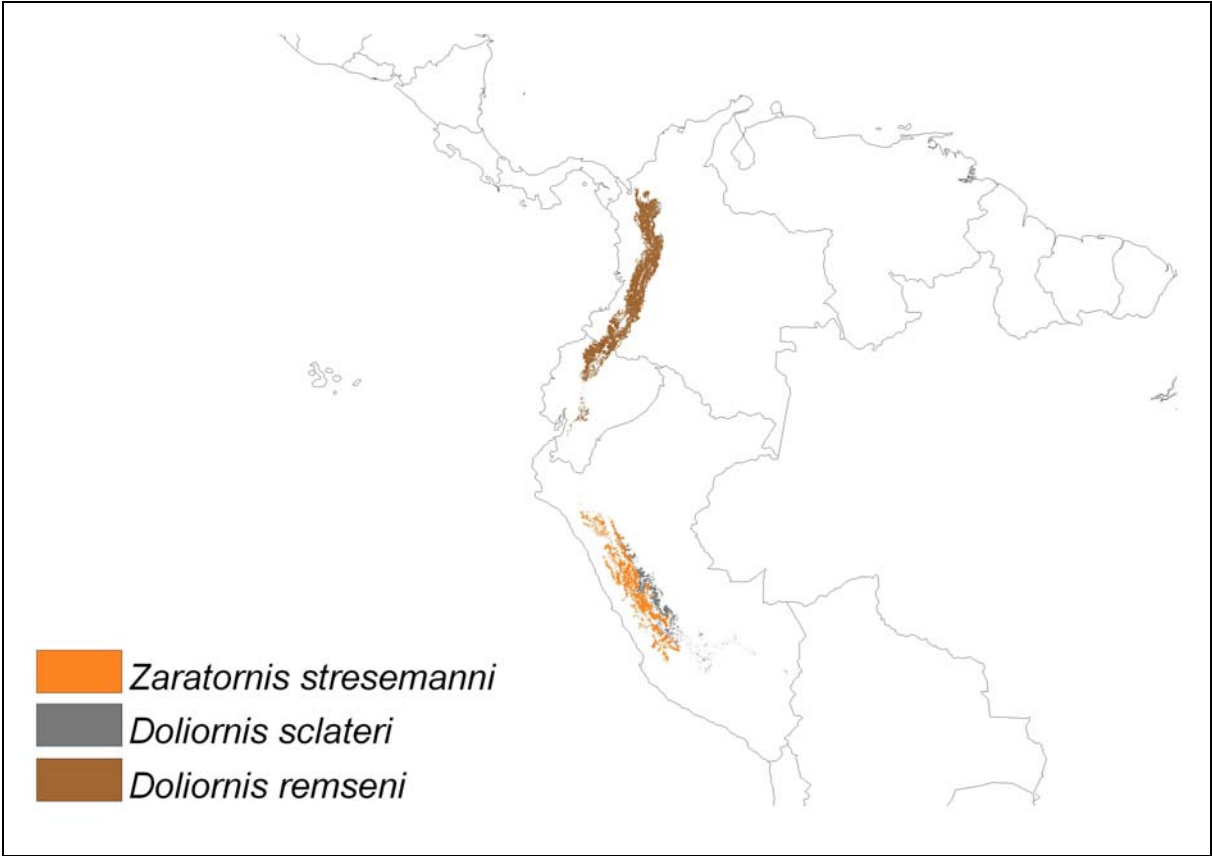
- Stockwell, D. 2007. Niche modeling. Predictions from statistical distributions. Chapman & Hall/CRC. London. 201p.
- Stockwell, D. y D. Peters. 1999. The garp modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13:143-158.
- Stotz, D.F., J. W. Fitzpatrick; A. Parker y D. B. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Sullivan, J., E. Arellano y D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *The American Naturalist*, 155: 755–768.
- Tello, J. G., R. G. Moyle; D. J. Marchesea y J. Cracraft. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannides). *Cladistics* 25: 1–39
- Templeton, A.R. 1998. Nested clade analysis of phylogeographic data: testing hypothesis about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7, 381–397.
- Trail, P. W. y P. Donahue. 1991. Notes on the behavior and ecology of the red cotingas (Cotingidae: *Phoenicircus*). *The Wilson Bulletin*, 103: 539-768
- Upchurch, P. 2008. Gondwanan break-up: legacies of a lost world?. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 229-236
- Venturini, A. C., P. Rogerio de Paz y G. M. Kirwan. 2005. A new locality and records of Cherry-throated Tanager *Nemosia rourei* in Espírito Santo, south-east Brazil, with fresh natural history data for the species. *Cotinga* 24: 60–70
- Verhelst, J. C., J. C. Rodríguez, O. Orrego, J. E. Botero, J. A. López, V. M. Franco y A. M. Pfeifer. 2001. Aves del Municipio de Manizales- Caldas, Colombia. *Biota Colombiana*, 2:265 – 284
- Vivo, M. 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. *Journal of Comparative Biology*, 2: 65–73.
- Vonhof, H.B., F. P. Wesselingh, R. J. G. Kaandorp, G. R. Davies, J. E. Hinte, J. van Guerrero, M. E. Räsänen, L. Romero-Pitmann, y A. Ranzi. 2003. Paleogeography of Miocene Western Amazonia: isotopic composition of molluscan shells constrains the influence of marine incursions. *Geological Society of America Bulletin*, 115: 983-993
- Vuilleumier, F. 1969. Pleistocene speciation in birds living in the high Andes, *Nature* 223: 1179–1180

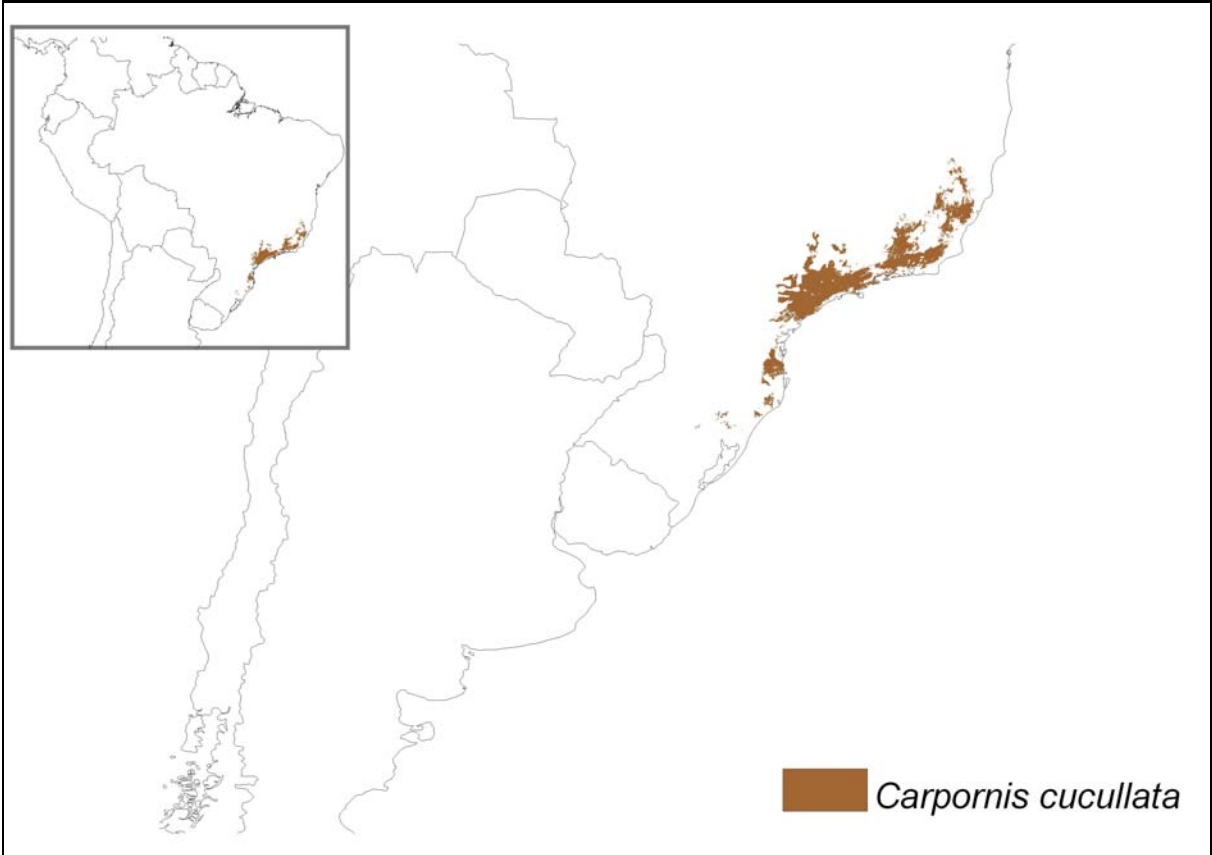
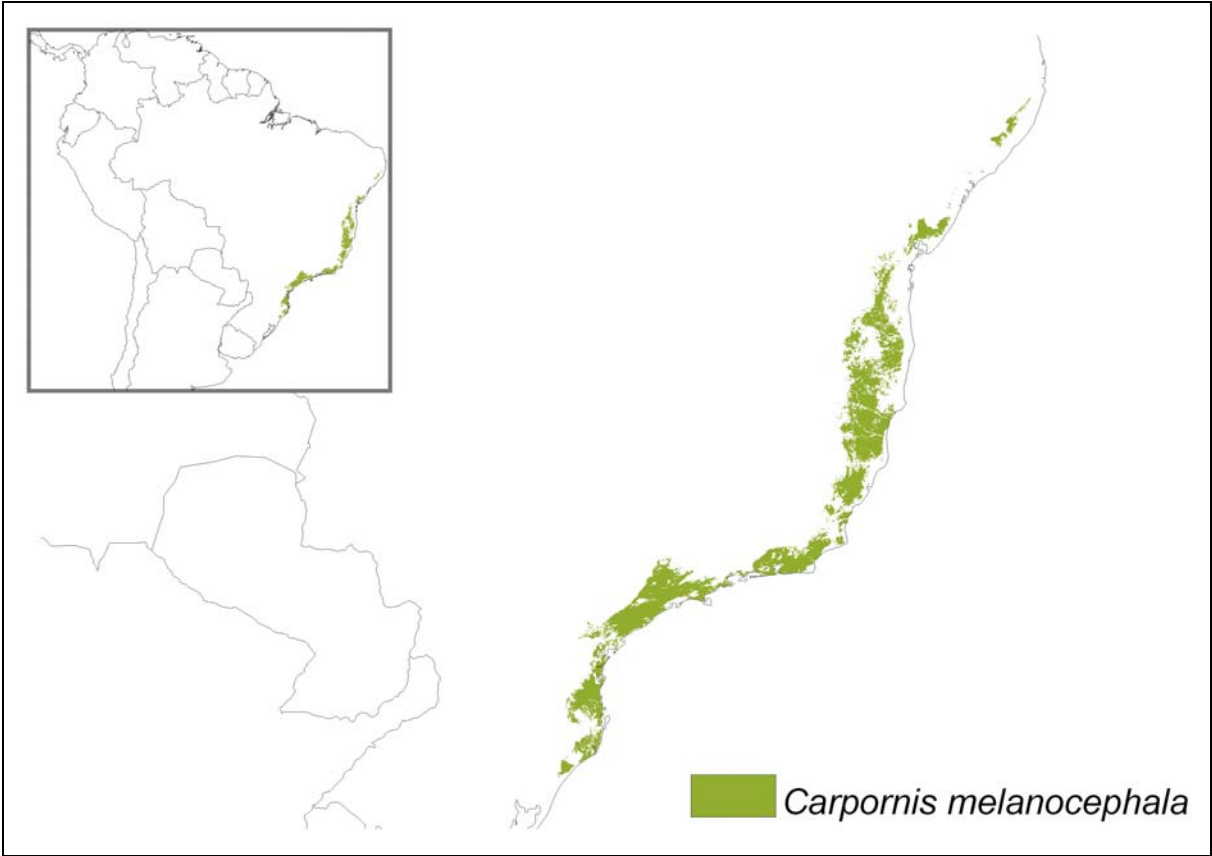
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. III. The northern Andes of South America. *American Naturalist* 104: 373-388.
- Vuilleumier B.S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771–780.
- Vuilleumier, F. 1985. Fossil and recent Avifaunas and the Interamerican Interchange. pp: 387-419. En: Stehli, F. G. and S. D. Webb (eds). *The great American biotic interchange*. Plenum. New York.
- Wang, X; A. S. Auler, R. L. Edwards, H. Cheng, P. S. Cristalli, P. L. Smart, D. A. Richards y C. Shen. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*, 432: 740-743
- Weckstein J. D. 2005. Molecular phylogenetics of the *Ramphastos* toucans: implications for the evolution of morphology, vocalizations, and coloration. *Auk*, 122:1191–1209
- Wilson E. O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington. 521 p.
- Wojcicki, M. y Brooks, D.R. (2004) Escaping the Matrix: a new algorithm for phylogenetic comparative studies of coevolution. *Cladistics*, 20, 341–361.
- Wojcicki, M. y D. R. Brooks. 2005. PACT: an efficient and powerful algorithm for generating area cladograms. *Journal of Biogeography*, 32: 755–774.
- Wüster, W., J. E. Ferguson, J. A. Quijada-Mascareñas, C. E. Pook, M. G. Salomao, y R. S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology*, 14: 1095–1108
- Zamudio, K.R. y H. W. Greene. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62: 421–442
-

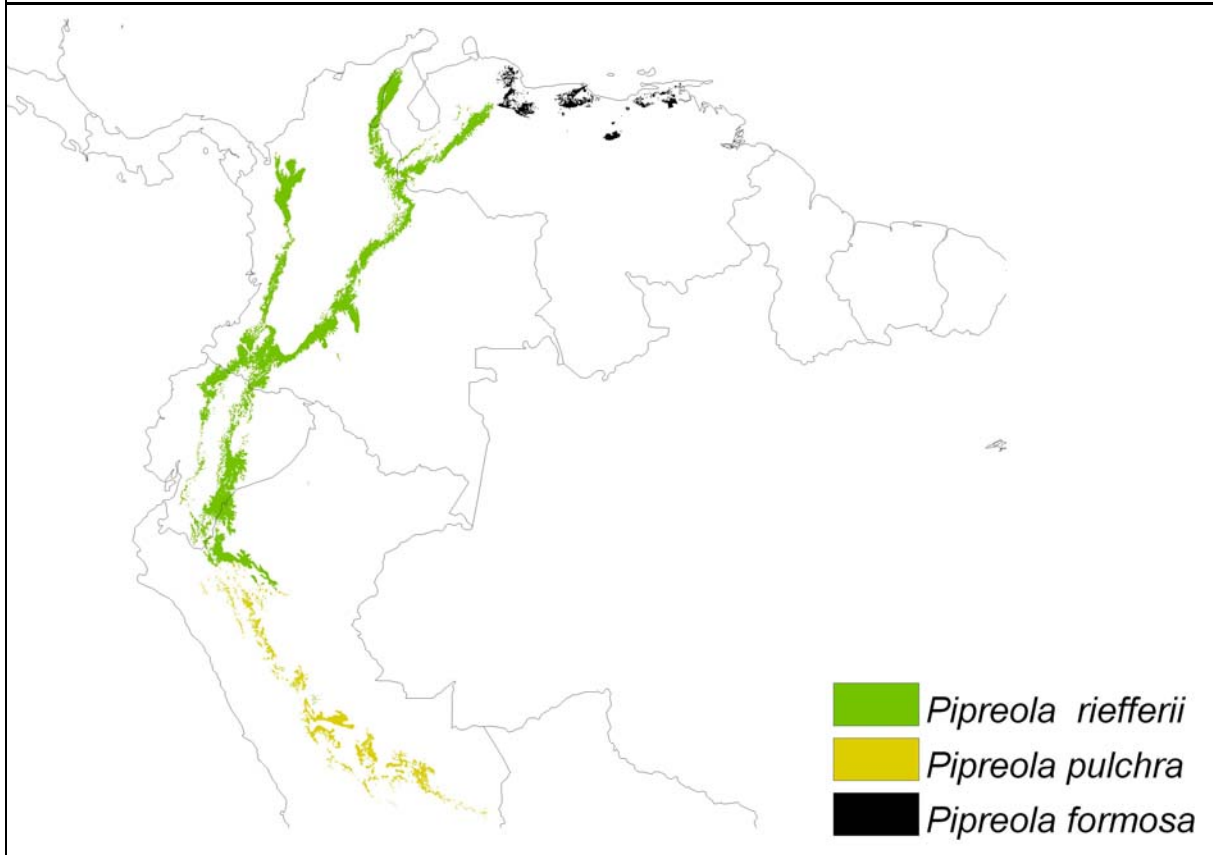
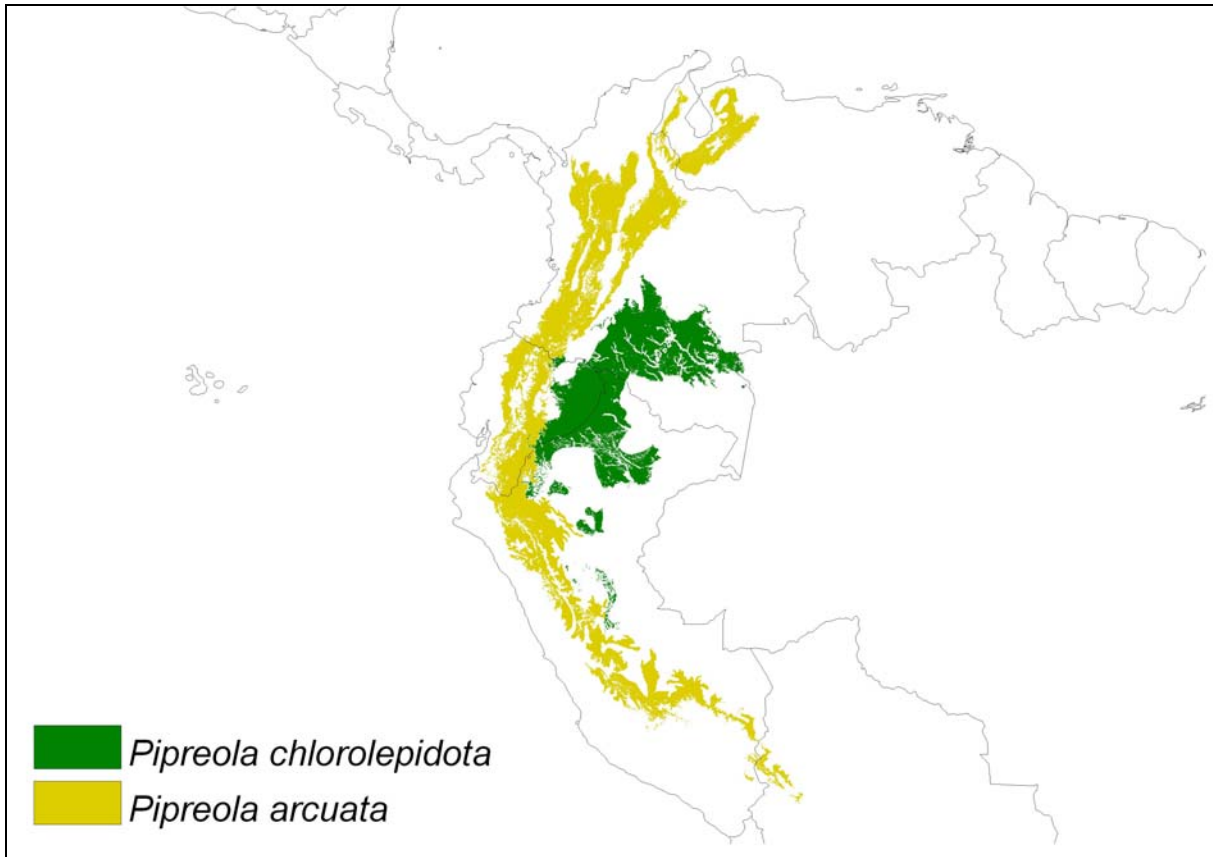
ANEXO 1

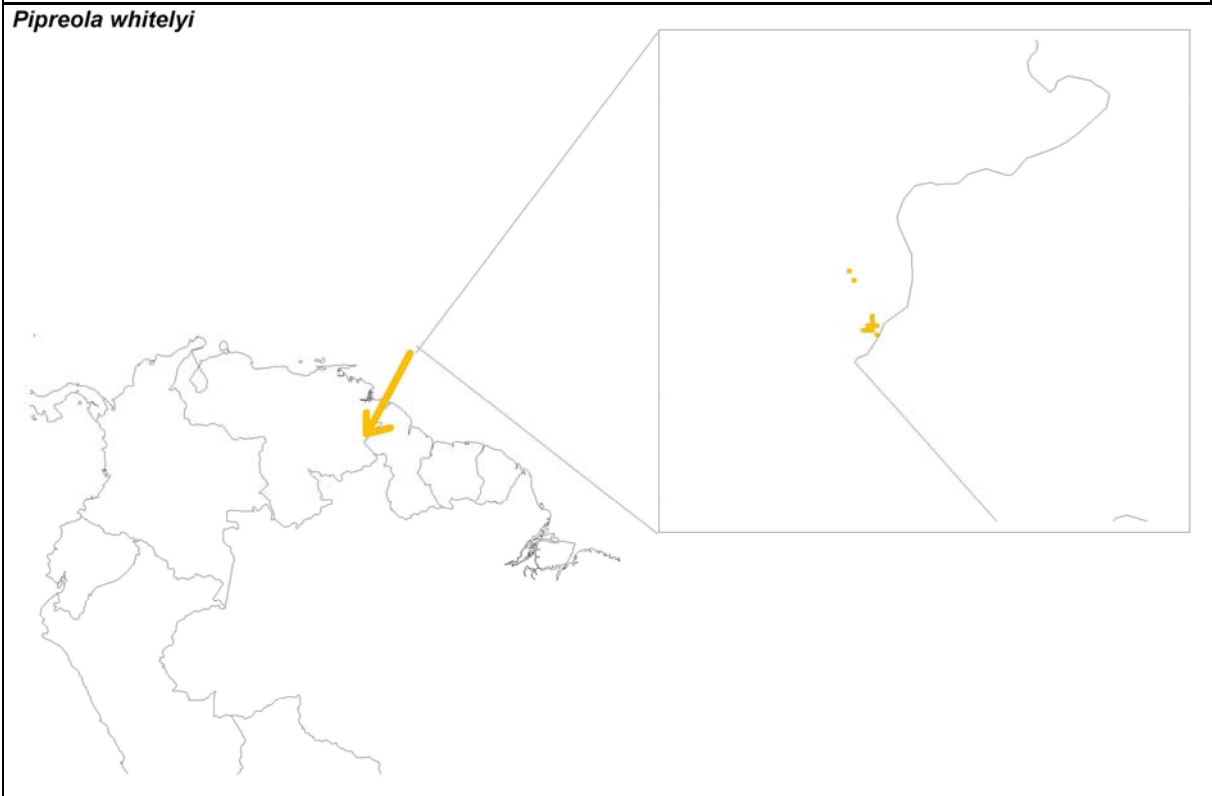
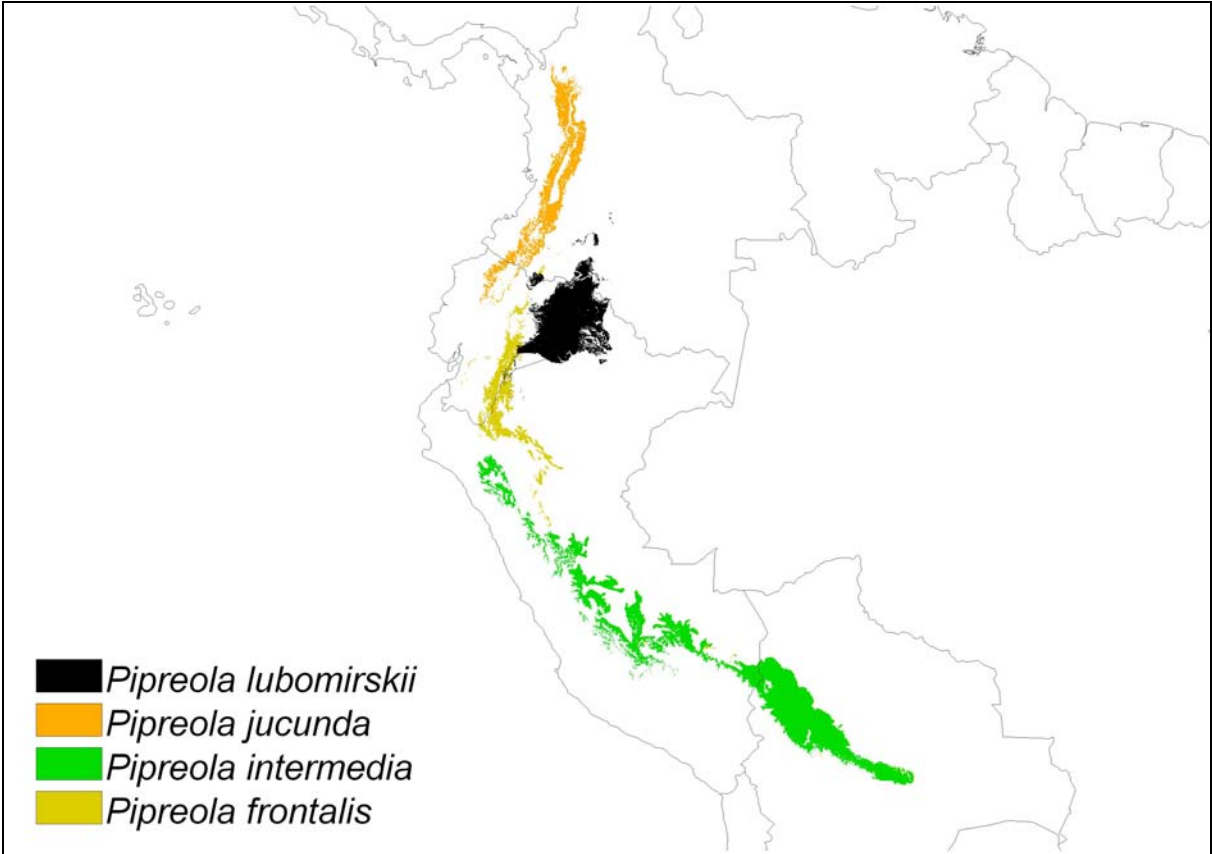
MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL PARA LAS ESPECIES DE LA FAMILIA COTINGIDAE

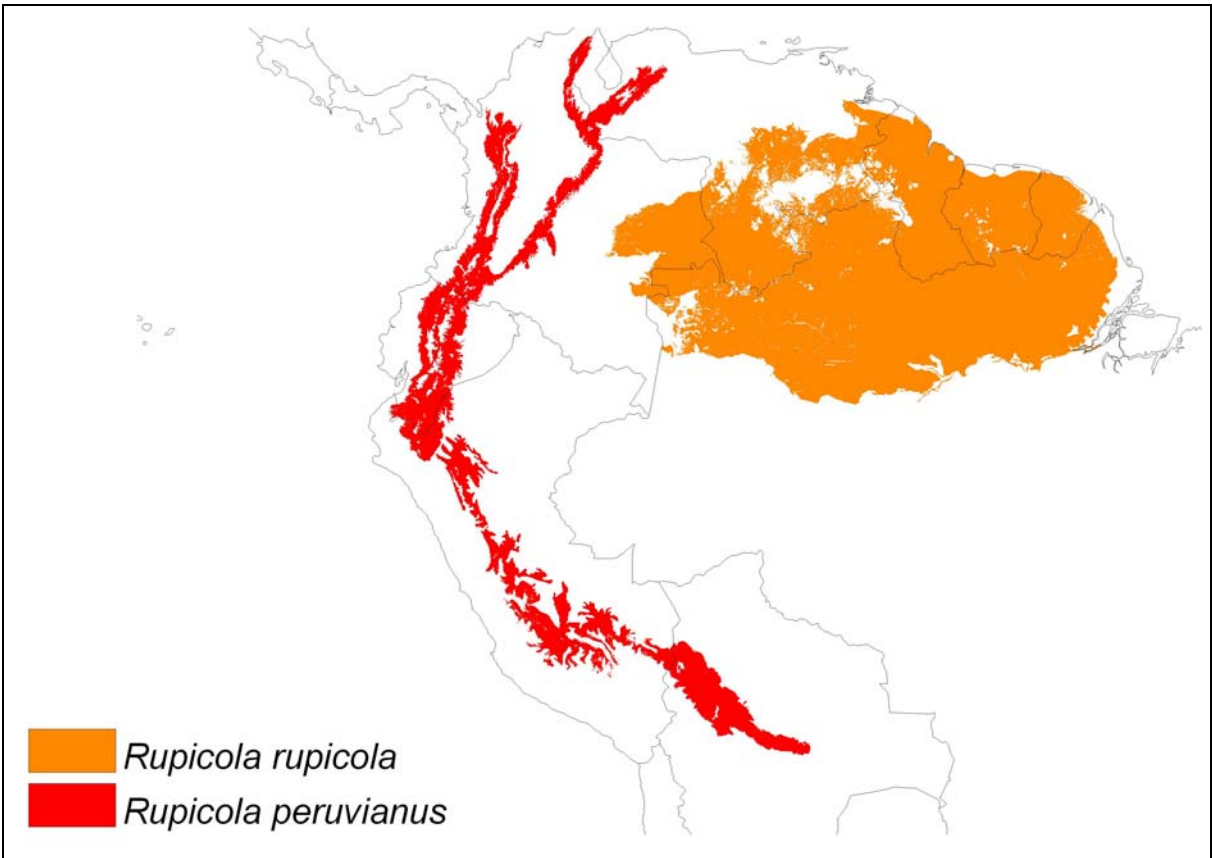
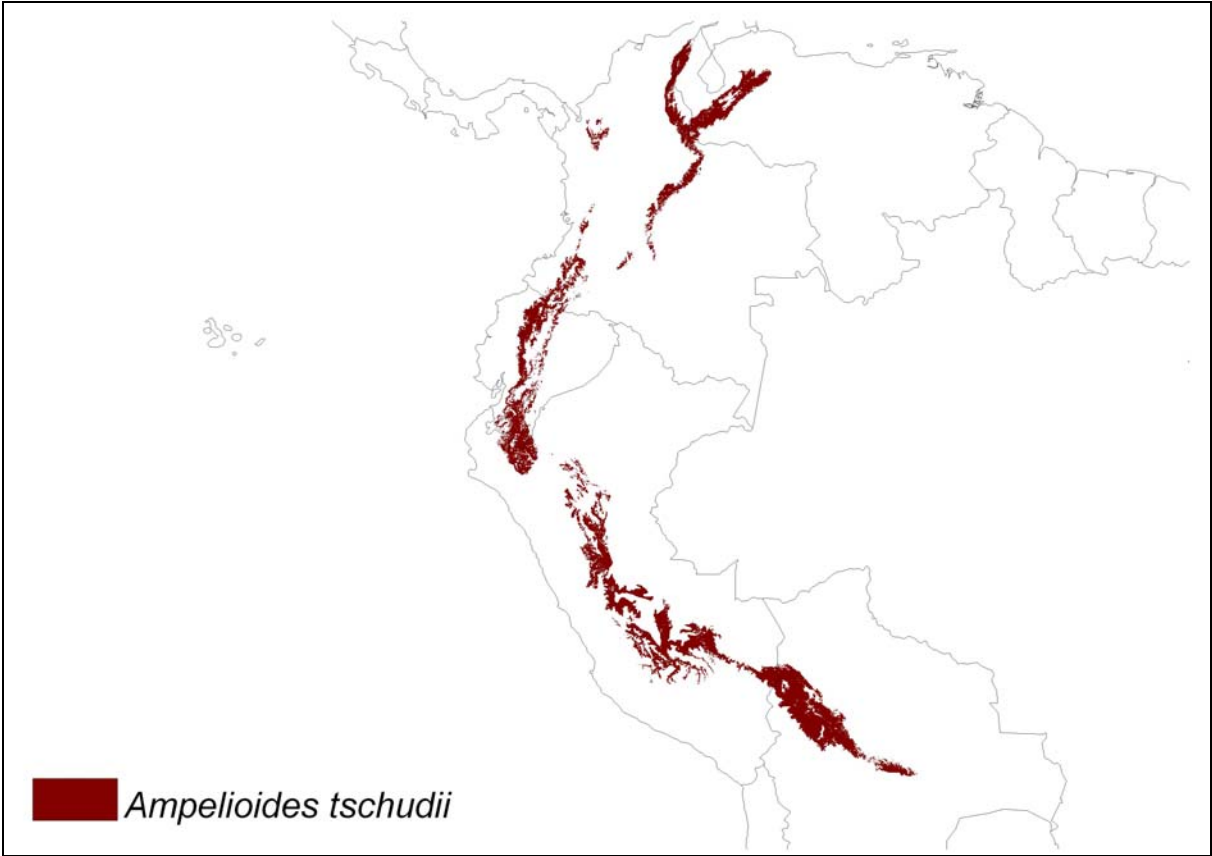


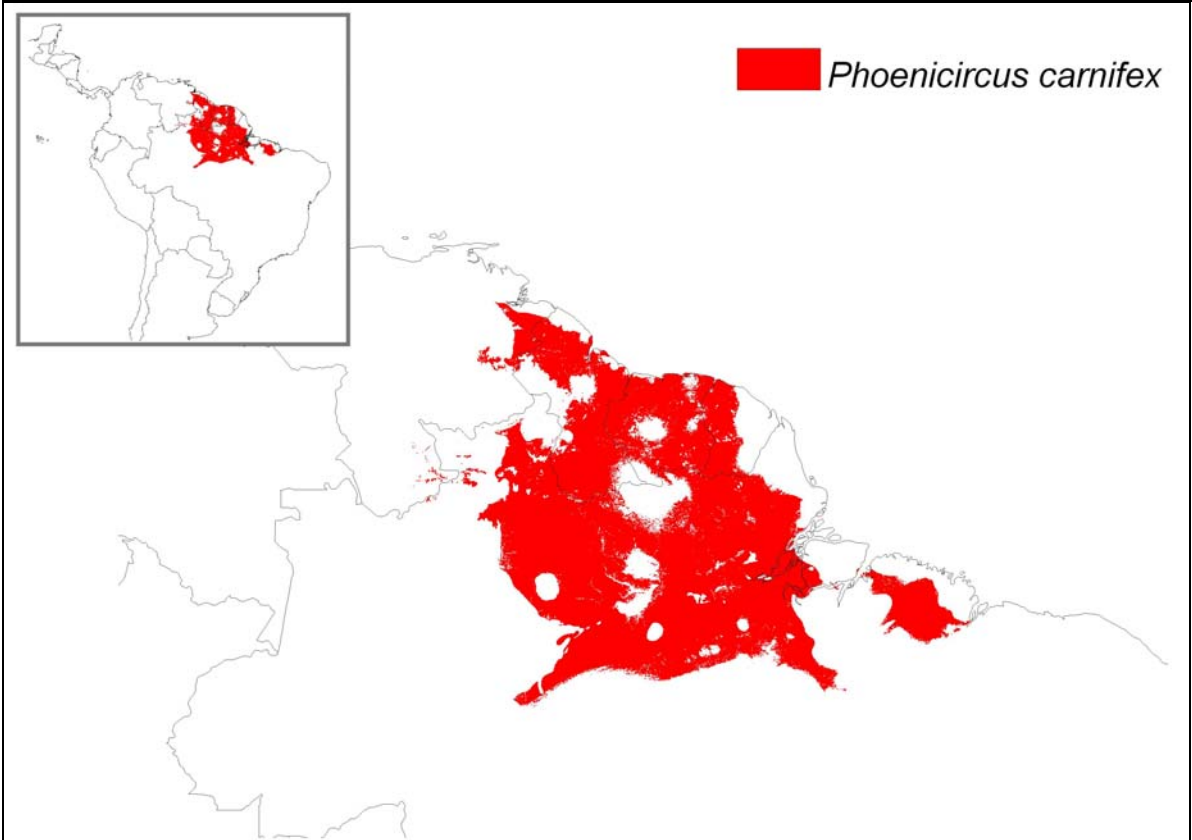
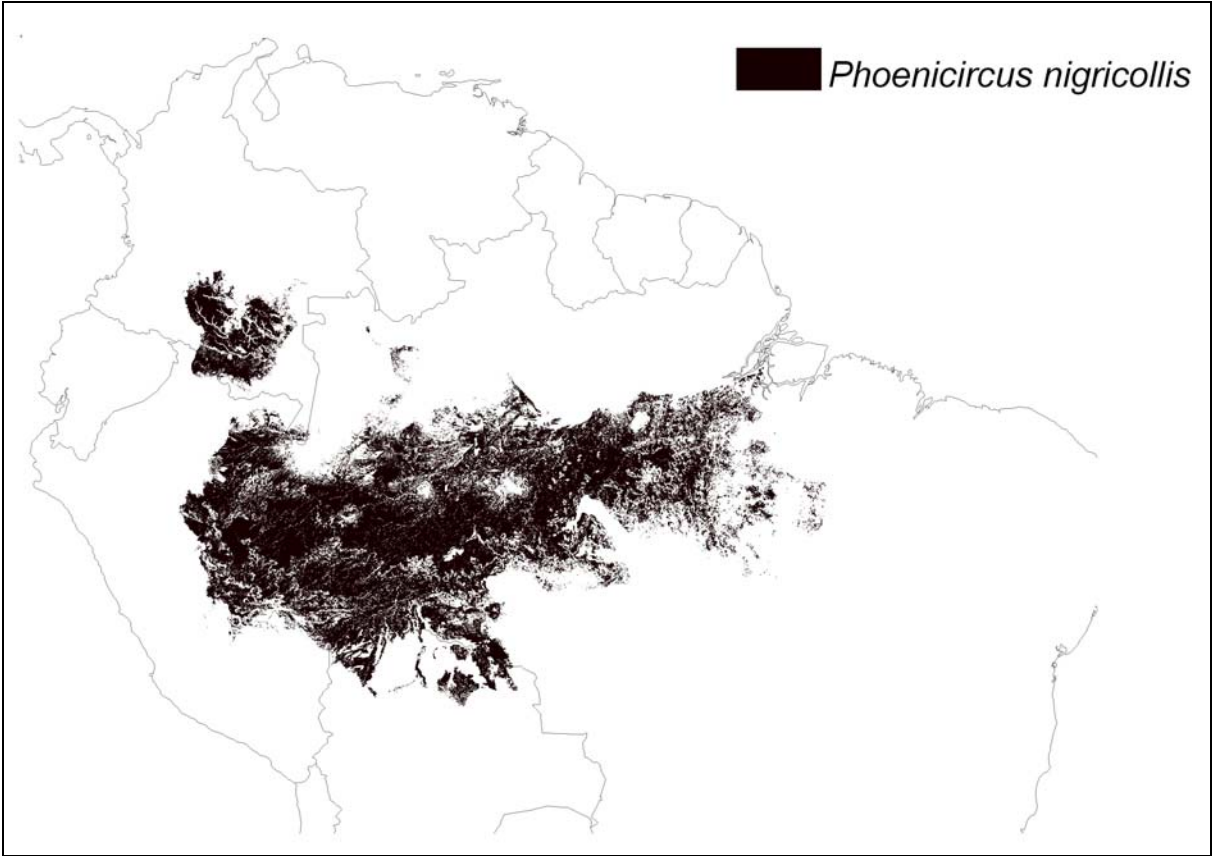


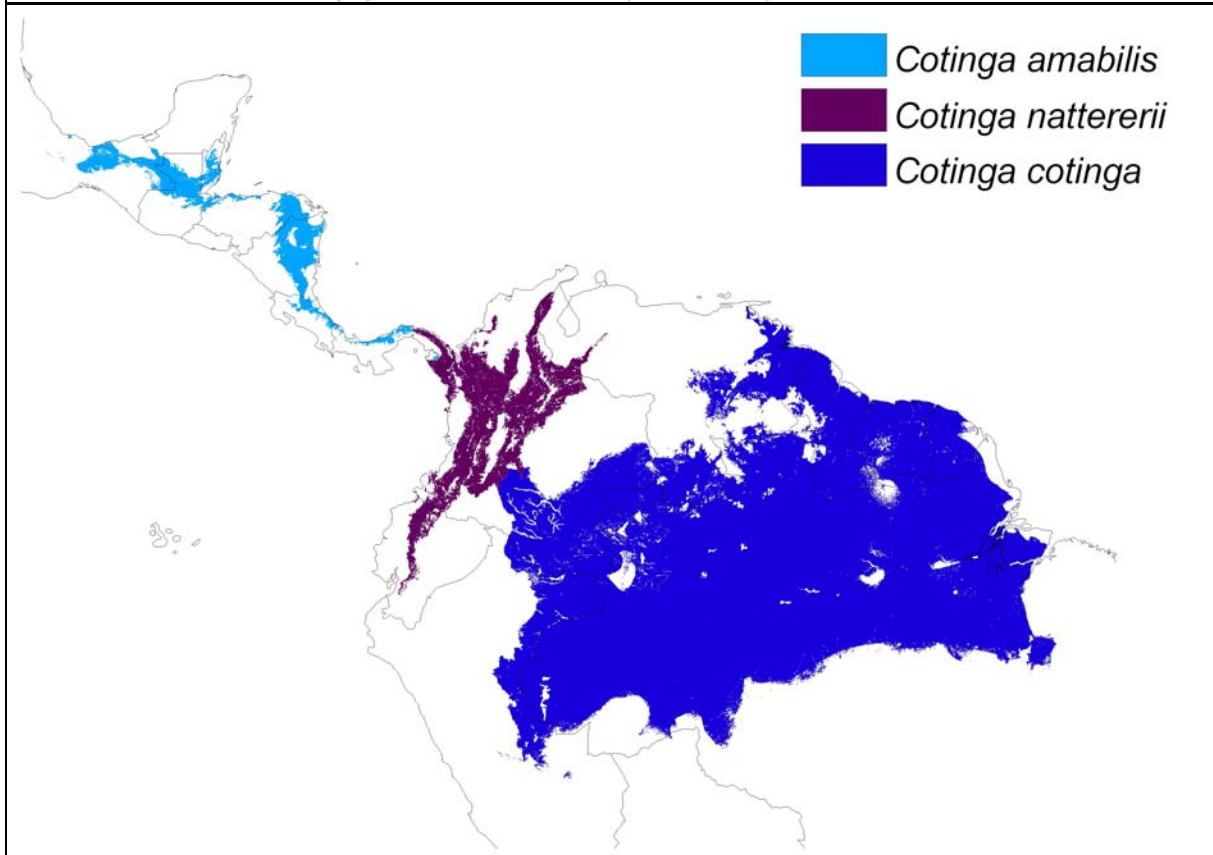
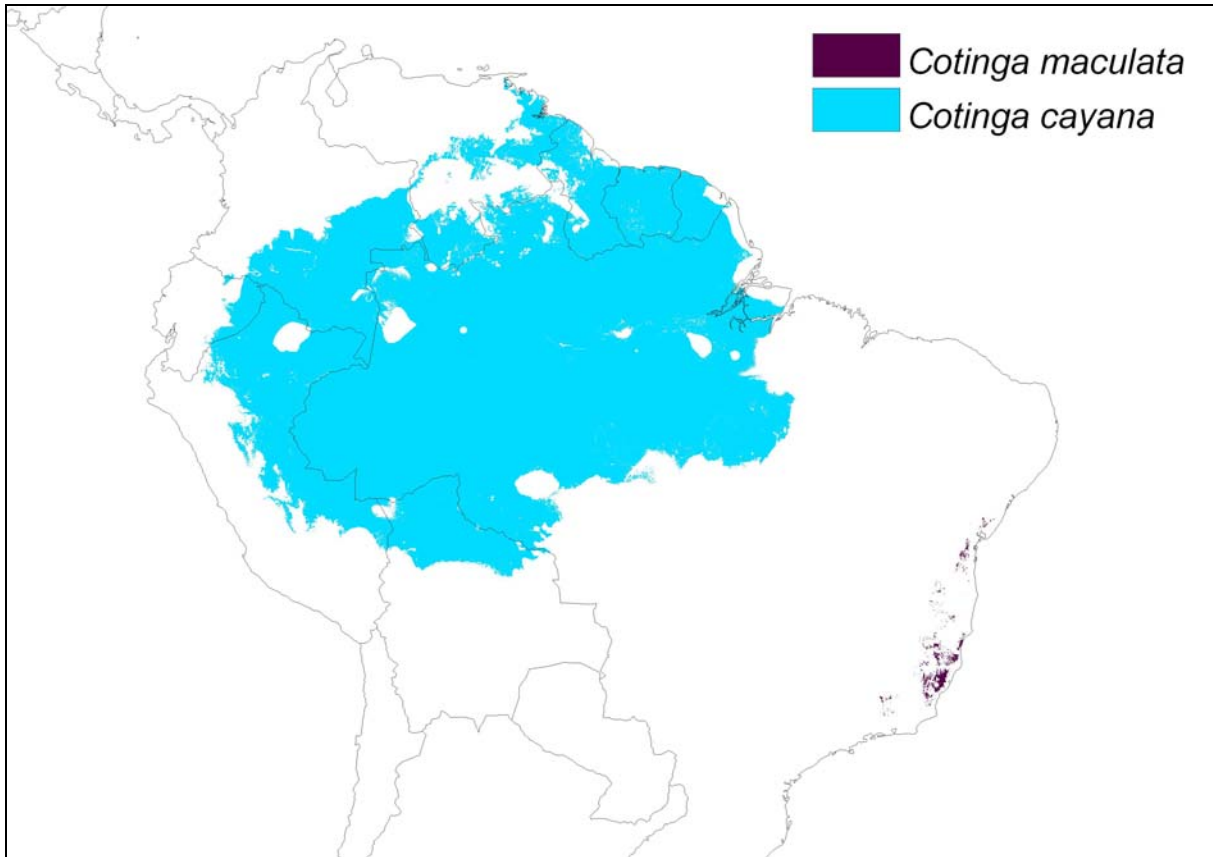


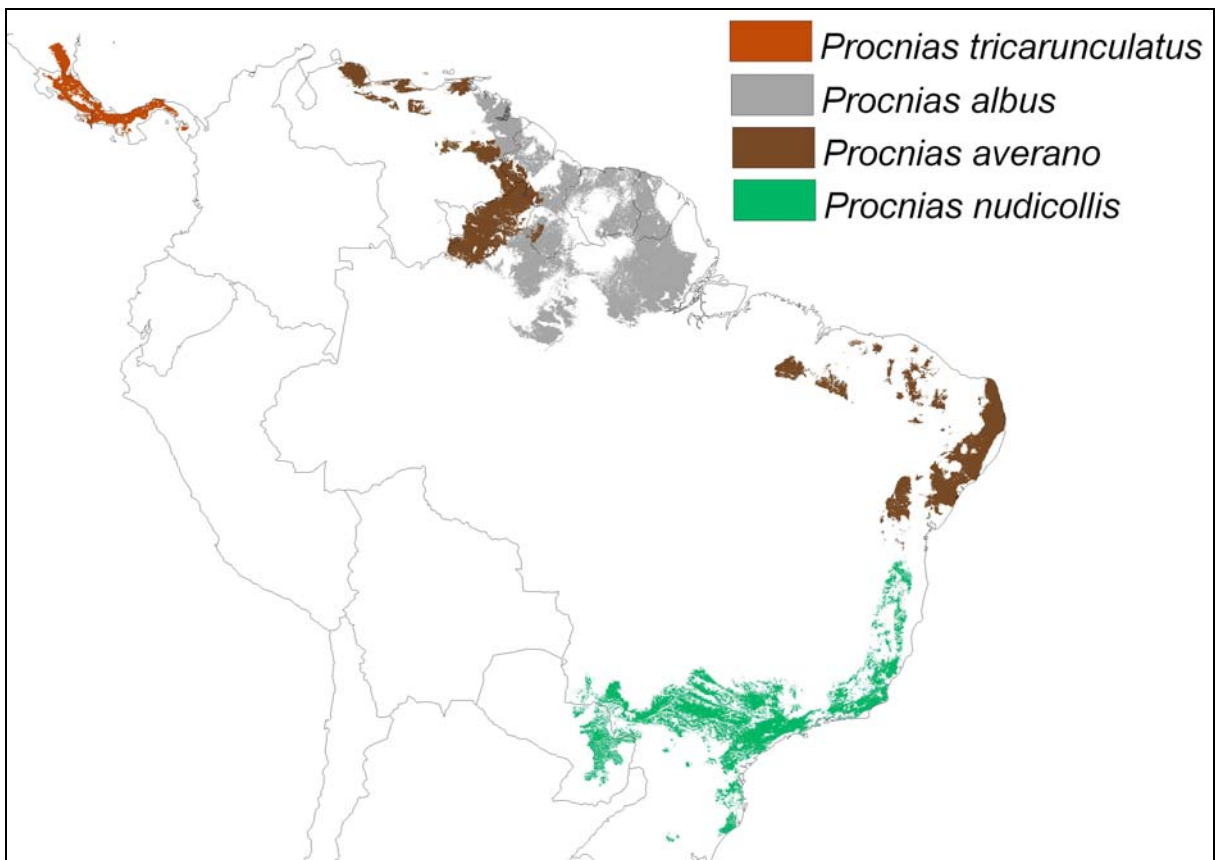
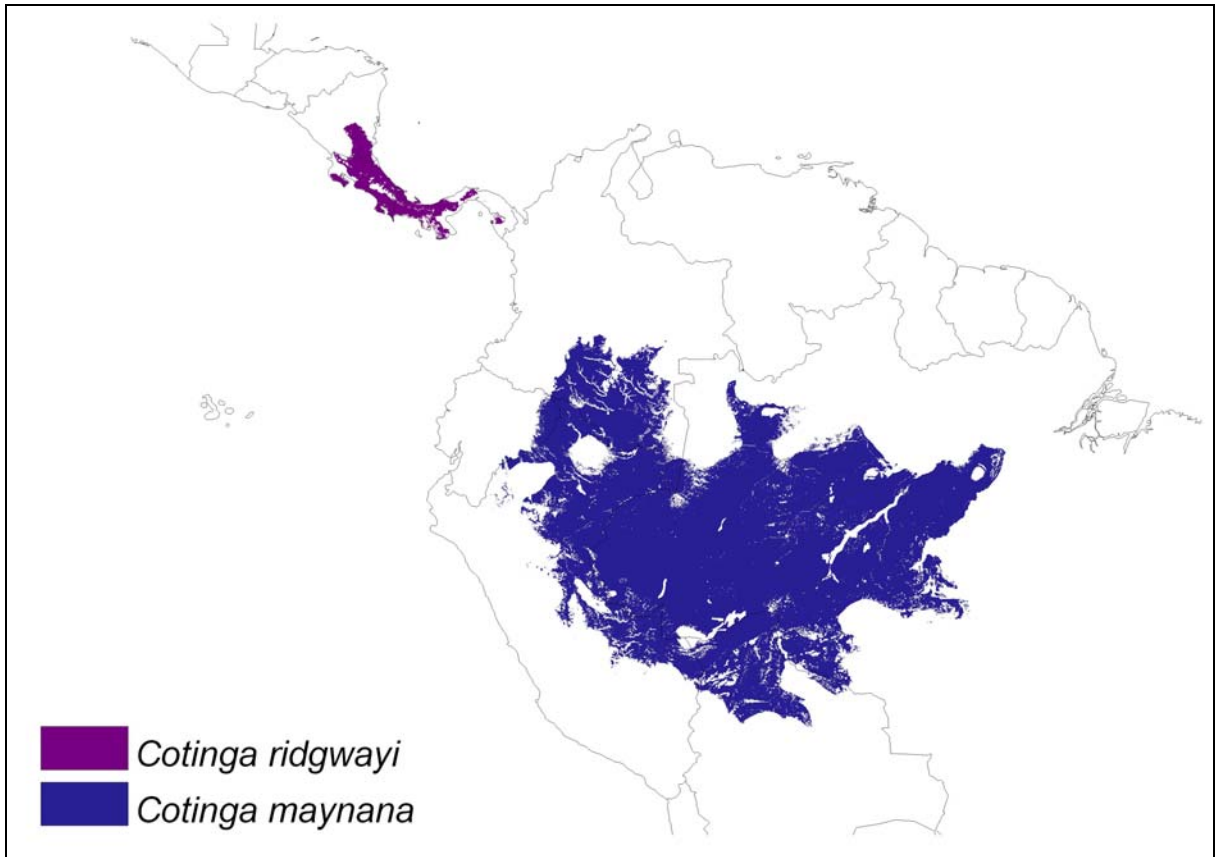


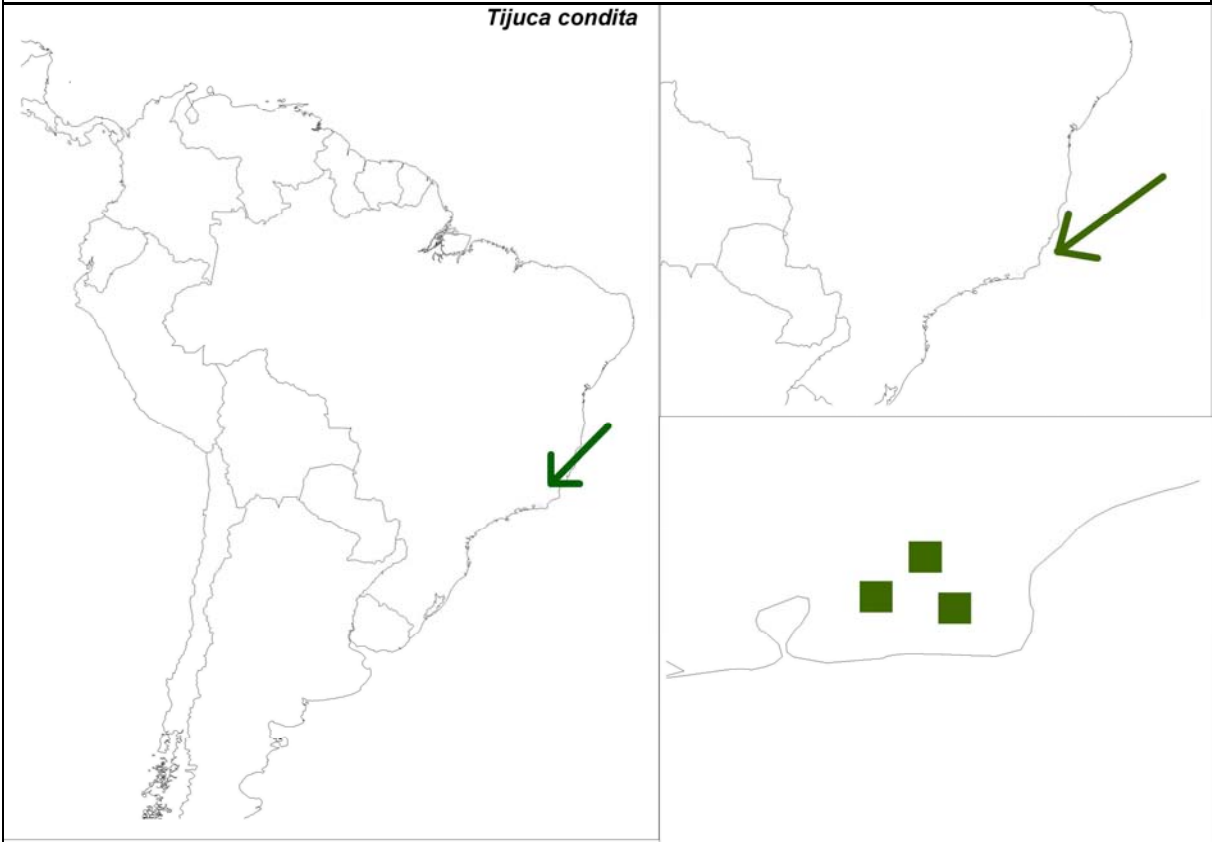
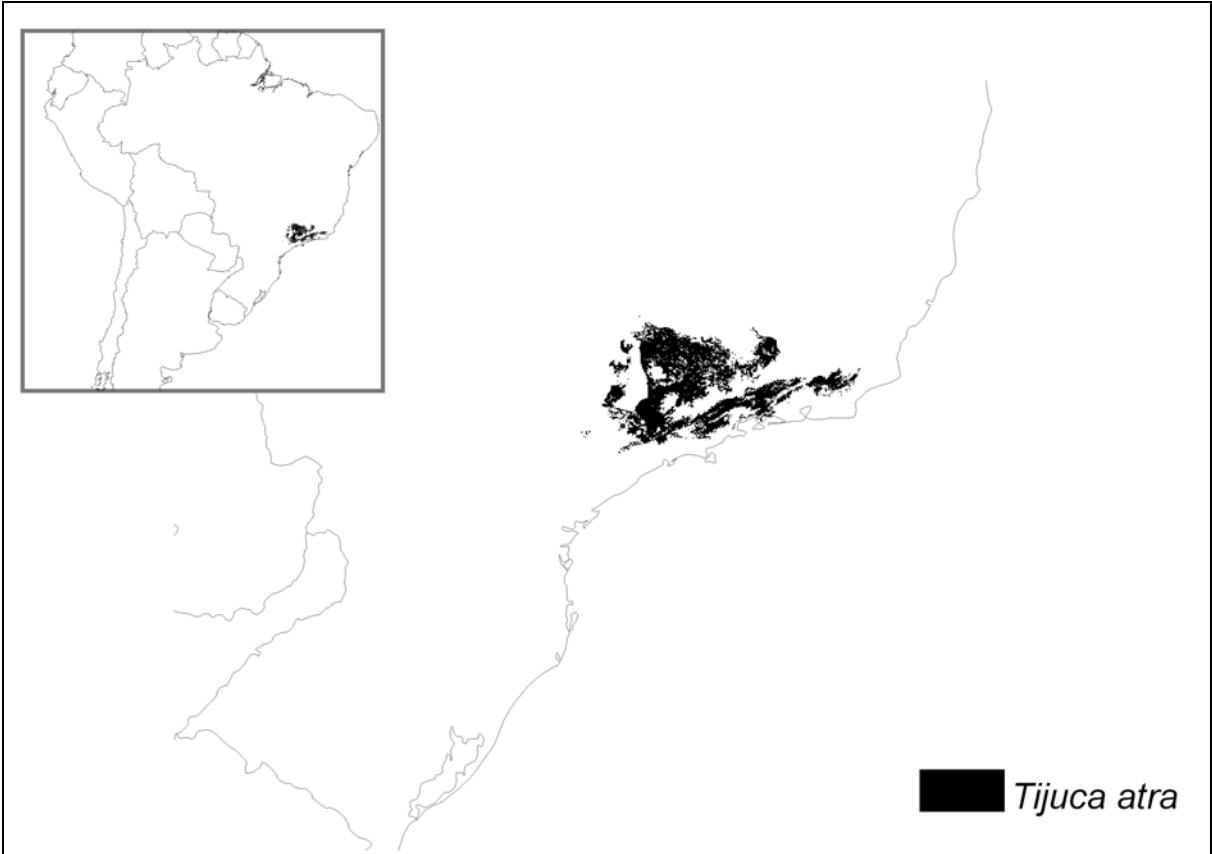


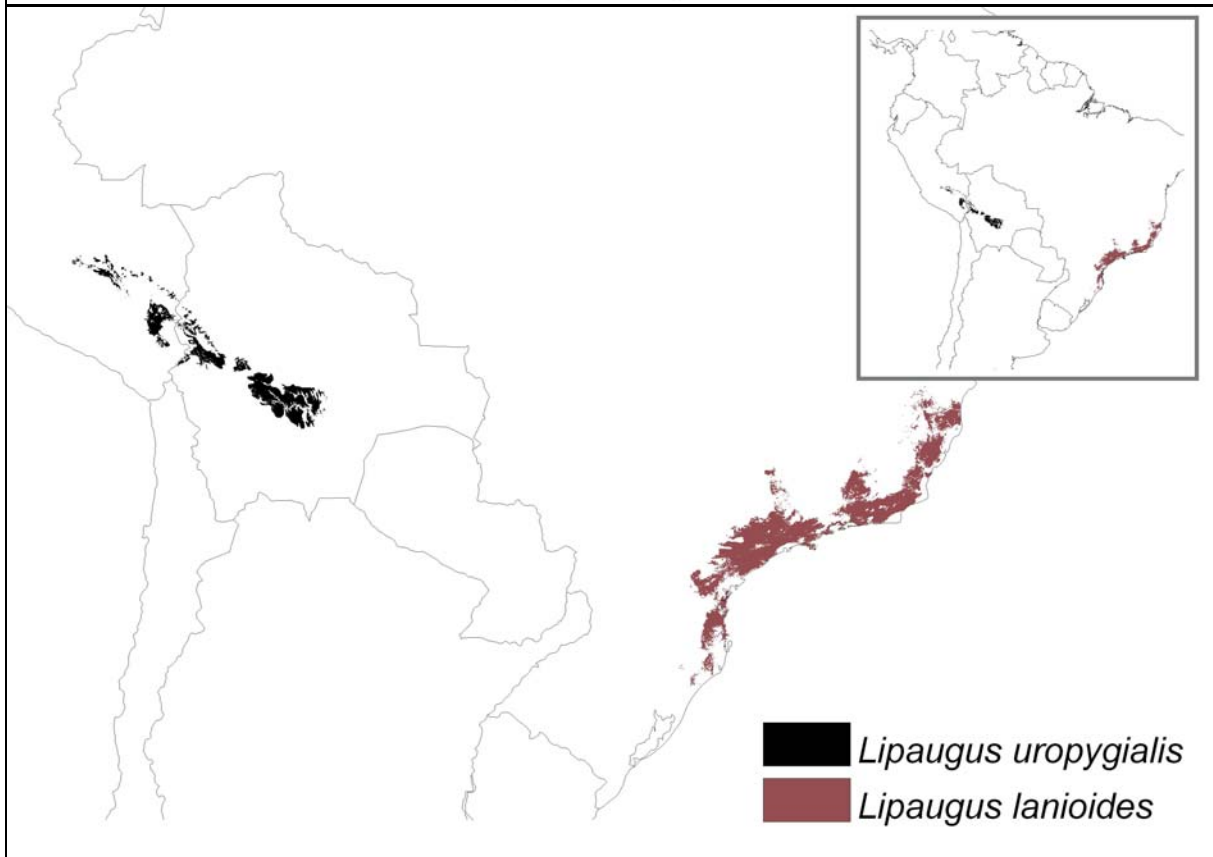












Lipaugus weberi



Lipaugus streptophorus

