

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



Distribución disyunta de *Zimmerius chrysops* (Aves: Tyrannidae) en
Venezuela: ¿Factores históricos o ecológicos?

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre
Universidad Central de Venezuela
por el Br. Iván Alejandro Lau Lovera
como requisito parcial para optar al título
de Licenciado en Biología

Tutor: Jorge Luis Pérez Emán

Caracas, Octubre de 2015

A mi familia, lo que me mueve.

A Laura, mi amor

AGRADECIMIENTOS

A mi papá por toda su ayuda y paciencia. A mi mamá, por todo su amor y apoyo. A mi hermana, por las risas.

A Laura, por todo su amor y motivación.

A mi tutor, Jorge Pérez-Emán, por toda la paciencia y apoyo. Sin sus conocimientos este trabajo no habría sido posible.

A Estefany Goncalvez, por su enorme ayuda con los script de R.

A Arlés Urrutia (UEG), por toda su ayuda y paciencia en el trabajo de Laboratorio.

A Grisel Velasquez (UniSIG), por toda la ayuda con las capas ambientales.

A Jhonathan Miranda, por su invaluable ayuda en el campo.

A la Colección Ornitológica Phelps, por la facilitación de las localidades y por su ayuda con los permisos.

Al Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (EBGR) y al Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), por la facilitación de las localidades.

A mis compañeros del laboratorio. A Malé Castro y Fernando Machado por su compañía y ayuda.

TABLA DE CONTENIDOS

Índice de Figuras.....	v
Índice de Tablas.....	vi
Índice de Apéndices.....	vi
RESUMEN.....	vii
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	9
HIPÓTESIS.....	14
OBJETIVOS.....	15
Objetivo General.....	15
Objetivos Específicos.....	16
MÉTODOS.....	16
1.- Análisis filogenéticos.....	16
1.1.- Muestras genéticas.....	16
1.2.- Trabajo de Laboratorio.....	17
1.3.- Construcción de hipótesis filogenéticas.....	18
2.-Modelado de Nicho Ecológico.....	19
2.1.1.- Obtención de los registros de presencia.....	19
2.1.2.- Depuración de la base de datos.....	19
2.1.3.- Variables ambientales y algoritmo de modelado.....	20
2.1.4.- Región de estudio para el modelado de distribución potencial.....	20
2.1.5.- Distribución potencial actual.....	22
2.1.6.-Distribución potencial en el pasado.....	22
2.2- Divergencia vs. conservatismo de nicho en poblaciones de <i>Z. chrysops</i>	23
3.- Comparación de nicho climático entre <i>Z. improbus</i> y <i>Z. chrysops</i>	25
RESULTADOS.....	28
1.-Análisis filogenéticos.....	28
2. Modelado de nicho ecológico.....	30
2.1.-Modelo de nicho climático de <i>Zimmerius chrysops</i>	30
2.2.- Divergencia vs. conservatismo de nicho en las poblaciones de <i>Z. chrysops</i>	33
3.-Comparación de nicho climático de <i>Z. improbus</i> y <i>Z. chrysops</i>	35
DISCUSIÓN.....	43

Filogenia	43
Ausencia de <i>Z. chrysops</i> en la región intermedia.	44
Distribución potencial en el pasado	45
Escenario de exclusión competitiva por <i>Zimmerius improbus</i>	46
Posibles escenarios para la distribución disyunta.	46
CONCLUSIONES	48
BIBLIOGRAFÍA	48
APÉNDICES.....	54

Índice de Figuras

Figura	
1. Distribución geográfica de <i>Zimmerius chrysops</i>	5
2. Distribución geográfica de <i>Zimmerius improbus</i>	6
3. Intervalos altitudinales ocupados por <i>Z. chrysops</i> y <i>Z. improbus</i>	6
4. Hipótesis filogenética de <i>Zimmerius chrysops</i> basada en el gen mitocondrial ND2	10
5. Distribución actual de los géneros <i>Sibynophis</i> y <i>Scaphiodontophis</i>	11
6. Distribución de <i>Anthocephala floriceps</i>	13
7. Región total de estudio para el modelado de nicho ecológico	21
8. Regiones delimitadas de cada especie para el modelado de nicho	21
9. Método de evaluación de escenarios potenciales de competencia vs. no competencia entre <i>Z. chrysops</i> y <i>Z. Improbus</i>	26
10. Representación del procedimiento para la corroboración del valor de superposición D en las áreas de no coincidencia	27
11. Hipótesis filogenética de Máxima Verosimilitud para el género <i>Zimmerius</i> , basada en el gen mitocondrial ND2	29
12. Distribución geográfica potencial de <i>Zimmerius chrysops</i> en Venezuela	30
13. Modelo de nicho de <i>Zimmerius chrysops</i> proyectado en tres períodos históricos	32

14.	Prueba de similitud de nicho entre <i>Zimmerius c. cumanensis</i> y <i>Z. c. chrysops</i>	34
15.	Histogramas de los valores de <i>D</i> estimados por cada simulación en la prueba de similitud de nicho de <i>Z. c. chrysops</i> y <i>Z. c. cumanensis</i>	35
16.	Nicho climático estimado para <i>Zimmerius chrysops</i> y <i>Zimmerius improbus</i> en distintas regiones montañosas de Venezuela	36
17.	Representación de la superposición de nicho climático entre <i>Zimmerius chrysops</i> (verde) y <i>Zimmerius improbus</i> (rosado) en distintas regiones montañosas de Venezuela	37
18.	Representación de la superposición de nicho climático entre poblaciones de <i>Zimmerius chrysops</i> y <i>Zimmerius improbus</i> para la corroboración del valor de <i>D</i>	38
19.	Distribución geográfica potencial de <i>Zimmerius improbus</i> en Venezuela	40
20.	Modelo de nicho de <i>Zimmerius improbus</i> proyectado en tres períodos históricos	41

Índice de Tablas

Tabla 1.	Muestras utilizadas para los estudios genéticos de <i>Zimmerius chrysops</i>	17
----------	--	----

Índice de Apéndices

Apéndice		
1.	Muestras tomadas de GenBank para las distintas especies de <i>Zimmerius</i> en Sur América.	54
2.	Protocolo de Fenol Cloroformo para la extracción de ADN	55
3.	Selección del mejor modelo de sustitución nucleotídica para el análisis filogenético de Máxima Verosimilitud	56
4.	Curvas ROC para la calibración y evaluación de los modelos de nicho	57

RESUMEN

La distribución disyunta de poblaciones constituye un problema de gran interés en los estudios biogeográficos. Una especie que presenta este tipo de distribución es el atrapamoscas Caridorado (*Zimmerius chrysops*), la cual habita bosques montanos desde Venezuela y Colombia hasta Perú. En Venezuela, esta especie se encuentra en dos regiones separadas, en Los Andes y Perijá (*Z. c. chrysops*) y en la región Oriental de la Cordillera de la Costa (*Z. c. cumanensis*), con una zona intermedia donde no está presente (Cordillera de la Costa Central). Para explorar posibles escenarios sobre las causas de esta distribución se desarrollaron modelos de nicho ecológico basados en variables climáticas y un análisis filogenético basado en secuencias de ADN existentes y otras obtenidas a partir de tejido fresco. El análisis filogenético mostró que ambas poblaciones no se diferencian genéticamente para el marcador molecular utilizado (ND2). Los modelos de nicho indicaron un escenario en el cual la región geográfica intermedia posee condiciones idóneas para la presencia de la especie, patrón que se ha mantenido en los últimos 120.000 años, por lo que su ausencia en esa región no parece ser originada por causas climáticas. La comparación de su nicho con una especie congénérica (*Z. improbus*) resultó incongruente con una hipótesis de exclusión competitiva en la región intermedia. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren un escenario de reciente conectividad entre las poblaciones de la especie en Venezuela indicando su potencial presencia en la Cordillera de la Costa en el pasado reciente. La extinción en esta última región pareciera la hipótesis más probable para explicar su ausencia en la misma, pero la dinámica temporal desde hace 120.000 años, así como la exclusión competitiva por *Z. improbus*, no parecen haber sido responsables de la misma.

Palabras Clave: Distribución disyunta, Tyrannidae, *Zimmerius chrysops*, modelos de nicho ecológico, filogeografía

INTRODUCCIÓN

Los límites existentes en los intervalos de distribución geográfica de especies son el resultado de una serie de factores históricos y ecológicos. La dispersión, extinción y especiación son los principales factores históricos, mientras que los ecológicos pueden ser tanto abióticos (p.e. temperatura, humedad, precipitación) como bióticos (p.e. competencia intra e interespecifica, depredación, parasitismo). En algunos casos, uno o la combinación de estos factores deriva en una distribución no continua, denominada disyunta, en la que poblaciones de organismos relacionados (o la misma especie) se encuentran geográficamente aisladas. Estas distribuciones disyuntas pueden deberse a tres procesos: a) dispersión a larga distancia, en la que individuos colonizan áreas a una gran distancia de donde ocurrían originalmente, atravesando una extensión de territorio donde el hábitat no está disponible, tal como se observa en especies insulares; b) extinción de las poblaciones intermedias en un intervalo de distribución previamente continuo, debido principalmente a cambios en las condiciones ecológicas, resultando en dos poblaciones aisladas entre sí; c) vicarianza, en la que una barrera geográfica separa dos poblaciones anteriormente conectadas (Brown y *Lomolino*, 1998; Glor y Warren, 2011; Lozano y col., 2014). La pregunta posterior a la comprensión de cómo se formó este patrón de distribución, consiste en entender cómo dichas poblaciones disyuntas se mantienen aisladas y no vuelven a constituir una misma población. Entre las explicaciones que se han dado a este patrón se encuentran, en primer lugar, la imposibilidad de colonización de las zonas intermedias debido a ausencia de ambientes favorables para el establecimiento de poblaciones viables. En segundo lugar, relacionado con lo mencionado anteriormente, se ha planteado que las poblaciones separadas pueden haberse adaptado a diferentes condiciones ambientales en las áreas geográficamente aisladas (Lozano y col., 2014), por lo cual sus requerimientos en

cuanto a condiciones ambientales, desarrollados durante el tiempo de aislamiento, no se encuentran actualmente en la zona intermedia.

El conocimiento de las relaciones filogenéticas del grupo de organismos en estudio es un requisito previo a cualquier estudio biogeográfico. En el caso de estudios de poblaciones disyuntas, es preciso conocer si dichas poblaciones constituyen taxa hermanos, es decir, si son las más relacionadas filogenéticamente. Los avances en técnicas moleculares han permitido un gran avance en el campo de los estudios filogenéticos. Estos estudios, particularmente en el campo de la filogeografía, utilizan principalmente el ADN mitocondrial, ya que además de no recombinar, presenta una tasa de mutación elevada (Lateri y Confaloneri, 2003). Un aspecto muy importante es que los segmentos de ADN no se ven tan afectados por la selección natural (en el caso de selección natural favoreciendo ciertos caracteres) como los caracteres morfológicos, ajustándose potencialmente a tasas relativamente constantes en el tiempo según propone la hipótesis de evolución neutral (Kimura, 1968). Esta característica permite considerar al ADN como un “reloj molecular” con el cual es posible estimar tiempos de divergencia entre taxa (Nei y Kumar, 2000; Dubai y Witt, 2012). En el caso contrario, las características del fenotipo morfológico están sujetas a selección natural, por lo que pueden generarse similitudes por convergencia evolutiva entre taxa no relacionados que son mayores a las esperadas por el azar (homoplasia). El uso de filogenias con caracteres moleculares ha permitido detectar diferencias entre taxa fenotípicamente similares, lo que ha llevado a importantes cambios taxonómicos y reformulación de hipótesis biogeográficas (Dubay y Witt, 2012).

Los factores ecológicos que modelan los patrones de distribución de organismos pueden ser de naturaleza abiótica, biótica o incluso histórica (cambios de estas condiciones a lo largo del tiempo). Entre estos factores podemos mencionar, además de variables climáticas, la competencia, la dispersión y restricciones energéticas, entre otros (Shipley y col., 2013).

Dentro de las herramientas utilizadas para evaluar el efecto de estos factores ecológicos, los llamados Modelos de Nicho Ecológico, que utilizan información de variables ambientales derivada de localidades conocidas del taxón de estudio, se han popularizado durante las últimas décadas. Los algoritmos matemáticos de estos modelos permiten modelar o predecir la distribución del taxón en un espacio geográfico determinado, pudiendo hacer extrapolaciones, tanto fuera del área de distribución conocida del taxón, como también en el tiempo (Elith y Leathwick 2009). La asociación de registros de ocurrencia y datos ambientales es posible gracias al desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica y a los sistemas de detección remota con el uso de satélites y datos espaciales (Anderson y Raza, 2010; Glor y Warren, 2011; Anderson y col., 2012).

Los registros disponibles de distribución de una especie permiten conocer, a nivel general, solamente su presencia y no su ausencia en un lugar determinado. Esto se debe a que es sumamente complicado verificar si una ausencia es real o es solamente deficiencia de muestreo, especialmente en zonas pobremente estudiadas. Los modelos que utilizan registros de solo presencia están basados en variables ambientales que no son afectadas por la presencia de la especie, las cuales caracterizan el llamado Nicho Grinnelliano y se conocen como variables escenopoéticas (Anderson, 2012). El conjunto de variables escenopoéticas representan el nicho Grinnelliano fundamental de la especie; sin embargo, limitaciones en la dispersión, interacciones bióticas y otros factores pueden causar que una especie habite un área menor a la correspondiente a su nicho Grinnelliano fundamental. Estas variables bióticas (p.e., competencia, depredación, enfermedades) son contraparte de las variables escenopoéticas ya que éstas si dependen de la presencia de la especie (Anderson, 2012).

Un aspecto novedoso de los modelos de nicho ecológico ha sido su reciente aplicación para el estudio de conservatismo y divergencia de nicho, mediante el cálculo de la

superposición de condiciones ambientales utilizadas por los organismos de interés (Warren y col., 2008; McCormack, 2009). Estas herramientas son de especial interés para el estudio de especies invasoras (Broennimann y col., 2012). Más reciente aún, ha sido la aplicación de estos modelos en la evaluación de potencial competencia entre especies (Gutiérrez y col., 2014). Por lo tanto, los modelos permiten evaluar hipótesis del efecto de condiciones abióticas y bióticas en la distribución geográfica de un organismo (u organismos) en particular.

Los atrapamoscas (Aves: Tyrannidae) conforman un grupo de aves distribuido exclusivamente en el continente americano, con una alta diversidad que incluye 130 géneros y unas 557 especies (Tello y col., 2009). La inmensa mayoría de las especies de Tyrannidae se encuentran en Sur América, donde presentan una gran variación morfológica y ecológica, ocupando prácticamente todos los ecosistemas. La mayoría de las especies son aves pequeñas, de coloración opaca y hábitos inconspicuos, alimentándose principalmente de insectos y, en ciertos grupos, de frutos.

El género *Zimmerius* está constituido por nueve especies, *Z. bolivianus*, *Z. villarejoi*, *Z. albogriseus*, *Z. viridiflavus*, *Z. cinereicapillus*, *Z. gracilipes*, *Z. improbus*, *Z. acer* y *Z. chrysops* (Fitzpatrick, 2004). En Venezuela existen tres especies, una de las cuales se encuentra al sur del Orinoco, *Z. gracilipes*, mientras que las otras dos, *Z. improbus* y *Z. chrysops*, se distribuyen al norte del país. Todas estas especies presentan los caracteres diagnósticos del género, tales como la ausencia de bandas alares marcadas y el borde alar marcado. Sin embargo, los límites entre especies han sido sumamente difíciles de definir debido a su similitud morfológica (Rheindt y col., 2008).

El Atrapamoscas Caridorado, *Zimmerius chrysops*, es una especie de aproximadamente 11 cm de longitud y 11 g de peso, que habita principalmente en bosques húmedos y zonas

ligeramente intervenidas desde Perú, a través de Los Andes, hasta Colombia y Venezuela (Fig. 1A), donde se encuentra a una altitud entre 450 y 2400 m.s.n.m (Hilty, 2003, Goulding y Martin, 2010). En Venezuela su distribución es discontinua, encontrándose por un lado en la cordillera andina (Mérida, Táchira y Trujillo) y la Sierra de Perijá en Zulia y, por el otro, en la sección oriental de la Cordillera de la Costa en Anzoátegui, Sucre y Monagas, sin estar presente en la región montañosa de la Cordillera de la Costa Central (Fig. 1B). Esta distribución es congruente con el tratamiento taxonómico de la especie ya que de las dos subespecies actualmente reconocidas para Venezuela (Fitzpatrick, 2004), *Z. c. chrysops* se encuentra en la cordillera andina y la Sierra de Perijá, y *Z. c. cumanensis* en el Macizo Montañoso del Turimiquire y la Península de Paria.

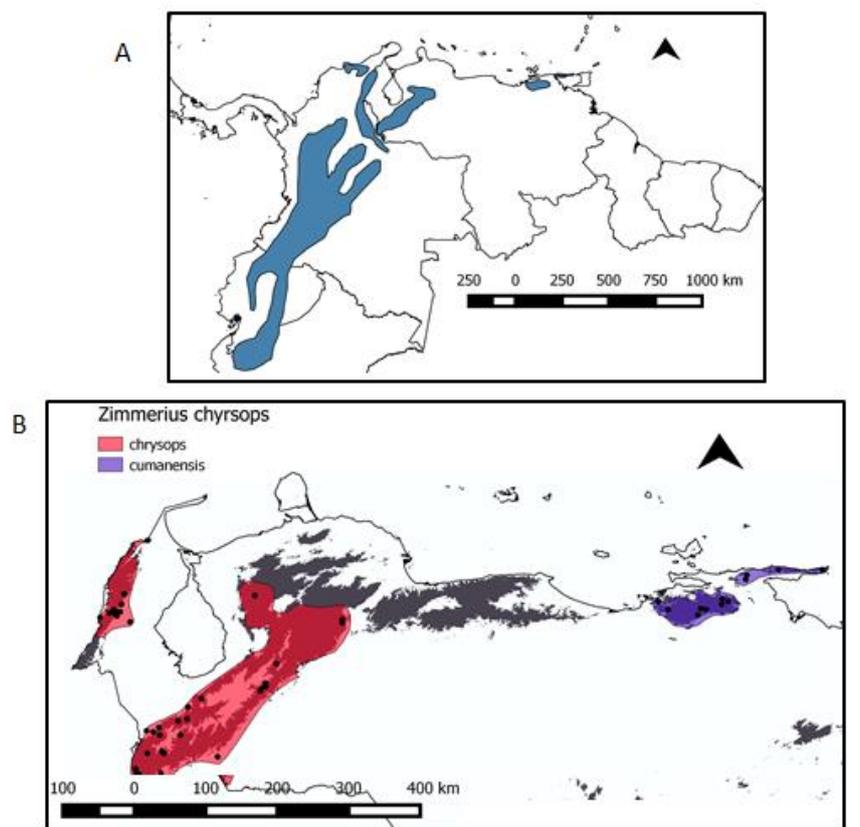


Figura 1.- Distribución geográfica de *Zimmerius chrysops*. A) Distribución total. B) Distribución en Venezuela. Los colores representan la distribución de las diferentes subespecies y los puntos negros las localidades donde la especie ha sido colectada.

La otra especie del género presente en la región montana al norte de Venezuela, el Atrapamoscas de Serranías (*Z. improbatus*), posee un tamaño similar a *Z. chrysops* y habita bosques húmedos y nublados del Norte de Colombia y Venezuela. En Venezuela se distribuye en la Sierra de Perijá, en Los Andes y en la región central de la Cordillera de la Costa, donde se encuentra en un intervalo altitudinal entre 1800 y 3000 m s.n.m. (Hilty, 2003; Fig. 2). Esta especie reemplaza altitudinalmente a *Z. chrysops* en la región de Los Andes y la Sierra de Perijá, existiendo una zona de contacto entre ambas especies (Fig. 3). Sin embargo, no coinciden en la Cordillera de la Costa, donde solo se encuentra *Zimmerius improbatus* (patrón opuesto al encontrado en el Macizo del Turimiquire y la Península de Paria donde solo se encuentra *Z. chrysops*), por lo que existe cierta probabilidad de que esta especie represente un competidor importante para *Zimmerius chrysops*, basado en su similitud ecológica, así como en la cercanía filogenética entre ambas especies (Anderson y Raza, 2010; Gutiérrez y col., 2014).

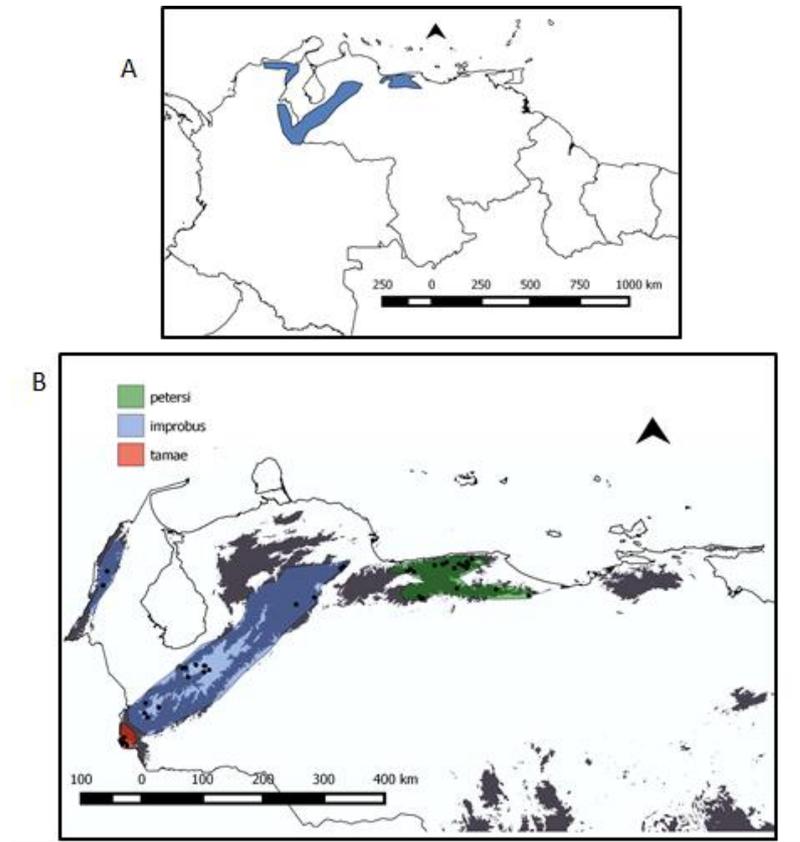


Figura 2.- Distribución geográfica de *Zimmerius improbus*. A) Distribución total. B) Distribución en Venezuela. Los colores representan la distribución de las diferentes subespecies y los puntos negros las localidades donde la especie ha sido colectada.

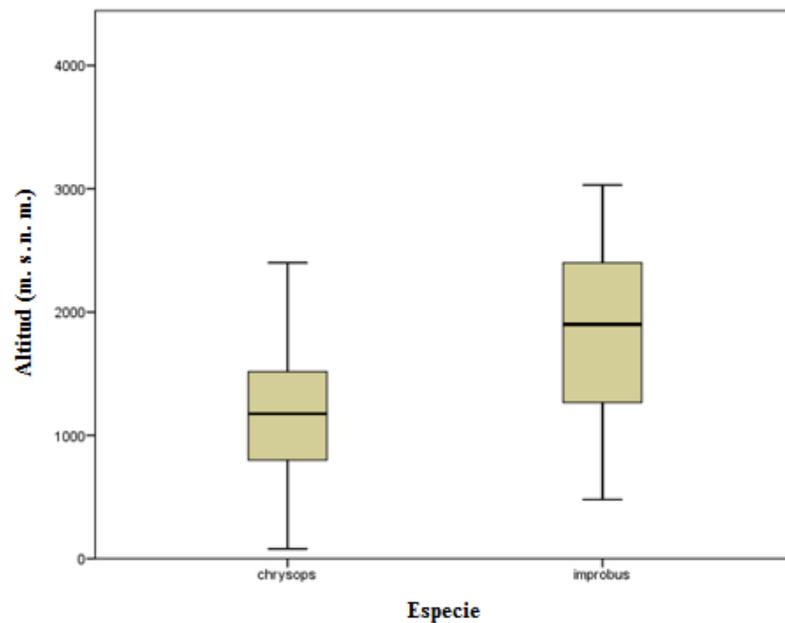


Figura 3.- Intervalos altitudinales ocupados por *Z. chrysops* y *Z. improbus* a lo largo de su distribución.

La taxonomía del género *Zimmerius* no ha sido estable en el tiempo. Estudios moleculares han mostrado una importante variación críptica, así como patrones de polifilia que sugieren ajustes taxonómicos (Rheindt y col., 2013). *Zimmerius chrysops* no es la excepción. Rheindt (2008) sugirió la división de esta especie en dos, *Z. chrysops* y *Z. viridiflavus*, basado en secuencias de ADN. Para la primera especie, se reconocen actualmente tres subespecies, *chrysops*, *minimus* y *cumanensis*, de las cuales solamente *chrysops* ha sido incluida en estudios filogenéticos previos. *Zimmerius c. cumanensis*, presente exclusivamente en Venezuela, es de particular interés debido a que este taxón se encuentra separado geográficamente de las otras subespecies, por lo que podría esperarse cierta diferenciación con el resto de poblaciones (Fig. 1B), dado que poblaciones de *Z. c. chrysops*, ubicadas a ambos lados de la Depresión del Táchira se diferencian genéticamente. Adicionalmente, surge una interrogante interesante sobre la ausencia de la especie en la región montañosa de la Cordillera de la Costa Central, donde parecieran existir los hábitats de bosques montanos comúnmente utilizados por la especie a lo largo de su distribución geográfica. Sin embargo, es posible que un análisis más detallado permita determinar que en realidad las condiciones ambientales en la Cordillera de la Costa Central no favorecen la presencia de *Z. chrysops* en esa región, lo cual explicaría su patrón de distribución. De igual manera, es importante observar que la especie *Z. improbus* se encuentra en esa región de la Cordillera de la Costa, pero no está presente en el área de distribución que ocupa *Z. c. cumanensis* en la Cordillera de la Costa Oriental. Lo anterior podría permitir plantear escenarios de exclusión competitiva entre ambas especies debido a competencia por recursos. Un estudio filogenético (filogeográfico) que incorpore las dos poblaciones de *Zimmerius chrysops* permitiría, en primera instancia, determinar si de hecho estas poblaciones (Andes-Perijá y Turimiquire-Paria) representan taxa hermanos, para luego

plantear hipótesis biogeográficas, a nivel tanto histórico como ecológico, que permitan explicar la distribución disyunta de esta especie. Dentro de estas hipótesis, es posible analizar las condiciones ambientales que requiere la especie para estar presente en un área determinada, utilizando información climática existente y procesando ésta con Sistemas de Información Geográfica que permitan generar Modelos de Nicho Ecológico. Estos datos permitirían explorar escenarios de disponibilidad de condiciones ambientales actuales y pasadas, así como similitudes entre los nichos ecológicos de *Zimmerius chrysops* y *Zimmerius improbus*, los cuales permitirían evaluar posibles escenarios de competencia entre estas especies.

ANTECEDENTES

Zimmerius chrysops se distribuye de forma discontinua en Venezuela. Las poblaciones de la región del Turimiquire y Paria fueron descritas en 1941 por Zimmer, como una subespecie, a la que llamó *cumanensis*. La descripción se basó en ligeras diferencias de coloración con las demás poblaciones; sin embargo, las diferencias entre estas subespecies son leves desde el punto de vista morfológico (Hellmayr, 1927)

Rheindt (2008) realizó un estudio para establecer las relaciones filogenéticas del género *Zimmerius*, utilizando caracteres moleculares y características del canto, indicando que aunque es relativamente fácil reconocer el género, la identificación de las especies se hace sumamente difícil debido a las similitudes en plumaje de estas especies. Por ejemplo, *Z. vilissimus* y *Z. improbus* han sido separados recientemente debido a diferencias en cuanto a vocalizaciones y hábitat. Por otro lado, *Z. viridiflavus* y *Z. chrysops* fueron consideradas ocasionalmente como una especie única, ya que son muy similares morfológica y

vocalmente, aunque actualmente es aceptado que representan especies independientes por diferencias genéticas (Remsen y col., 2014).

Rheindt y col. (2013) realizaron un estudio genético de todas las especies de *Zimmerius*, utilizando el gen mitocondrial ND2 y el intrón 5 del gen nuclear del Fibrinógeno. En el caso de *Zimmerius chrysops*, estos autores obtuvieron que las poblaciones de *Z. c. chrysops* de Los Andes Venezolanos tienen un alto grado de diferenciación genética (4.7%) con respecto a todas las demás poblaciones de *Z. c. chrysops* de Suramérica (Fig. 4). Las poblaciones de Los Andes venezolanos parecen estar aisladas del resto de poblaciones en Colombia, potencialmente por la Depresión del Táchira, lo cual podría explicar la diferenciación por aislamiento entre poblaciones. En ese sentido, debido a que *Z. c. cumanensis* y *Z. c. minimus* están totalmente aisladas de las poblaciones de *Z. c. chrysops*, cabría esperar un alto grado de diferenciación de estas poblaciones con respecto a *Z. c. chrysops*. Por los momentos, las poblaciones *Z. c. cumanensis* y *Z. c. minimus* no han sido muestreadas genéticamente.

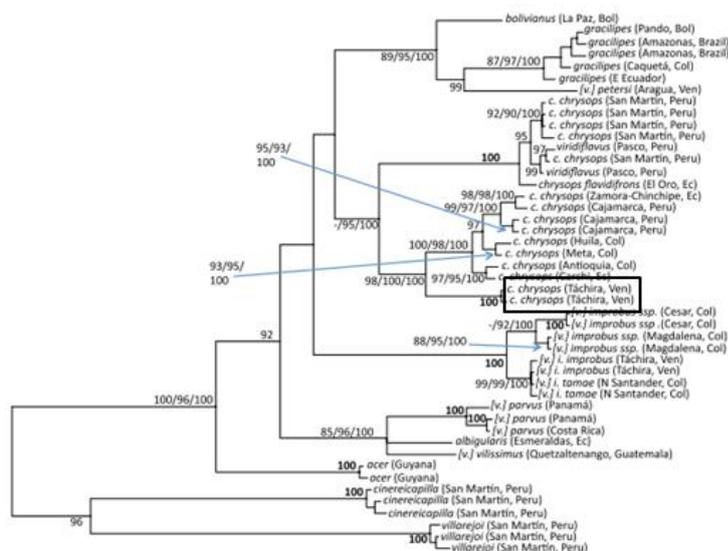


Figura 4.- Hipótesis filogenética del género *Zimmerius* basada en el gen mitocondrial ND2 (Rheindt y col., 2013). En el recuadro se indican las muestras correspondientes a los Andes venezolanos, las cuales se diferencian del resto de poblaciones de *Z. c. chrysops*.

Existen muchos trabajos que utilizan filogenias moleculares y/o modelos de nicho ecológico para intentar explicar patrones de distribución, especialmente aquellos disyuntos. Por ejemplo, en 2003, Carranza y Arnold buscaron estimar el tiempo de divergencia entre especies de lagartijas del género *Mabuya*, distribuidas de forma disyunta en África y Sur América. Con secuencias de ADN demostraron que la divergencia entre estas especies fue posterior a la separación de Gondwana, por lo que propusieron dispersión trans-Atlántica como mecanismo para explicar su distribución actual.

En 2013, Chen y colaboradores realizaron un estudio sobre un par de géneros de serpientes (*Sibynophis* y *Scaphiodontophis*: Colubridae) que se distribuyen de forma discontinua en el Neotrópico y en la región tropical de Asia (Fig. 5). Estos autores utilizaron filogenias moleculares, estimaciones del tiempo de divergencia y modelado de nicho ancestral. En primera instancia, demostraron que estos dos géneros son taxa hermanos, para luego proponer que el grupo se originó en Asia hace unos 33 MA y que, posteriormente, se dispersó hacia el Nuevo Mundo a través del canal de Bering, extinguiéndose posteriormente en las regiones intermedias.



Figura 5.- Distribución actual de los géneros *Sibynophis* (rojo) y *Scaphiodontophis* (morado). Tomado de Chen y col. (2013).

El supuesto de monofilia del “grupo *Margarornis*” y su importancia para plantear hipótesis biogeográficas fue evaluado por Pérez-Emán y col. (2005). Vaurie (1980) agrupó cuatro

géneros de aves de la familia Furnariidae (*Margarornis*, *Premnornis*, *Premnoplex* y *Roraimia*) dentro del grupo *Margarornis* basado en similitudes morfológicas. Previamente, Phelps, en 1966, propuso hipótesis biogeográficas considerando una relación filogenética cercana entre *Roraimia adusta*, especie endémica de la región del Pantepui, y *Premnoplex tatei*, especie endémica de la región del Turimiquire y Península de Paria. Pérez-Emán y col. (2005) y, posteriormente Derryberry y col. (2011), demostraron que el grupo *Margarornis* es polifilético y que *Roraimia adusta* está filogenéticamente relacionada con otros taxa de la familia Furnariidae. Por lo tanto, hipótesis biogeográficas no sustentadas por información filogenética pueden carecer de sustento evolutivo.

Lozano y col., en 2014, estudiaron la distribución disyunta de dos subespecies de *Anthocephala floriceps* (Aves: Trochilidae), las cuales presentan poblaciones separadas geográficamente en Colombia (Fig. 6). Estos autores combinaron estudios moleculares con modelos de nicho, con el fin determinar si estos grupos representaban un grupo monofilético y para determinar si en las regiones intermedias existían condiciones favorables para la especie (tanto actual como en el pasado histórico). Determinaron, con base en filogenias con genes mitocondriales (gen ND2) y nucleares, que ambas poblaciones representan taxones hermanos y que la separación entre dichas poblaciones es antigua. El estudio de modelado de nicho indicó que estas áreas no estaban conectadas por zonas favorables para la especie en el pasado y que, de hecho, parece existir una diferenciación importante en los nichos de ambas poblaciones.

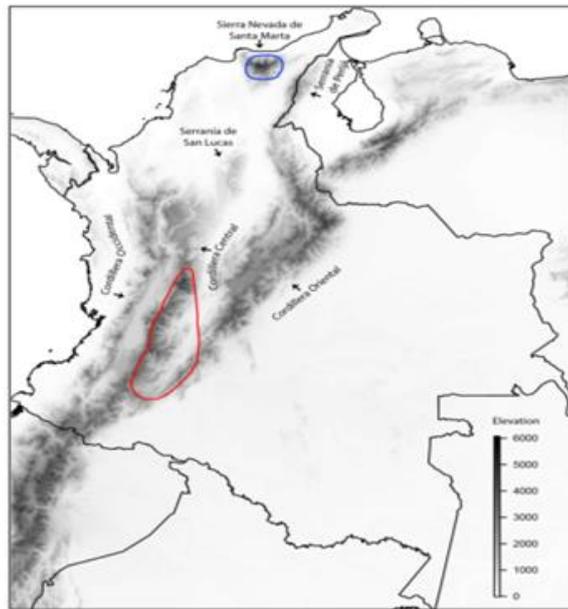


Figura 6.- Distribución de *Anthocephala floriceps*. *A. f. floriceps* (azul), correspondiente a la Sierra Nevada de Santa Marta, y *A. f. berlepschi* (rojo) en Los Andes de Colombia. Tomado de Lozano y col. (2014).

Los modelos de nicho ecológico han sido utilizados recientemente para evaluar procesos de conservatismo y divergencia de nicho. Por ejemplo, en 2009, McCormack y colaboradores pusieron a prueba la hipótesis de divergencia de nicho como mecanismo de especiación en dos especies de Urracas del género *Aphelocoma*, las cuales se encuentran distribuidas alopatricamente. Estos autores estimaron la sobreposición de nicho entre estas especies, comparando estos valores con un modelo nulo que consistía en las condiciones disponibles para cada una de las especies. Obtuvieron que los nichos de las especies son más similares a lo que se espera por azar, teniendo en cuenta que las condiciones disponibles para cada especie eran distintas. Propusieron entonces que sus resultados apoyaban la idea de conservatismo de nicho entre estas especies, y que la divergencia de nicho no pareciera ser causante de la especiación en este grupo.

En 2010, Warren y colaboradores compararon el nicho potencial de dos especies de lagartijas *Anolis* en la isla La Española, las cuales se encuentran separadas geográficamente. Sus resultados indicaron que los nichos de ambas especies son muy similares entre sí y que existen áreas de contacto con posible hibridación. Como

resultado de este estudio, proponen que la separación de estas poblaciones se debe a la presencia de áreas poco favorables para ambas especies en las zonas intermedias, donde los híbridos parecen no ser viables.

En resumen, estos estudios muestran que el uso de herramientas moleculares y de modelado de nicho ecológico contribuyen de manera significativa en la evaluación de hipótesis biogeográficas que expliquen los patrones de distribución de organismos. Su uso en este estudio permitirá evaluar hipótesis alternativas del patrón de distribución disyunto de una especie de ave de la familia Tyrannidae presente en la región Neotropical.

HIPÓTESIS

El planteamiento de hipótesis biogeográficas que expliquen el patrón de distribución disyunto de *Zimmerius chrysops* en Venezuela requiere, como primer paso, evaluar si las poblaciones del oriente del país (*cumanensis*) comparten un ancestro común (taxón hermano) con las poblaciones de los Andes venezolanos y la Sierra de Perijá (*chrysops*). Un estudio filogenético permitirá no solo determinar lo anteriormente planteado, sino también generar información con respecto a los tiempos de divergencia entre estas dos poblaciones, obteniendo así un marco filogenético y temporal de trabajo. En este trabajo se sometieron a prueba las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: *Zimmerius chrysops cumanensis* es el taxón más cercanamente relacionado, a nivel filogenético, con *Z. c. chrysops*.

Zimmerius chrysops presenta una distribución disyunta, con poblaciones en Los Andes, Sierra de Perijá y la cordillera de la costa oriental, pero ausente en la región intermedia,

correspondiente a la cordillera de la costa central. Dado este patrón de distribución, se plantea que:

Hipótesis 2: La ausencia de *Zimmerius chrysops* en la región central de la Cordillera de la Costa se debe a la falta de condiciones ambientales favorables para la especie en esta región.

Si la hipótesis 2 es cierta, se espera que el modelado de nicho determine que la región Central de la Cordillera de la Costa carezca de las condiciones ambientales que caracterizan la presencia de *Zimmerius chrysops*.

Si la Cordillera de la Costa Central forma parte del nicho potencial de *Z. chrysops*, su ausencia en la región podría estar relacionada con la existencia de alguna interacción biológica desfavorable. En este escenario se plantea la hipótesis de que:

Hipótesis 3: La ausencia de *Z. chrysops* en la región central de la Cordillera de la Costa es resultado de la exclusión competitiva por parte de *Z. improbus*.

Si esta hipótesis resulta cierta, se espera que los nichos fundamentales de *Z. chrysops* y *Z. improbus* sean muy similares y que la superposición de los nichos entre ambas especies sea menor en la región en la cual coinciden espacialmente que en las regiones en las cuales las especies no coinciden.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar el efecto de factores históricos y ecológicos sobre el patrón de distribución disyunta de *Zimmerius chrysops* en Venezuela.

Objetivos Específicos

- Determinar la posición filogenética de la población de *Zimmerius chrysops* presente en la región oriental de la Cordillera de la Costa (*Z. c. cumanensis*).
- Determinar si la ausencia de *Zimmerius chrysops* en la región central de la Cordillera de la Costa se explica por ausencia de su nicho potencial (climático) en dicha región, tanto en el presente, como en el pasado.
- Determinar si existe similitud en los nichos de *Z. chrysops* y *Z. improbus*, lo cual pudiera explicar la ausencia de *Z. chrysops* en la región Central de la Cordillera de la Costa por exclusión competitiva.

MÉTODOS

1.- Análisis filogenéticos

1.1.- Muestras genéticas

En los análisis moleculares se trabajó con muestras de tejido y sangre de individuos capturados y colectados por el Laboratorio de Biología y Conservación de Aves del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), correspondientes a las subespecies *Z. c. chrysops* y *Z. c. cumanensis* (Tabla 1). Por otra parte, se obtuvieron secuencias de GenBank (Apéndice 1) para *Zimmerius chrysops* y otras especies del género *Zimmerius* provenientes de distintas regiones de Sur América. De esta forma se cubrió la mayor parte de la distribución de *Zimmerius chrysops*, quedando pendientes muestras *Z. c. minimus* de Santa Marta, Colombia, que no corresponden a los objetivos de este trabajo. Todas las muestras fueron obtenidas con los permisos legales correspondientes: Licencias de Caza Científica y Contrato de Acceso a los Recursos Genéticos asociados

al proyecto “Biogeografía y Especiación de Aves Montanas” de Jorge Pérez Emán, amparados por el Contrato Marco firmado por el Ministerio del Poder Popular para el Ministerio del Ambiente y el Instituto de Zoología y Ecología Tropical.

Tabla 1.- Muestras utilizadas para los estudios genéticos de *Zimmerius chrysops*.

Especie	Subespecie	Código	Estado	Localidad	Muestra
<i>Zimmerius chrysops</i>	<i>cumanensis</i>	IL1	Monagas	El Mango	Tejido
	<i>cumanensis</i>	IL2	Monagas	Las Lomas Piedra de	Tejido
	<i>cumanensis</i>	IL3	Monagas	Moler	Tejido
<i>Zimmerius chrysops</i>	<i>chrysops</i>	07NO284	Lara	Yacambú	Sangre
	<i>chrysops</i>	IC3023	Barinas	Calderas	Tejido
	<i>chrysops</i>	IC3066	Barinas	Calderas	Tejido
	<i>chrysops</i>	JM664	Táchira	Seboruco	Tejido
	<i>chrysops</i>	JM635	Táchira	Seboruco	Tejido
	<i>chrysops</i>	IC804	Zulia	Sierra de Perijá	Tejido

1.2.- Trabajo de Laboratorio

La extracción de ADN se realizó siguiendo el protocolo de Fenol-Cloroformo (Apéndice 2). La amplificación de dichos extractos se realizó usando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) del gen mitocondrial Nicotinamida Deshidrogenasa (NADH) subunidad 2, ND2 (1041 pb), con los *primers* L5215 y H6313 (Hackett, 1996). Los parámetros de la PCR fueron 94°C para la desnaturalización inicial, durante 10 min, seguido de 40 ciclos de desnaturalización a 94°C por 30 s, alineamiento a 50°C por 45 s y una fase de extensión a 72°C por 2 min.

Tanto la elección de este gen, como las condiciones de amplificación, se basaron principalmente en su uso en trabajos previos con *Zimmerius* (Rheindt, 2008). Para la purificación de los productos de PCR, se utilizó el kit Promega (Wizard, Genomic DNA Purification Kit). Para la secuenciación se utilizó 1 μ L de amplificadas y una temperatura de alineamiento de 50 °C. Todo el trabajo de laboratorio se realizó en la Unidad de Ecología Genética (UEG) del Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). La posterior edición de las secuencias se realizó utilizando el software SeqMan (DNASTAR).

1.3.- Construcción de hipótesis filogenéticas.

Se realizaron análisis de Máxima Parsimonia (MP) y Máxima Verosimilitud (MV) utilizando el software MEGA 6 (Tamura y col., 2013), disponible de forma gratuita en www.MEGA.com. Los análisis de parsimonia se llevaron a cabo utilizando 100 réplicas de búsqueda heurística con el algoritmo *Tree Bisection and Reconnection* (TBR) y asignando el mismo peso a todos los caracteres. Para los análisis de MV se determinó el modelo evolutivo de sustitución molecular que mejor se ajustara a nuestros datos, de acuerdo al Criterio de Información Bayesiano (BIC), siendo éste el modelo Tamura-Nei con sustituciones siguiendo una distribución gamma con una proporción de sitios invariantes (TN93+G+I; Apéndice 3). Posteriormente, se realizaron los análisis con 10 réplicas de búsqueda heurística, usando el algoritmo de intercambio entre vecino más cercano (NNI) (Saitou y Nei, 1987). El muestreo con reemplazo (*bootstrap*) se realizó con 1000 pseudoréplicas para ambos análisis (Rheindt y col., 2013). Como grupo externo se seleccionó a *Zimmerius villarejoi* basado en estudios previos con el género (Rheindt y col., 2013; Fig. 5). La diferenciación genética entre y dentro de poblaciones

de *Z. chrysops* se estimó mediante el cálculo de las distancias genéticas sin corregir (“p”) utilizando el programa MEGA 6 (Tamura y col., 2013).

2.-Modelado de Nicho Ecológico.

2.1.1.- Obtención de los registros de presencia.

El modelado de nicho se realizó con variables climáticas asociadas a lugares de presencia de la especie. Estos registros de presencia (*Z. chrysops* y *Z. improbus*) se obtuvieron de las principales colecciones zoológicas y museos del país: la Colección Ornitológica Phelps (COP), el Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) y el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG).

2.1.2.- Depuración de la base de datos.

Las localidades de museo suelen tener un sesgo ambiental asociado a muestreos cercanos a carreteras o a centros poblados. Este sesgo ambiental deriva en cierto grado de autocorrelación espacial entre los registros, lo que indica que los valores observados en una localidad podrían estar influidos por los de las localidades vecinas, resultando en una reducción de la capacidad predictiva del modelo. Con el fin de reducir esta autocorrelación espacial, se filtraron las localidades seleccionando aquellas que estuvieran separadas por lo menos 5 km de otras localidades (Anderson y Raza, 2010; Ramoni, 2012). Este proceso se realizó midiendo la distancia entre cada una de las localidades a través del programa *Google Earth* (Versión 7.1.5.1557).

2.1.3.- Variables ambientales y algoritmo de modelado.

Se utilizaron 19 variables climáticas en formato raster obtenidas de la base de datos climáticos globales WorldClim versión 1 (www.worldclim.org). Las variables provienen del promedio de datos meteorológicos recolectados en más de 47.000 estaciones en el mundo, entre los años 1950 y 2000, y son ampliamente utilizadas en modelados de distribución potencial (Peterson y col.2011). Estas variables son globales, por lo que fue necesario ajustarlas a nuestra área de interés. Esto se realizó mediante la opción *clipper* del software Quantum-Gis, versión 2.8.1 (www.qgis.com), utilizando como contorno una capa vectorial de los límites políticos de Venezuela.

La distribución potencial de *Zimmerius chrysops* se modeló utilizando el algoritmo de Máxima Entropía (Maxent), el cual ha mostrado tener un excelente desempeño con registros de solo presencia (Elith y col., 2006), como los que se tienen en este estudio y en la inmensa mayoría de los casos (Anderson, 2012). La versión del software Maxent fue la 3.3.3k (Phillips y col., 2006), la cual está disponible de forma gratuita en www.cs.princeton.edu/schpire/maxent.

2.1.4.- Región de estudio para el modelado de distribución potencial.

Como buscamos conocer si existen áreas con condiciones favorables en la región Central de la Cordillera, restringimos nuestro estudio a las regiones al norte del río Orinoco (Fig. 7). Para cada especie se restringieron las variables climáticas a las regiones de ocurrencia (Fig. 8), con las cuales se realizó el modelado, para luego proyectarlo a la región total (Fig. 7). De esta forma, al restringir la región de modelado, se aumenta la capacidad predictiva del modelo, reduciéndose el sobre ajuste del mismo

(Anderson y Raza, 2010). Esto se realizó tanto para los modelos de distribución potencial en el presente como para los del pasado histórico.

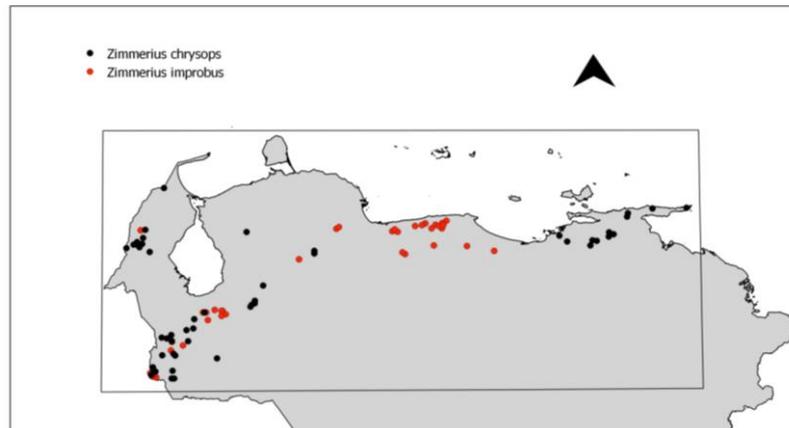


Figura 7.- Región total de estudio para el modelado de nicho ecológico de *Zimmerius chrysops* y *Z. improbus*. Los puntos representan registros para cada especie, cada una marcada con un color.

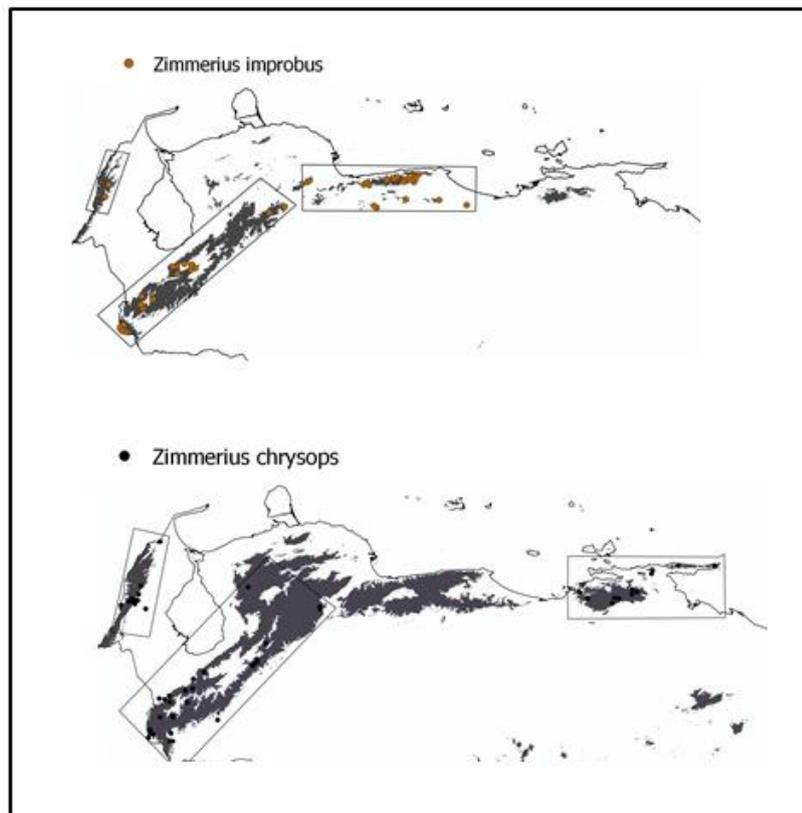


Figura 8.- Regiones delimitadas para el modelado de nicho de *Z. improbus* y *Z. chrysops*. Los puntos representan registros de la especie.

2.1.5.- Distribución potencial actual.

Para estimar la distribución potencial actual de *Zimmerius chrysops* y *Z. improbatus* se utilizaron parámetros predeterminados de MaxEnt para obtener un modelo logístico con valores continuos de 0 a 100, donde los valores altos indican altas probabilidades de ocurrencia de la especie estudiada. Para validar el modelo se aplicó el método de submuestreo utilizando un 25% de los registros totales (13 *Z. chrysops* y 11 *Z. improbatus*). Para evaluar la calidad del modelo se utilizó el valor AUC (área bajo la curva ROC), en el cual los valores cercanos a 1 indican un alto poder predictivo por parte del modelo. Adicionalmente, como medida de evaluación del modelo, se analizó su tasa de omisión en el décimo percentil de probabilidad, como el porcentaje de los registros de presencia de la especie que resultaron fuera del área predicha por el modelo.

2.1.6.-Distribución potencial en el pasado.

Con el fin de evaluar si en el pasado histórico las regiones incluidas en la distribución actual de *Z. chrysops* estuvieron conectadas por zonas climáticamente favorables, se proyectó el modelo de distribución potencial actual a un grupo de variables ambientales estimadas para el Holoceno medio (6000 años en el pasado), la última gran glaciación (21.000 años en el pasado) y el último período interglaciar (120.000 años en el pasado). Estas capas ambientales pasadas fueron obtenidas de WorldClim (www.worldclim.org), las cuales están basadas en datos del *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project Phase II*. Estos análisis se llevaron a cabo en Maxent 3.3.3k (Phillips y col., 2006). Para realizar los modelos, primero se realizó la calibración con las variables actuales, obteniéndose un modelo que fue proyectado al pasado. Para los períodos Holoceno medio y la última gran glaciación, se utilizaron capas con una resolución de 5

km, por lo que para estos períodos, se calibró con capas de variables a la misma resolución de 5 km. Para el último período interglaciar se utilizaron capas a 1 km de resolución, calibrándose con capas actuales de la misma resolución.

2.2- Divergencia vs. conservatismo de nicho en poblaciones de *Z. chrysops*.

Dos poblaciones separadas geográficamente pueden exhibir, con el tiempo, adaptación a condiciones locales, de manera que el mantenimiento de una distribución disyunta puede ser consecuencia de esta especialización. En vista de esto, es apropiado explorar si existen evidencias de un proceso de este tipo entre las poblaciones disyuntas de *Z. chrysops*. Dos métodos que puede aportar información útil son los siguientes:

a) La prueba de equivalencia de nicho, que compara los valores de idoneidad en los registros de una especie/población A, con los respectivos de una especie/población B, obteniéndose un valor de superposición. Ofrece un valor de equivalencia que indica en qué medida se parecen las condiciones ambientales de dos poblaciones, de manera que un alto valor de equivalencia indica que las poblaciones presentan nichos muy similares. Esta prueba es adecuada cuando se tienen más de dos especies/poblaciones y se quiere conocer cuáles de ellas son más similares en cuanto al nicho.

b) La prueba de similitud de nicho, de manera similar a la prueba anterior, compara los valores de idoneidad de los registros de ambas poblaciones, con la diferencia que incorpora en el análisis las áreas de fondo (*background*) de las especies, que son las condiciones disponibles para la especie. El objetivo de la prueba es determinar si el valor de superposición calculado entre las poblaciones es mayor o menor al valor que se obtendría por el azar. Esto es de gran importancia, ya que diferencias encontradas en las condiciones ocupadas (nicho) por ambos grupos podrían deberse a que las

especies/poblaciones habitan áreas geográficamente separadas que pueden diferir de manera significativa en cuanto a las condiciones ambientales que tienen disponibles en cada región (McCormack y col., 2009; Anderson y Raza, 2010; Lozano y col., 2014). En esencia, el método calcula un valor de superposición entre las dos poblaciones y luego calcula un número arbitrario de valores de superposición entre una de las especies/poblaciones y una serie de puntos tomados al azar, en este caso 100, provenientes del *background* o fondo de la otra población. Con estos valores, estima la distribución de frecuencias de los valores de superposición obtenidos aleatoriamente y se determina la probabilidad de haber obtenido un valor de superposición como el calculado con los datos reales (Warren y col., 2008). Una descripción detallada del método se encuentra en Broennimann y col. (2012).

Para comparar el nicho de las diferentes poblaciones de estudio se utilizó la prueba de similitud de nicho (parte b anterior), mediante el método planteado por Broennimann y col. (2012). En primera instancia, se estableció un polígono que abarcaba las localidades de cada una de los grupos de *Zimmerius* (especies o poblaciones), utilizando el programa Quantum-GIS, tal como se explicó anteriormente (sección 2.1.C). Luego se generaron puntos aleatorios dentro de cada uno de los polígonos, a los que se le asignaba un valor para cada una de las 19 variables ambientales, conformando así un área *background*. Para calcular el índice de superposición de nicho, se utilizó la medida de similitud de Schoener (1968), identificado con la letra “D” y cuya ecuación es la siguiente:

$$D(pX, pY) = 1 - \frac{1}{2} \sum |pX_i - pY_i|$$

Donde pX_i se refiere al valor de probabilidad de ocurrencia de la especie X en el pixel i , y pY_i , la probabilidad de ocurrencia de la especie Y en el pixel i . Este índice de superposición D puede tener valores entre 0 (los nichos no se solapan) y 1 (los nichos son iguales). Esta medida fue escogida por su simplicidad y amplio uso (Warren y col., 2008). Los cálculos se realizaron con el programa R, utilizando los *scripts* propuestos por Broennimann y col. (2012).

3.- Comparación de nicho climático entre *Z. improbus* y *Z. chrysops*.

Una de las dos hipótesis, en este estudio, para explicar el mantenimiento de la distribución disjunta de *Z. chrysops* plantea que la competencia con la especie *Z. improbus* determina su exclusión en la región intermedia entre las poblaciones disyuntas, específicamente en la Cordillera de la Costa Central. Con la finalidad de explorar esta hipótesis, se compararon los nichos de ambas especies, mediante el cálculo de los valores de superposición de nicho entre ambas especies obtenidos en pruebas de similitud de nicho (Broennimann y col., 2012). Estos valores se compararon en dos situaciones: en primer lugar, entre poblaciones de *Z. chrysops* y *Z. improbus* que se encuentran en una misma región (Andes-Perijá), a la que llamaremos región de coincidencia, destacando que esta “coincidencia” no se refiere a simpatria. En segundo lugar, entre poblaciones de ambas especies que habitan regiones en ausencia de la otra (Cordillera de la Costa Central y Turimiquire-Paria), a las que llamaremos regiones de no-coincidencia. Se plantea que si la competencia entre estas especies es un factor importante en la distribución de *Z. chrysops*, debería observarse un cambio en el nicho de ambas especies cuando se encuentra sin la presencia de su competidor hipotético, de manera que ocupe parte del nicho que era exclusivo de su competidor cuando ambas especies coinciden en la misma región geográfica (Gutiérrez y col., 2014). Es decir, la

superposición de nicho entre ambas especies en regiones de coincidencia sería menor a la superposición de sus nichos cuando están en regiones de no coincidencia (Fig. 9). Todos los análisis fueron realizados en el programa *R*, utilizando los *scripts* planteados por Broennimann y col. (2012).

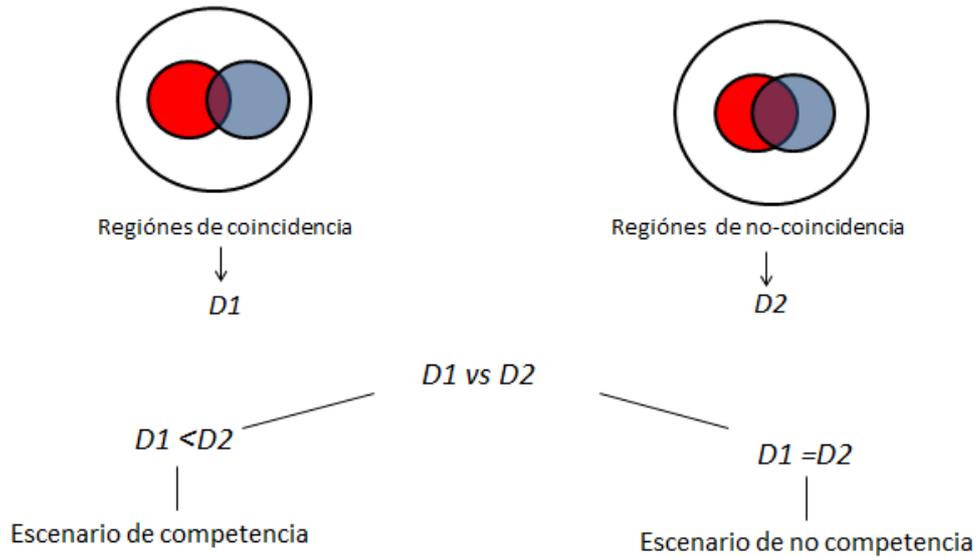


Figura 9.- Método de evaluación de escenarios potenciales de competencia vs. no competencia entre *Z. chrysops* y *Z. improbus*. Las esferas representan las condiciones ambientales utilizadas por cada una de las especies.

Un aspecto que podría invalidar el argumento anterior es que las regiones de no coincidencia presenten condiciones *background* distintas, por lo que en estas regiones podrían existir condiciones “novedosas” (que no se encuentran en las regiones de coincidencia) para las especies. De esta manera, un incremento de la superposición de nicho (*D*) por liberación de la competencia podría ser enmascarado (subestimado) por un aumento en el nicho general de una o ambas especies. El motivo de este inconveniente está asociado a la manera en la cual es calculado el índice de superposición *D*, el cual se basa en la proporción de condiciones compartidas por ambas especies, del total de condiciones ocupadas por las dos especies.

Una manera de explorar este problema es comparar la disponibilidad de condiciones en la región de no-coincidencia de una especie con la disponibilidad de condiciones de esa especie en las regiones de coincidencia. Se plantea que la objeción antes descrita sería válida si las regiones de no coincidencia presentan condiciones novedosas (no presentes en la región de coincidencia). Por tal motivo, se realizó la comparación de las condiciones disponibles en las regiones de coincidencia de cada especie con las condiciones disponibles en las regiones de no coincidencia de la misma especie (región de la Cordillera de la Costa central y región de Turimiquire-Paria). Se espera que si la objeción es inválida, las condiciones disponibles (*background*) en las áreas de no coincidencia se encontrarán contenidas en las condiciones disponibles (*background*) de la región de coincidencia. Este proceso se describe gráficamente en la Figura 10.

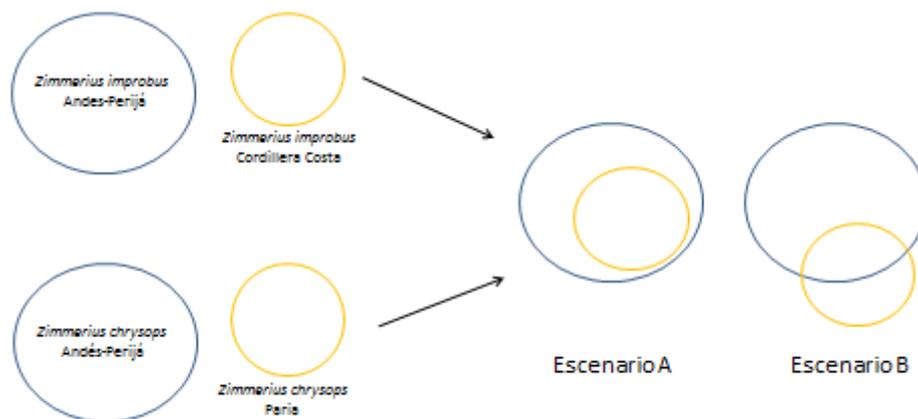


Figura 10.- Representación del procedimiento para la comprobación del valor de superposición D en las áreas de no-coincidencia. A) Caso hipotético en el que las condiciones disponibles para una especie en la región de no-coincidencia están dentro de las condiciones disponibles (*background*) en la región de coincidencia. B) Caso hipotético en el que una gran proporción de las condiciones disponibles (*background*) para una de las especies en la región de no-coincidencia, no se encuentran disponibles en las regiones de coincidencia.

Un resultado planteado como el caso A de la Figura 10 corrobora que el valor de superposición D obtenido para la prueba de similitud de nicho, entre las regiones de no-coincidencia, no se encuentra subestimado. Por otro lado, un resultado como el del caso B, pone en duda dicho valor de superposición.

RESULTADOS

1.-Análisis filogenéticos

El alineamiento de las 11 secuencias obtenidas para el gen mitocondrial ND2, en conjunto con las secuencias del GenBank (Apéndice 1), presentó un total de 341 sitios variables y 312 sitios parsimoniosamente informativos. Dentro de las poblaciones de Venezuela se observaron 5 sitios variables y 1 sitio parsimoniosamente informativos.

Los árboles filogenéticos obtenidos con Máxima Verosimilitud (MV) y Máxima Parsimonia (MP) presentaron topologías muy similares. Estas reconstrucciones filogenéticas muestran que *Z. chrysops* conforma un grupo monofilético con alto soporte (valor de bootstrap, VB= 96; Fig. 11). Las poblaciones de Venezuela también forman un grupo monofilético (VB = 99), pero sin estructura filogenética y con muy baja diferenciación de haplotipos.

La variación genética para las poblaciones de Venezuela fue de solo 0.1%, es decir, de 1041 pares de bases que tiene el gen ND2, las poblaciones de Venezuela (incluidos individuos del Turimiquire, Los Andes y Perijá) solo varían en un promedio de un par de bases. Por otro lado, las poblaciones de Venezuela presentan una divergencia

genética de 4.1% con respecto a las de Colombia y Ecuador (reconocidas igualmente como *Z. chrysops chrysops*), las cuales presentan una variación interna del 1%.

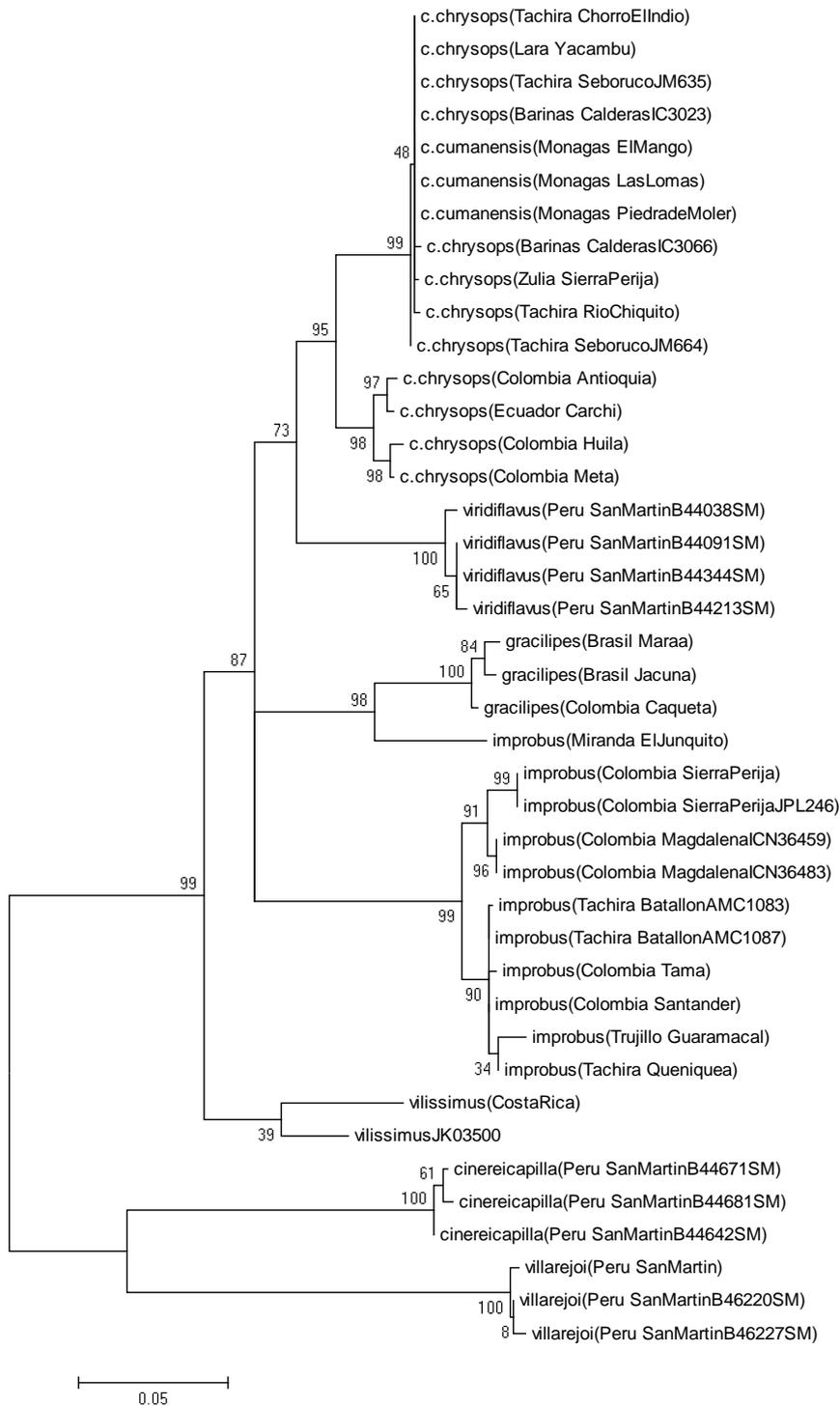


Figura 11.- Hipótesis filogenética de Máxima Verosimilitud para el género *Zimmerius*, basada en el gen mitocondrial ND2 con *Zimmerius villarejoi* como grupo externo. Se muestra el árbol consenso de Máxima Verosimilitud con 1000 réplicas de soporte *bootstrap*.

2. Modelado de nicho ecológico

2.1.-Modelo de nicho climático de *Zimmerius chrysops*.

El modelo de nicho ecológico sugiere que actualmente existen condiciones idóneas (>75% de idoneidad) para la presencia de *Zimmerius chrysops* en la región intermedia a las dos poblaciones disyuntas de la especie, correspondiente a la Cordillera de la Costa Central (Fig. 12). Sin embargo, no existe un continuo de áreas favorables para la especie a lo largo de su distribución, específicamente en la depresión de Unare que separa la región central de la Cordillera de la Costa y el Macizo Montañoso del Turimiquire.

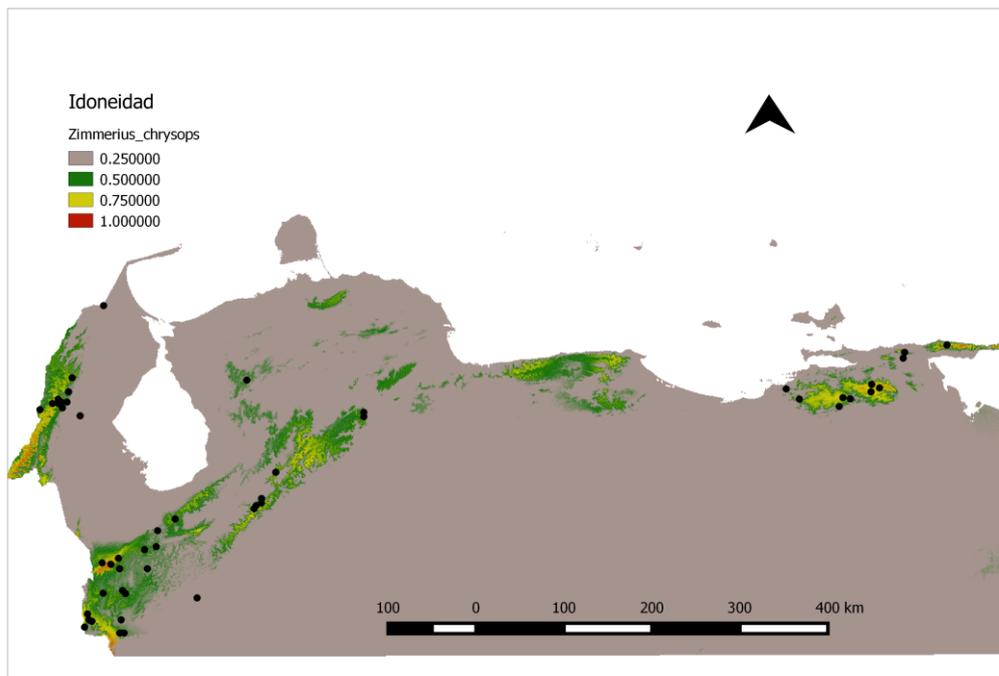


Figura 12.- Distribución geográfica potencial de *Zimmerius chrysops* en Venezuela estimada con Maxent. Los colores más cálidos representan áreas de mayor idoneidad (áreas favorables) para la especie, según las variables bioclimáticas. Los puntos negros indican registros de la especie.

Para este modelo, el valor bajo la curva AUC fue de 0.869, lo que indica que el modelo se desempeñó bastante mejor a lo esperado por el azar, por lo que tiene buena capacidad

predictiva. Por otro lado, el valor de la tasa de omisión en el décimo percentil fue bastante alto, 0.25, es decir, un 25% de las localidades utilizadas en la evaluación del modelo (13 registros de 53) se ubicaron erróneamente fuera de la predicción del mismo. Sin embargo, dichos puntos correspondieron a zonas marginales de la distribución de *Zimmerius chrysops*, por lo que dicho valor de omisión podría estar sobrestimado. Por todo esto, se puede considerar que este modelo predice de forma adecuada la distribución potencial de la especie, por lo menos en cuanto a condiciones climáticas.

Al proyectar nuestro modelo actual a distintos períodos históricos en el pasado (Fig. 13), se obtuvo un escenario en el que las áreas con condiciones climáticas idóneas para *Z. chrysops* parecen aumentar a medida que retrocedemos en el tiempo. Es importante notar que los modelos sugieren que en la región central de la Cordillera de la Costa han existido áreas favorables para la presencia de la especie, por lo menos durante los últimos 120.000 años, aunque las mismas parecen haber disminuido al considerar las condiciones actuales en comparación con el pasado histórico. El área correspondiente a la depresión de Unare no parece haber presentado condiciones idóneas para la especie durante este lapso de tiempo, por lo que destaca como una posible barrera para la especie.

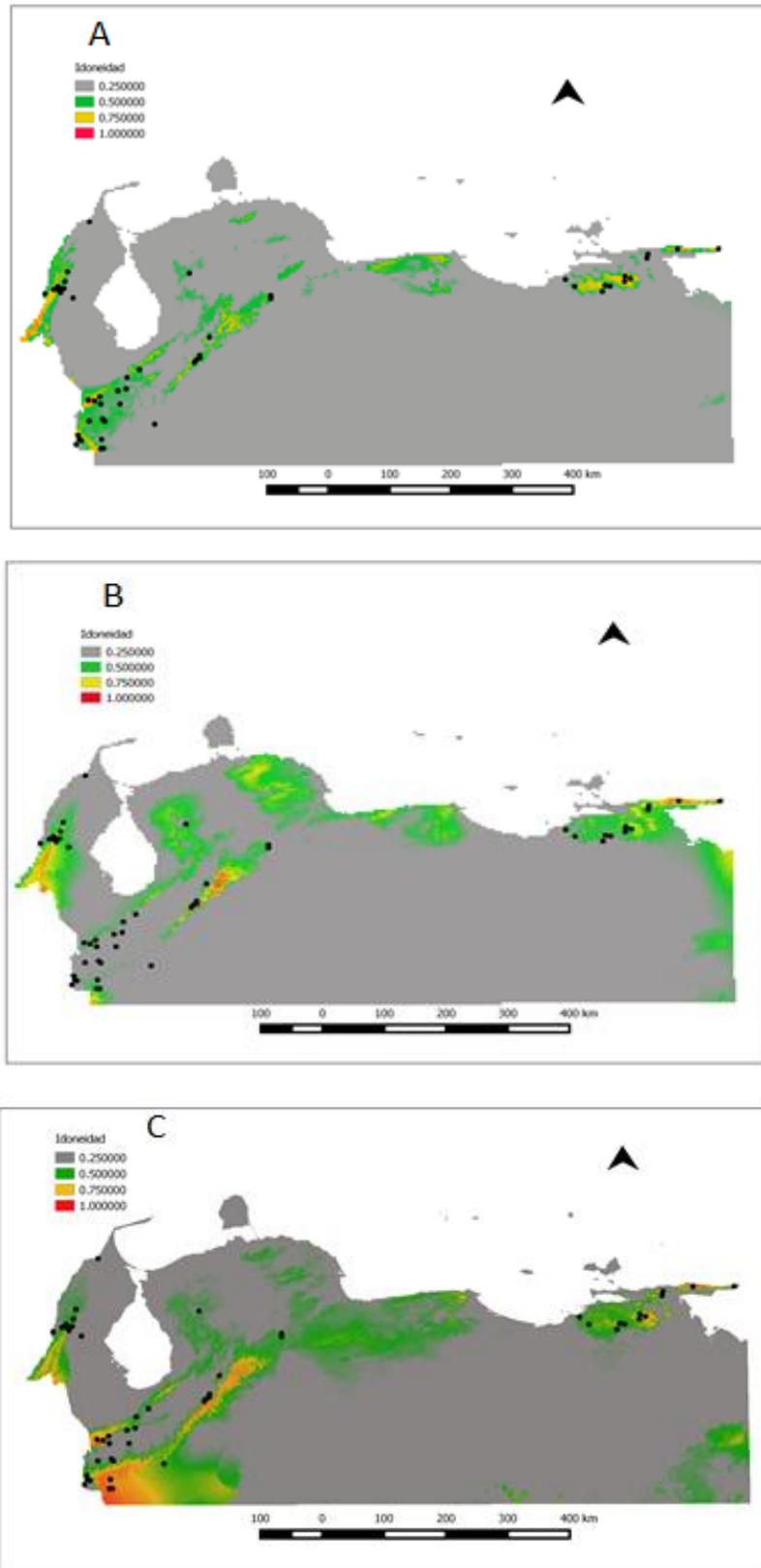


Figura 13.- Modelo de nicho de *Zimmerius chrysops* proyectado en tres períodos históricos: A) Holoceno medio (6000 años en el pasado), B) última gran glaciación (21.000 años en el pasado) y C) último período interglaciario (120.000 años en el pasado). Los colores más cálidos representan aquellas áreas de mayor idoneidad para la especie. Los puntos negros representan registros para la especie.

2.2.- Divergencia vs. conservatismo de nicho en las poblaciones de *Z. chrysops*.

Las condiciones disponibles (*background*) para las poblaciones de Los Andes y Perijá (*Z. c. chrysops*) son más diversas que aquellas presentes en Turimiquire y Paria (*Z. c. cumanensis*) (Fig. 14A). Así mismo, el nicho ocupado por *Z. c. chrysops* parece abarcar una mayor diversidad de condiciones, un nicho (climático) más amplio que el observado en *Z. c. cumanensis* (Fig. 14A). Esto tiene sentido si consideramos que las regiones de Los Andes y Perijá son mucho más extensas que las de Turimiquire y Paria, aunque hay que tener en cuenta que mayor extensión no se traduce necesariamente en mayor variedad de condiciones ambientales. La superposición de los nichos de ambas poblaciones es considerable, con el nicho de *Z. c. cumanensis* totalmente incluido dentro del de *Z. c. chrysops* (Fig. 14B). A su vez, se nota que todas las condiciones ambientales ocupadas por *Z. c. cumanensis* son ocupadas por *Z. c. chrysops* en la región de los Andes y Perijá. Esto apoya claramente la idea de conservatismo de nicho entre estas poblaciones disyuntas (Broennimann y col., 2012).

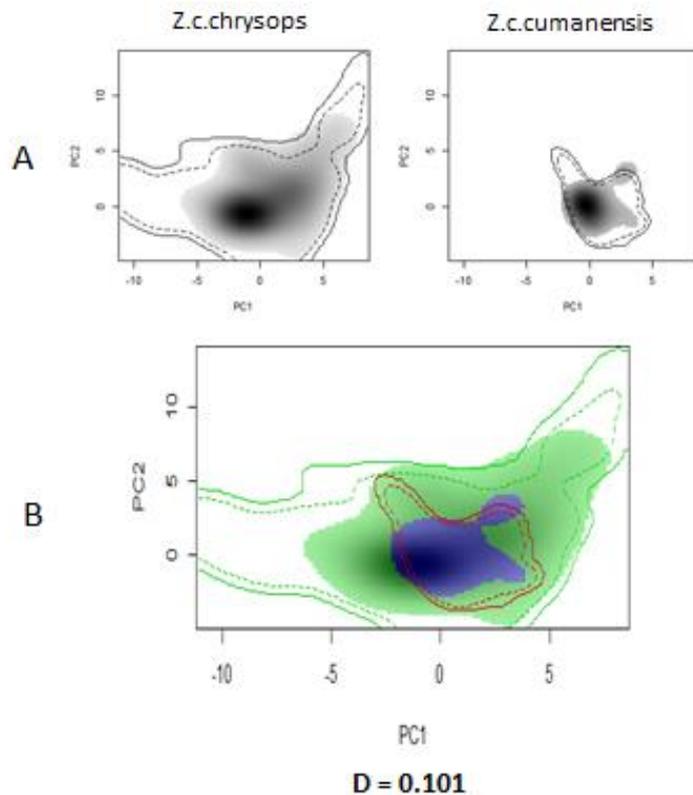


Figura 14.- A) Prueba de similitud de nicho entre *Zimmerius c. cumanensis* y *Z. c. chrysops*. Las sombras representan la densidad de registros de presencia por celda en la cuadrícula climática, siendo las sombras negras aquellas condiciones que son ocupadas en una mayor proporción de registros. Las líneas externas representan las condiciones climáticas disponibles o totales (“background”) para cada una de las poblaciones, con las líneas discontinuas representando el 50% de las condiciones y las líneas continuas, el 100%. B) Superposición de los nichos climáticos de *Zimmerius c. chrysops* (verde) y *Z. c. cumanensis* (rojo) en el espacio de los dos primeros ejes de Componentes Principales. La región azul representa las condiciones compartidas (intersección) por ambas poblaciones. Adicionalmente, se muestra el valor de superposición D obtenido.

El valor de superposición D de los nichos de ambas poblaciones no difiere de lo esperado por azar (Fig. 15). Es importante destacar que *cumanensis* ocupa una gran proporción de su área *background*, por lo que es muy probable que aleatorizando el nicho en esa área *background* se obtenga el mismo valor de superposición.

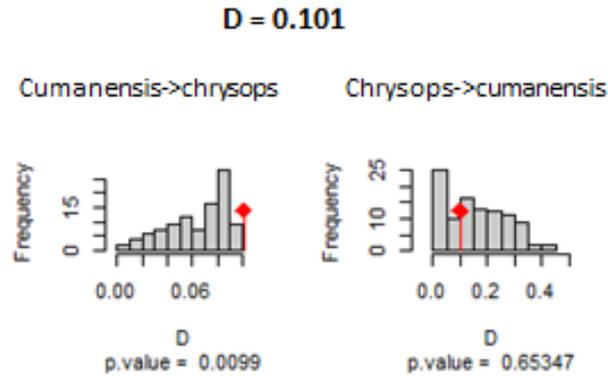


Figura 15.- Histogramas de los valores de D estimados por cada simulación en la prueba de similitud de nichos. El rombo de color rojo indica el valor de D observado. A) Comparación del valor de superposición obtenido ($D = 0.246$) con respecto a 100 comparaciones del nicho de *Z. c. cumanensis* con puntos aleatorios del *background* de *Z. c. chrysops*. B) Comparación del valor obtenido D con respecto a 100 comparaciones del nicho de *Z. c. chrysops* con puntos aleatorios del *background* de *Z. c. cumanensis*.

3.-Comparación de nicho climático de *Z. improbus* y *Z. chrysops*.

Ambas especies al Norte de Venezuela ocupan distintas condiciones dentro de la misma área *background* (región de coincidencia, Fig. 16A). Esto concuerda con el hecho de que en estas regiones existe un reemplazo altitudinal entre las dos especies, con *Z. improbus* reemplazando a *Z. chrysops* a mayores altitudes (Hilty, 2003). En general, *Z. improbus* pareciera ocupar una menor diversidad de condiciones climáticas que *Z. chrysops*, probablemente asociado con las diferencias altitudinales de distribución de dichas especies en esta región. En cuanto a las regiones de no coincidencia, destaca el hecho de que *Z. improbus* no ocupa una buena proporción de condiciones disponibles en la región de la Cordillera de la Costa, mientras que *Z. chrysops* ocupa la mayoría de condiciones disponibles en la región de Turimiquire-Paria (Fig. 16B).

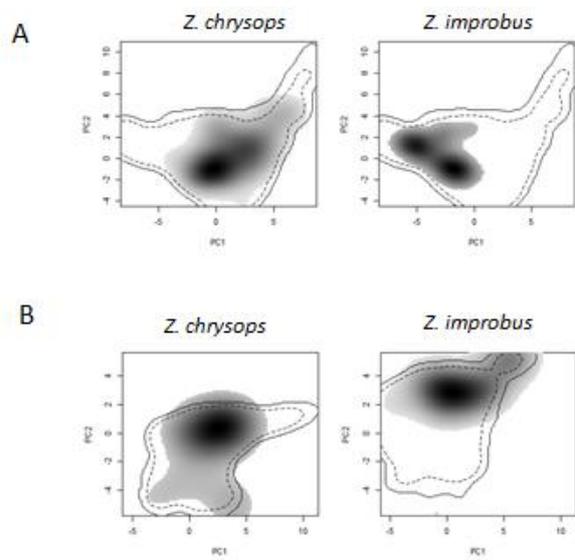


Figura 16.- Nicho climático estimado para *Zimmerius chrysops* y *Zimmerius improbus* en distintas regiones montañas de Venezuela: A) región de coincidencia en los Andes y Perijá; B) regiones de no-coincidencia en Cordillera de la Costa y Turimiquire-Paria. Las sombras representan la densidad de registros de presencia por celda en la cuadrícula climática y las líneas externas representan las condiciones climáticas disponibles o totales (*background*) para cada una de las especies. Las líneas punteadas representan el 50% de las condiciones y las continuas, el 100%.

En regiones de coincidencia se obtuvo un valor de superposición *D* de 0.117 (Fig. 17A), mientras que para la prueba, en regiones de no-coincidencia, el valor de superposición *D* fue de 0.113 (Fig. 17B). Estos valores indican que la superposición (*D*) se mantiene prácticamente constante al comparar el nicho de estas especies en regiones donde coinciden ambas especies (Andes-Perijá), como en aquellas donde solo habita una (Cordillera de la Costa y Turimiquire – Paria). Esto indica que al parecer cada especie ocupa condiciones ambientales similares a lo largo de su distribución, independientemente de la presencia de la otra especie. Los valores de superposición *D* obtenidos no fueron diferentes a lo esperado por azar (Fig. 17).

Para una de las comparaciones (*Z. chrysops* -> *Z. improbus*), el valor de *D* fue mayor (más similar) a lo esperado por el azar. Esto se debe a que *Z. chrysops* (verde en Fig. 17) está ocupando una gran proporción de las condiciones *background*, mientras que *Z. improbus* ocupa una menor proporción de sus respectivas condiciones *background*.

Entonces, lo más probable es que los valores de D sean iguales o cercanos a cero, por lo que el valor obtenido ($D = 0.114$), es mayor a lo que se esperaría por azar.

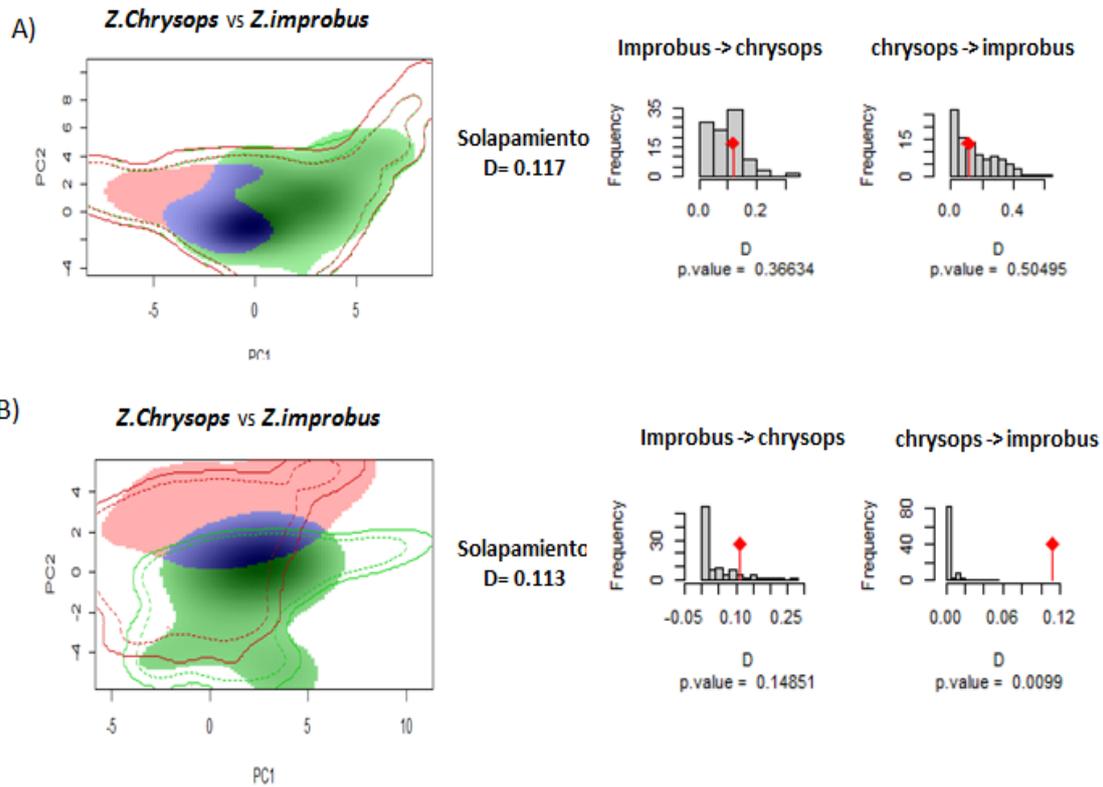


Figura 17.- Representación de la superposición de nicho climático entre *Zimmerius chrysops* (verde) y *Zimmerius improbus* (rosado) en distintas regiones montañas de Venezuela, representados en el espacio de los dos primeros ejes de Componentes Principales y valores D de superposición. Las líneas externas representan las condiciones ambientales totales (*background*) en las áreas de distribución. La región azul representa las condiciones compartidas (intersección) por ambas especies. Los histogramas representan la probabilidad del valor D obtenido de comparar el nicho obtenido para *chrysops* con 100 simulaciones aleatorias del nicho de *improbus* y viceversa. A) Región habitada por ambas especies (Andes-Perijá). B) Regiones habitadas solo por una de las especies (Cordillera de la Costa vs. Turimiquire-Paria).

Corroboración del valor D para regiones de no-coincidencia.

Las áreas *background* de las regiones de no coincidencia para ambas especies están incluidas, casi en su totalidad, dentro de las condiciones disponibles en el área de coincidencia. En el caso de *improbus* (Fig. 18A) existe una pequeña porción de condiciones en la Cordillera de la Costa que no están disponibles en la región de los Andes-Perijá. Para *Z. chrysops* todas las condiciones disponibles en la región de Turimiquire-Paria están incluidas dentro de las disponibles en la región de Andes-Perijá. Estos resultados sugieren que la gran mayoría de condiciones climáticas disponibles en las áreas de no coincidencia se encuentran también disponibles en las áreas de coincidencia de ambas especies. Esto nos permite suponer que el valor de superposición D no está subestimado en la comparación de áreas de no coincidencia.

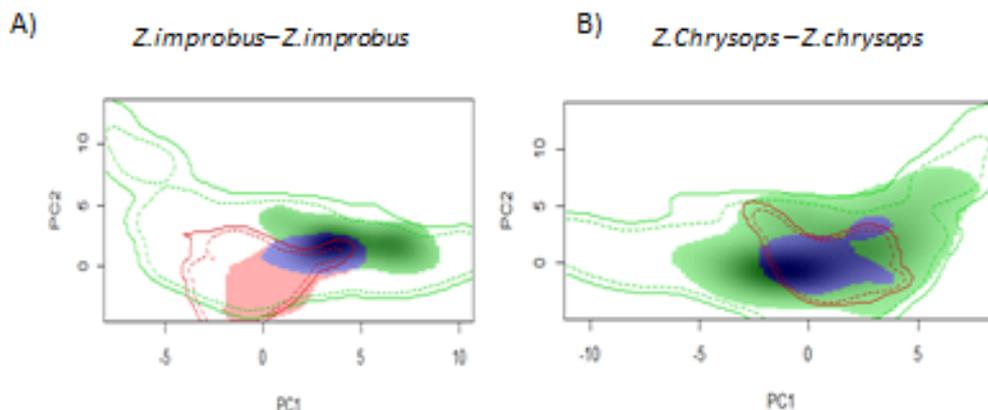


Figura 18.- Representación de la superposición de nicho climático entre poblaciones de *Zimmerius chrysops* y *Zimmerius improbus*, representados en el espacio de los dos primeros ejes de Componentes Principales y valores. Las líneas externas representan las condiciones ambientales totales (*background*) en las áreas de distribución. La región azul representa las condiciones compartidas (intersección) por ambas especies. A) Superposición obtenida al comparar las condiciones disponibles para las poblaciones de *Z. improbus* en las áreas de coincidencia (verde) vs. áreas de no-coincidencia (rosado). B) Superposición obtenida al comparar las condiciones disponibles para las poblaciones de *Z. chrysops* en las áreas de coincidencia (verde) vs. áreas de no-coincidencia (rosado).

Modelo de nicho climático de *Z. improbus*.

El modelo de nicho obtenido para *Z. improbus* sugiere la existencia de áreas favorables para la presencia de la especie en las regiones del Macizo de Turimiquire y la Península de Paria, las cuales no habita en la actualidad y donde sabemos habita *Z. chrysops* (Fig. 19). De igual forma ocurre con la Sierra de San Luis, áreas favorables en los modelos de distribución potencial para ambas especies (Figs. 12 y 19), pero que no es ocupada por ninguna de las dos. Este modelo presentó un valor bajo la curva AUC de 0.867 (Apéndice 4), indicando una buena capacidad predictiva. La omisión fue del 10%, lo que indica que de 11 registros utilizados para la evaluación, solo uno (1) se ubicó erróneamente por fuera de la predicción.

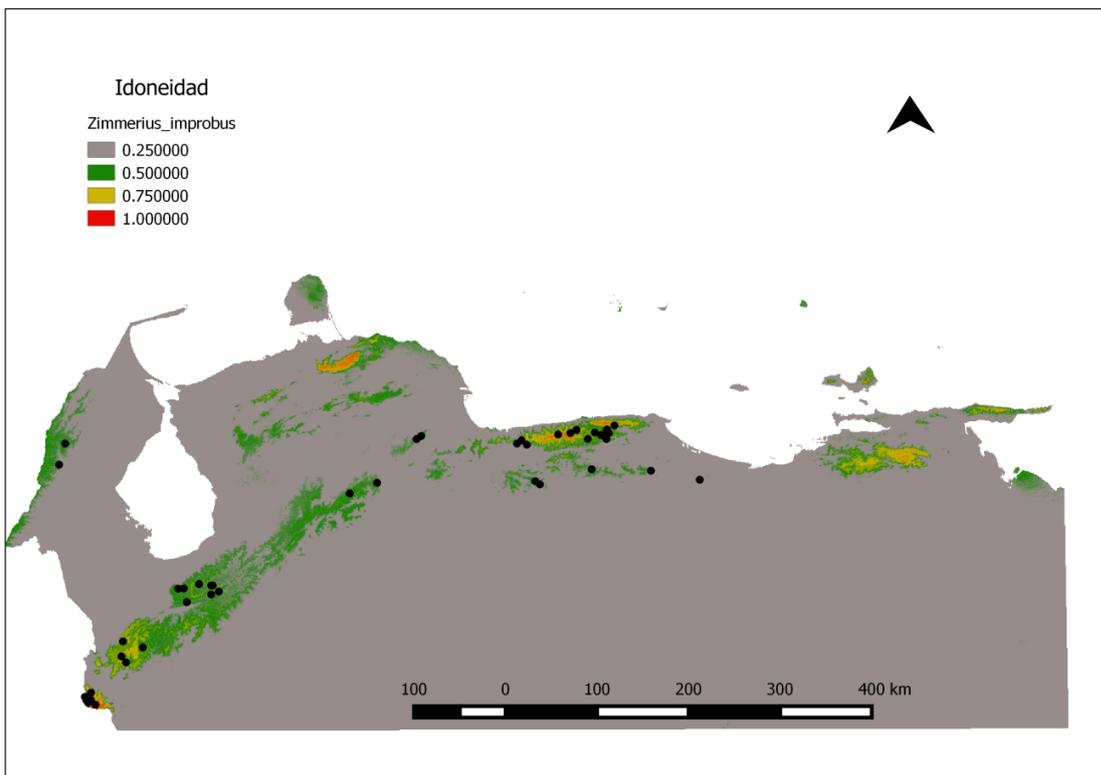


Figura 19.- Distribución geográfica potencial de *Zimmerius improbus* en Venezuela estimada con Maxent. Los colores más cálidos representan áreas de mayor idoneidad (áreas favorables) para la especie, según las variables bioclimáticas. Los puntos negros indican registros para la especie.

Al proyectar el modelo de *Zimmerius improbus* en el pasado (Fig. 20) podemos observar que las áreas favorables para la especie parecieran aumentar a medida que retrocedemos en el tiempo, con áreas favorables más extensas en el período de la última glaciación (Fig. 20B), pero más idóneas ($>0.75 - 1$) durante el último período interglaciar (Fig. 20C). La región de la Cordillera de la Costa parece haber presentado áreas muy favorables (>0.75) para la presencia de la especie durante los últimos 120.000 años. Para las regiones de Los Andes y Perijá pareciera haber ocurrido una fuerte contracción de las áreas favorables durante el período del Holoceno medio (6000 años), ocurriendo de igual forma para la región del Turimiquire. Al igual que ocurre con *Z. chrysops* (Fig. 13), la depresión de Unare no parece haber presentado condiciones favorables durante todo este período de tiempo, por lo que podría

representar una barrera importante entre la región central de la Cordillera de la Costa y el Macizo del Turimiquire. Es interesante notar que la región de la Península de Paria solo parece presentar áreas favorables durante el último período interglaciar (Fig. 20C).

En general, los nichos climáticos de *Z. improbus* y *Z. chrysops* mostraron un patrón similar en las reconstrucciones de su distribución potencial en el pasado. En ambos casos, las áreas favorables se contraen conforme se avanza en el pasado (Figs. 13 y 20).

Para la principal región de interés, la Cordillera de la Costa, ambas especies han presentado áreas favorables durante los últimos 120.000 años, que se han visto reducidas en la actualidad, especialmente para *Z. chrysops*

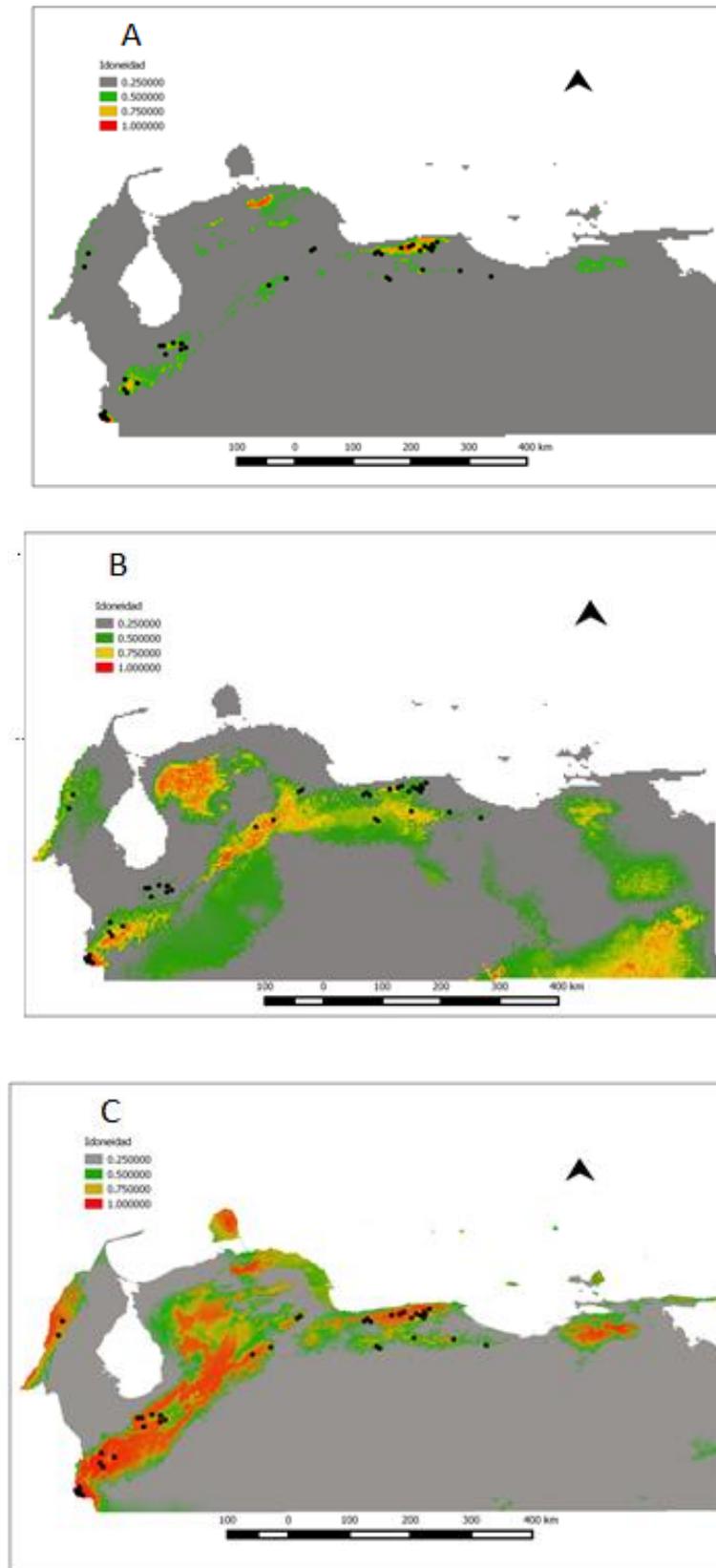


Figura 20.- Modelo de nicho de *Zimmerius improbus* proyectado en tres períodos históricos. **A)** Holoceno medio (6000 años en el pasado), **B)** última gran glaciación (21.000 años en el pasado) y **C)** último período interglaciario (120.000 años en el pasado). Los colores más cálidos representan aquellas áreas de mayor idoneidad para la especie. Los puntos negros representan las localidades conocidas para la especie.

DISCUSIÓN

Filogenia

Los análisis filogenéticos reflejan que la especie *Z. chrysops* constituye un grupo monofilético con las poblaciones de Venezuela diferenciadas genéticamente de aquellas de Colombia y Ecuador. Adicionalmente, las poblaciones venezolanas no presentan estructura filogenética siendo prácticamente homogéneas genéticamente a lo largo de su distribución, incluyendo las poblaciones del Turimiquire. Por lo tanto, los taxa hoy reconocidos como *Z. c. chrysops* y *Z. c. cumanensis* no presentan diferenciación genética para el marcador molecular usado (ND2) y la ausencia potencial de flujo génico entre estas poblaciones debe corresponder a un evento biogeográfico reciente.

El patrón de ausencia de diferenciación genética no es congruente con el patrón presentado por otros taxa de aves presentes en el Macizo del Turimiquire, los cuales se diferencian genéticamente de aquellas poblaciones presentes en la Cordillera de la Costa. Entre estos grupos de aves tenemos: *Premnoplex tatei* y *Premnoplex brunnescens* (Pérez-Emán y col., 2010), *Basileuterus tristriatus* (Gutiérrez-Pinto y col., 2012), *Arremon torquatus* (Cadena y Cuervo, 2009). Sin embargo, existen algunos taxa con patrones similares al de *Z. chrysops*, como es el caso de *Aulacorhynchus sulcatus*, cuyas poblaciones en la Cordillera de la Costa presentan una baja diferenciación genética (0.9%) con respecto a las encontradas en el Macizo del Turimiquire y la Península de Paria, así como pocas diferencias morfológicas y de canto (Schwartz, 1972)

La baja diferenciación genética entre las poblaciones de *Z. chrysops* en Venezuela sugiere que las poblaciones disyuntas de esta especie constituyen un linaje evolutivo y que comparten una misma historia biogeográfica. Esto es esencial para plantear hipótesis biogeográficas (Lomolino, 1998) sobre el patrón disyunto de la especie en Venezuela y evaluar el papel de factores ecológicos, en el presente y pasado histórico, en determinar la distribución geográfica de esta especie.

Ausencia de *Z. chrysops* en la región intermedia.

Nuestros resultados evidenciaron la existencia de condiciones favorables para la especie en la región intermedia a sus poblaciones disyuntas, correspondiente a la región Central de la Cordillera de la Costa. Esta predicción del modelo de nicho es congruente con el hecho de que, en esta región, existen bosques montanos que representan el hábitat conocido de la especie (Hilty 2003, Rodríguez y col., 2010). A su vez, en esa región se encuentra presente *Z. improbus* (Hilty 2003) que también habita bosques montanos y posee un comportamiento similar (observaciones personales). Estos resultados permiten descartar la hipótesis de que la ausencia de *Z. chrysops* en la región intermedia se debe a ausencia de condiciones ambientales favorables para la existencia de la especie. Aunque lo anterior sea correcto, es importante señalar que en la actualidad se observan áreas en las cuales no se observa las condiciones favorables para la especie, como es el caso de la depresión de Unare. En esta región la vegetación predominante es de bosques deciduos (Rodríguez y col., 2010), el cual es un tipo de vegetación en el cual no ha sido reportado *Z. chrysops* (Hilty 2003). De hecho, este tipo de vegetación puede constituir una limitante a la expansión geográfica de la especie hacia esta región y otras dentro de los límites actuales de la especie.

Por otra parte, se encontró que las poblaciones disyuntas de *Z. chrysops* presentan nichos muy similares. De hecho, todas las condiciones disponibles para las poblaciones de Turimiquire – Paria (*Z. c. cumanensis*) están disponibles para *Z. c. chrysops* en los Andes y Perijá. A su vez, todas las condiciones ocupadas por *Z. c. cumanensis* son ocupadas por *Z. c. chrysops*. Estos resultados apoyan la idea de conservatismo de nicho entre poblaciones, lo que indica que la distribución disyunta no se mantiene por adaptación a diferentes condiciones ambientales (divergencia de nicho) en las regiones separadas (Warren y col., 2009; McCormack, 2009; Lozano y col., 2014).

Distribución potencial en el pasado

Las condiciones climáticas parecieran haber sido favorables para *Z. chrysops* en la región intermedia durante, por lo menos, 120.000 años. De hecho, según el modelo de nicho desarrollado, se observa que las áreas favorables fueron más extensas durante el último período interglaciar (120.000 años) y la última gran glaciación (21.000 años). Este resultado es congruente con la idea que la distribución disyunta de *Z. chrysops* no se debe a la ausencia de las condiciones climáticas favorables en períodos pasados.

En cuanto a *Z. improbus* se obtuvo un escenario similar donde las condiciones ambientales han sido propicias para la presencia de la especie durante este lapso de tiempo histórico. A diferencia de *Z. chrysops*, la región intermedia ha presentado áreas favorables con una alta idoneidad (0.75-1), lo que podría explicar que la especie ocupe actualmente dicha región, donde *Z. chrysops* no existe.

Resumiendo, los resultados de los modelos de distribución de ambas especies en el pasado sugieren la presencia de ambas especies en la región intermedia, en la Cordillera

de la Costa Central. Sin embargo, las condiciones, en el caso de *Z. improbus* parecen haber sido más idóneas en el pasado que en el caso de *Z. chrysops*.

Escenario de exclusión competitiva por *Zimmerius improbus*.

Los valores de superposición de los nichos climáticos entre estas dos especies son muy similares en áreas de coincidencia y en áreas de no-coincidencia. Este resultado es incongruente con un escenario de exclusión competitiva entre estas especies, ya que pareciera no ocurrir una expansión del nicho de *Z. chrysops* y/o de *Z. improbus* como consecuencia de liberación de competencia, en zonas donde está ausente el hipotético competidor. Lo anterior sería de esperar en caso de que la competencia entre estas dos especies fuese un factor importante que limita la distribución geográfica de la especie (Gutiérrez y col., 2014). Podemos suponer entonces, basado en estos modelos, que la distribución disyunta de *Zimmerius chrysops* no se explica por exclusión competitiva por parte de *Zimmerius improbus*, ya que ambas especies parecen estar ocupando condiciones ambientales de manera independientemente de la presencia de la otra especie.

Posibles escenarios para la distribución disyunta.

La distribución disyunta observada actualmente para esta especie puede ser producto de dos procesos: dispersión a larga distancia o contracción de una distribución anteriormente continua (Moller y Cronk, 1997). Con base en los resultados obtenidos en el análisis filogenético y los análisis de nicho, se discuten ambas alternativas.

a. Dispersión a larga distancia entre las localidades disyuntas.

En el caso de *Zimmerius chrysops*, la dispersión a larga distancia entre los Andes y Turimiquire parece poco probable. Si la especie tuviese dicha capacidad dispersiva, se esperaría que estuviese presente en alguna de las áreas idóneas predichas por el modelo que se encuentran a menor distancia de Los Andes y Perijá, como lo son, la Sierra de San Luis y la Sierra de Aroa. A su vez, la diferenciación genética en poblaciones de Colombia y Ecuador que se encuentran a distancias menores, así como entre *Z. chrysops* y *Z. viridiflavus* (Rheindt, 2008), sugiere que esta especie no presenta la capacidad dispersiva.

b. Contracción de una distribución anteriormente continua.

Nuestros datos genéticos apoyan una expansión reciente de *Z. chrysops* en todo el territorio venezolano, incluyendo el Macizo de Turimiquire y la Península de Paria (atravesando la Depresión de Unare), con una posterior y aún más reciente extinción en las regiones intermedias. Esto es congruente con las escasas diferencias morfológicas y de vocalización (observación personal) entre estas poblaciones. Sumado a esto, tenemos que las condiciones ambientales en la Cordillera de la Costa han sido favorables (aunque con baja idoneidad) para la especie desde el período de la última glaciación hasta la actualidad. Entonces, la distribución disyunta no parece deberse a ausencia actual o pasada de las condiciones ambientales en las regiones intermedias, como ocurre para otros grupos de aves (Lozano y col., 2014). Todo esto teniendo en cuenta que dicha región ha sido bien muestreada por ornitólogos a lo largo del tiempo, por lo que podemos tener cierta confianza de que la ausencia de registros de la especie en dichas regiones refleja una ausencia real y no una deficiencia de muestreo.

En cuanto a exclusión competitiva con *Z. improbus*, nuestros resultados no apoyan un escenario de competencia entre estas especies. Sin embargo, no hay que descartar que la ausencia de *Z. chrysops* en la región intermedia pueda ser causada por factores bióticos no considerados en este estudio. Es posible que otros organismos, no necesariamente relacionados filogenéticamente, pudieran excluir competitivamente a *Z. chrysops* de estas regiones. Otras alternativas incluyen el efecto de enfermedades, parásitos (Ricklefs y col., 2014) o depredadores que podrían afectar con mayor intensidad a *Z. chrysops* que a *Z. improbus*. Sin embargo, las causas de la ausencia de *Z. chrysops* en la región Central de la Cordillera de la Costa continúan siendo desconocidas.

CONCLUSIONES

- Las poblaciones disyuntas de *Zimmerius chrysops* en Venezuela (*Z. c. cumanensis* y *Z. c. chrysops*) representan un linaje evolutivo sin estructura filogenética y genéticamente homogéneo.
- La ausencia de *Z. chrysops* en la región Central de la Cordillera de la Costa no se debe a la ausencia de áreas favorables para la especie con base en modelos de distribución potencial de la especie en el presente y pasado histórico.
- La comparación de nichos climáticos de *Z. chrysops* y *Z. improbus* sugiere que los patrones de distribución de estas especies no están asociados con interacciones competitivas entre ellas.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, R., Handley, C. 2002. Dwarfism in insular sloths: biogeography, selection, and evolutionary rate. *Evolution*. **56**:1045-1058
- Anderson, R. P. 2012. Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Ann. N. Y. Acad. of Sci.* **1260**:66–80.
- Anderson, R., Raza, A. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *J. Biogeogr.* **37**:1378–1393.
- Bonaccorso, E., Guayasamín, J. M., Peterson, A. T., Navarro-Sigüenza, A. G. 2011. Molecular phylogeny and systematics of Neotropical toucanets in the genus *Aulacorhynchus* (Aves, Ramphastidae). *Zool. Scrip.* **40**:336–349.
- Brown, J.H., Lomolino, M.V. 1998. Biogeography. Second Edition. Sinauer Associates. United States of America.
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M. J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecol. Biogeogr.* **21**:481–497.
- Cadena, C. D., Cuervo, A. M. 2009. Molecules, ecology, morphology, and songs in concert: how many species is *Arremon torquatus* (Aves: Emberizidae)?. *Biol. J. Linn. Soc.* **99**:152–176.
- Chen, X., Huang, S., Guo, P., Colli, G. R., Nieto, A., Montes de Oca, Vitt, L. J., y col. 2013. Understanding the formation of ancient intertropical disjunct distributions using Asian and Neotropical hinged-teeth snakes (*Sibynophis* and *Scaphiodontophis*: Serpentes: Colubridae). *Mol. Phylogen. Evol.* **66**:254–261.

- Derryberry, E. P., S. Claramunt, G. Derryberry, R. T. Chesser, J. Cracraft, A. Aleixo, J. Pérez-Emán, J. V. Remsen, Jr., R. T. Brumfield. 2011. Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the Neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution* **65**:2973-2986.
- DuBay, S. G., Witt, C. C. 2012. An improved phylogeny of the Andean tit-tyrants (Aves: Tyrannidae): More characters trump sophisticated analyses. *Mol. Phylogen. Evol.* **64**:285–296.
- Elith, J., Graham, C., Anderson, R. y col. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129–151.
- Elith, J., Leathwick J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **40**:677–697.
- Fitzpatrick, J.W. 2004. Family Tyrannidae (tyrant-flycatchers). En: Del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A. (Eds.), Handbook of the Birds of the World, Cotingas to Pipits and Wagtails, Vol. 9. Lynx Editions, Barcelona.
- Glor, R. E., Warren, D. 2011. Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution* **65**:673–83.
- Gould, S., Johnston, R. 1972. Geographic variation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**:457-498.
- Goulding, W., Martin, T. E. 2010. Breeding biology of the Golden-faced Tyrannulet (*Zimmerius chrysops*) in Venezuela. *Wilson J. Ornithol.* **122**:689–698.
- Gutiérrez-Pinto, N., Cuervo, A. M., Miranda, J., Pérez-Emán, J. L., Brumfield, R. T., Cadena, D. 2012. Non-monophyly and deep genetic differentiation across low-elevation barriers in a Neotropical montane bird (*Basileuterus tristriatus*; Aves:Parulidae). *Mol. Phylogen. Evol.* **64**:156–165.
- Hammond, P. C. 1990. Patterns of geographic variation and evolution in polytypic butterflies. *J. Res. Lepid.* **29**:54–76.

- Hilty, S. 2003. Birds of Venezuela. Second Edition. Princeton University Press. New Jersey, United States of America.
- Lanteri, A., Confaloneri, V. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. Pp: 185-193. En: Morrone, J., Llorente, J (Editores). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencia, UNAM. Distrito Federal, México.
- Lozano-Jaramillo, M., Rico-Guevara, A., Cadena, C. D. 2014. Genetic differentiation, niche divergence, and the origin and maintenance of the disjunct distribution in the Blossomcrown *Anthocephala floriceps* (Trochilidae). *Plos One* **9**:1-10.
- McCormack, J. E., Zellmer, A. J., Knowles, L. L. 2009. Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation? Insights from tests with niche models. *Evolution* **64**:1231–44.
- Moller, M., Cronk, Q. 1997. Phylogeny and disjunct distribution: evolution of *Saintpaulia* (Gesneriaceae) .*Proc. R. Soc. Lond. B.* **264**:1827-1836.
- Nei, M., Kumar, S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press. New York, United States of America.
- Ohlson, J., Fjeldså, J., Ericson, P. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zool. Scrip.* **37**:315–335.
- Pérez-Emán, J. L., Hernández, L. L., Brumfield, R. T. 2010. Phylogenetic relationships of the White-throated Barbtail, *Premnoplex tatei* (Furnariidae), an endemic of the northeastern mountain range of Venezuela. *Condor* **112**:561-570.
- Phillips, S., Anderson, R., Schapire, R. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* **190**:231–259.

- Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R., Martinez-Meyer, E., Nakamura, M., Araujo, M.B. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Oxford.
- Phelps, W. H. Jr. 1966. Contribución al análisis de los elementos que componen la avifauna subtropical de las cordilleras de la costa norte de Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales* **73**:14–43.
- Rheindt, F., Cuervo, A., Brumfield, R. 2013. Rampant polyphyly indicates cryptic diversity in a clade of Neotropical flycatchers (Aves: Tyrannidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **108**:889–900.
- Rheindt, F., Norman, J. , Christidis, L. 2008. DNA evidence shows vocalizations to be a better indicator of taxonomic limits than plumage patterns in *Zimmerius* tyrant-flycatchers. *Mol. Phylogen. Evol.* **48**:150–156.
- Rheindt, F. E., Fujita, M. K., Wilton, P. R., Edwards, S. V. 2014. Introgression and phenotypic assimilation in *Zimmerius* flycatchers (Tyrannidae): population genetic and phylogenetic inferences from genome-wide SNPs. *Syst. Biol.* **63**:134–52.
- Richards, C. L., Carstens B. C., Knowles L. L. 2007. Distribution modeling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *J. Biogeogr.* **34**:1833–1845.
- Ricklefs, R. E., Outlaw, D. C., Svensson-Coelho, M., Medeiros, M. C. I., Ellis, V., Latta, S. 2014. Species formation by host shifting in avian malaria parasites. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **111**:14816-14826.
- Rodríguez, J. P., Rojas-Suárez, F., Giraldo-Hernández, D. 2010. *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela), Caracas.

- Schoener, T.W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*. **49**: 704–726.
- Sexton, J., McIntyre, P., Angert, A., Rice, K. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Evol. Syst.* **40**:415-436.
- Shipley, J., Contina, A., Batbayar, N., Bridge, E. S., Townsend, A., Kelly, J. F. 2013. Niche conservatism and disjunct populations: a case study with Painted Buntings (*Passerina ciris*). *The Auk*. **130**:476–486.
- Smith, S. A., Donoghue, M. J. 2010. Combining historical biogeography with niche modeling in the *caprifolium* clade of *Lonicera* (Caprifoliaceae, Dipsacales). *Syst. Biol.* **59**:1-20.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* **30**:2725-2729.
- Tello, J., Moyle, R., Marchese, D., Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manakins and their allies (Aves: Tyrannides). *Cladistics* **25**:1-39.
- Vaurie, C. 1980. Taxonomy and geographic distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **166**:1–375;
- Warren, D., Glor, R., Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* **62**:2868–2883.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **366**: 2336–2350.
- Wiens, J., Ackerly, D., Allen, A., Anacker, L., Buckley, L., Cornell, H., Stephens, P. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* **13**: 1310–24.
- Zimmer, J.T. 1941. Studies of Peruvian Birds. *Am. Mus. Novit.* **1096**:1-26.

APÉNDICES

Apéndice 1.- Muestras tomadas del GenBank para las distintas poblaciones de *Zimmerius*. Se indican los códigos de acceso, así como los códigos de museo y la localidad.

Especie	Código	Localidad	Código GenBank
<i>Zimmerius chrysops</i>	AMC1166	Colombia: Antioquía	JX568918
<i>Zimmerius chrysops</i>	IAvHBT7392	Colombia: Huila	JX568933
<i>Zimmerius chrysops</i>	JVR4476	Colombia: Meta	JX568934
<i>Zimmerius chrysops</i>	LSU30030	Ecuador: Carchi	JX568935
<i>Zimmerius chrysops</i>	AMC1264	Venezuela: Táchira, Chorro El Indio	-
<i>Zimmerius chrysops</i>	AMC1297	Venezuela: Táchira, Río Chiquito	-
<i>Zimmerius cinereicapilla</i>	B44642SM	Perú: San Martín	JX568950
<i>Zimmerius cinereicapilla</i>	B44671SM	Perú: San Martín	JX568951
<i>Zimmerius cinereicapilla</i>	B44681SM	Perú: San Martín	JX568952
<i>Zimmerius gracilipes</i>	457371 FMNH	Brasil: Amazonas, Maraá	JX568953
<i>Zimmerius gracilipes</i>	457372FMNH	Brasil: Amazonas, Japurá	JX568954
<i>Zimmerius gracilipes</i>	IAvHBT1052	Colombia: Caquetá	JX568943
<i>Zimmerius improbus</i>	AMNHGFB3131	Aragua: Colonia Tovar	JX568955
<i>Zimmerius improbus</i>	ICN36459	Colombia: Magdalena, Santa Marta	JX568944
<i>Zimmerius improbus</i>	ICN36483	Colombia: Magdalena, Santa Marta	JX568945
<i>Zimmerius improbus</i>	IAvHBT1839	Colombia: Norte de Santander	JX568940
<i>Zimmerius improbus</i>	AMC1030	Colombia: Sierra de Perijá	JX568937
<i>Zimmerius improbus</i>	JPL246	Colombia: Sierra de Perijá	JX568942
<i>Zimmerius improbus</i>	JM900	Colombia: Norte de Santander, Tamá	JX568941
<i>Zimmerius improbus</i>	AMC1083	Venezuela: Táchira, Páramos Batallón y La Negra	JX568938
<i>Zimmerius improbus</i>	AMC1087	Venezuela: Táchira, Páramos Batallón y La Negra	JX568939
<i>Zimmerius vilissimus</i>	LSU72149	Costa Rica: El Limón	-
<i>Zimmerius villarejoi</i>	B46108	Perú: San Martín	JX568956
<i>Zimmerius villarejoi</i>	B46220	Perú: San Martín	JX568957
<i>Zimmerius villarejoi</i>	B46227	Perú: San Martín	JX568958

<i>Zimmerius villisimus</i>	JK03500	-	JX568959
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	B44091	Perú: San Martín	JX568946
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	B44344	Perú: San Martín	JX568947
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	B44038	Perú: San Martín	JX568948
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	B44213	Perú: San Martín	JX568949

Apéndice 2.- Protocolo de fenol-cloroformo utilizado para la extracción de ADN.

- 1 Poner la muestra cortada con 300µl de CTAB (60°C) en un tubo Eppendorf de 1.5ml
- 2 Poner 2µl de proteinasa K (Vortex)
- 3 Incubar a 65°C minimo 1-2 horas (o toda la noche)
- 4 Agregar 300µl de FCIA (Fenol-cloroformo.Alcohol-Isoamil) (Vortex, 5 pulsos de 1 s)
- 5 Centrifugar a 13000rpm por 5min.
- 6 Transferir el sobrenadante a un tubo nuevo
- 7 Agregar 150µl de H2O
- 8 Centrifugar a 13000rpm por 5min.
- 9 Agregar 300µl CIA (Cloroformo-Alcohol-Isoamil) (Vortex, 5 pulsos de 1 seg.)
- 10 Centrifugar a 13000rpm por 5min.
- 11 Transferir sobrenadante a tubo final
- 12 Adicionar 800µl de etanol 98% congelado. Agitar suavemente y dejar de 1 hora en el congelador (-20°C)
- 13 Centrifugar a 13000rpm por 15min.
- 14 Eliminar etanol
- 15 Adicionar 500µl de etanol 70%- **NO REVOLVER**
- 16 Centrifugar a 13000rpm por 15min.
- 17 Vaciar tubos
- 18 Dejar secar (60-70°C)
- 19 Resuspender en el buffer TE (± 40µl)
- 20 Incubar a 55°C durante 3 min. (Vortex, 5 pulsos de 1 seg.)
- 21 Mantener en el congelador por lo menos durante un día antes de hacer PCR

Apéndice 3.- Resultados de la selección del mejor modelo de sustitución nucleotídica para el análisis de Máxima Verosimilitud. Se muestran los valores según el Criterio de Información Bayesiano. En negritas se presenta el modelo escogido.

Modelo	Parámetros	BIC
TN93+G+I	86	9282.405
TN93+I	85	9302.093
HKY+G+I	85	9306.021
TN93+G	85	9309.991
HKY+G	84	9310.44
GTR+I	88	9322.466
GTR+G+I	89	9325.239
GTR+G	88	9357.605
T92+I	82	9482.19
T92+G+I	83	9482.546
T92+G	82	9500.06
K2+G+I	82	9520.436
K2+I	81	9520.528
K2+G	81	9536.187
HKY	83	9591.311
TN93	84	9593.516
HKY+I	84	9601.947
GTR	87	9637.164
T92	81	9751.33
K2	80	9782.395
JC+I	80	10256.664
JC+G+I	81	10259.257
JC+G	80	10273.519
JC	79	10481.207

Apéndice 4.- Curvas ROC para la calibración y evaluación de los modelos de nicho actual. A) *Zimmerius chrysops*. B) *Zimmerius improbus*.

