



**Universidad Central de
Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Variación morfológica y genética del género
Hypnelus en Venezuela (Aves: Bucconidae).**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
Presentado ante la ilustre
Universidad Central de Venezuela
por la bachiller Vicky Cristina
Malavé Moreno como requisito
para optar al título de Licenciada
en Biología.

Tutores: Msc. Miguel Lentino
Dr. Jorge Pérez Emán

CARACAS, VENEZUELA
SEPTIEMBRE DE 2012



ACTA

Los abajo firmantes, miembros del jurado designado por el Consejo de Escuela de Biología para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Bachiller Vicky Cristina Malavé Moreno, C.I.- 17.438.383, titulado “**Variacion morfológica y genética del género *Hypnelus* en Venezuela (Aves: Bucconidae).**”, nos hemos reunido hoy, 21 de septiembre de 2012, en la sala “Jesús María Pacheco” del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para atender a la defensa pública de su trabajo, después de lo cual consideramos que amerita la calificación de 20. Certificamos así que este Trabajo Especial de Grado cumple con los requisitos exigidos por la Universidad Central de Venezuela para optar al título de Licenciado en Biología.

Lic. Hermes Piñango
Jurado

Dra. Adriana Rodríguez-Ferraro
Jurado

Msc. Miguel Lentino
Tutor

Dr. Jorge Pérez Emán
Tutor

Agradezco....

... A la ilustre Universidad Central de Venezuela por ser la casa de estudio que hoy me permite realizar mi sueño de ser Bióloga.

... a la vida, que con sus maravillosas causalidades me ha conducido hasta acá.

... a toda mi familia en especial a mis padres y abuelas, dignos de admiración, y a mi hermano por estar siempre para apoyarme, los amo.

... a mis tutores por ser buenos consejeros, por brindarme su confianza y apoyo y la oportunidad de aprender más.

... a mis compañeros y amigos del Museo de Historia Natural La Salle: Marcos Salcedo, Ana Marín, Oscar Lasso, Cecilia Ianni, Belkis Rivas, Celsi Señaris, José Monente, por apoyarme en todo este proceso.

... muy especialmente a Fernando Rojas por su apoyo, guía, amistad, sin el cual las salidas de campo no hubiesen sido posibles, por tantas anécdotas que nunca voy a olvidar y a Francisco Marichal por su ayuda y consejos en cartografía y estadística y por tener mucha paciencia.

... a Virginia Sanz por el apoyo otorgado con el material biológico necesario para esta investigación.

... al Laboratorio de Biología de Vectores y Christopher Witt perteneciente al Museum of Southwestern Biology, University of New México, por su apoyo y consejos en la realización de los análisis moleculares.

... a todas aquellas personas que aportaron con sus registros fotográficos información de distribución: Marcos Salcedo, Alberto Espinoza, Jorge Matheus, Jessica Ortega y Marcial Quiroga.

... a los museos y personas que aportaron información: Colección Ornitológica Phelps, Museo de Historia Natural la Salle, Museo de Biología de La Universidad del Zulia, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Museo de Rancho Grande, Fundación Museos Nacionales-Museo de Ciencias, Museo La Salle (Bogotá): a Jorge Perico y Hno. José Edilson Espitia (Dir.), Instituto Humboldt Dr. Claudia Medina (director) y Socorro Sierra (Tec.), ICN Universidad Nacional Dr. Gary Stiles, Juan Pablo López y Orlando Alfonso Acevedo Charry, también a los administradores de las bases de datos: Ornithological Information System)

de donde se tomo la información del American Museum of Natural History (AMNH), University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Museum of Zoology, Lomonosov Moscow State University (ZMM) y a los administradores de eBird de donde se tomaron los registros de avistamientos, a David Williard quien facilito los datos del Field Museum of Natural History de Chicago (FMNH) y a Cris Mylensky por facilitar los datos del United States National Museum (USNM).

... a mis compañeros y amigos, Marlene Peticara, Leomar González, Oscar Parraga, Yamila Fuentes, Alberto Mejía, por su apoyo y por compartir sus días, alegrías, conocimientos, preocupaciones, etc.

... a mis amigas y hermanas Emilia Urdaneta, Kristina Comici y Leizlly Correa, por su amistad incondicional, paciencia, apoyo invaluable, cariño y consejos. Las quiero!!!

... a Luis Valecillos por su amor y paciencia de esperar para que se completara este logro.

A todos Gracias!!!

RESUMEN

La variación geográfica ha sido utilizada desde el siglo XIX contribuyendo al desarrollo de hipótesis en el área de la evolución. El género *Hypnelus* (Aves: Bucconidae) se distribuye en zonas bajas entre los 0 y los 700 metros en el norte de Colombia y gran parte de Venezuela. En este estudio se analizó la variación geográfica morfológica y genética de dicho género. Se utilizaron ocho variables morfométricas, diecisiete variables de color, dos genes mitocondriales (subunidad 2 de la proteína mitocondrial Nicotinamida Deshidrogenasa (ND2) y el gen citocromo b (Cyt b)) y un intron de un gen nuclear (gen Adenilato Kinasa 1 (AK1)). Se utilizaron 520 ejemplares para los análisis morfológicos y 44 ejemplares para los análisis genéticos. Las variables morfológicas se evaluaron de manera univariada y multivariada utilizando diversos análisis, mientras que con los marcadores moleculares se realizaron análisis filogeográficos, red de mínima separación, diversidad genética, demografía histórica y reloj molecular (Homogeneidad de tasas de sustitución). Los resultados morfológicos muestran mucha variación, mientras que los resultados genéticos muestran todo lo contrario. Los resultados morfológicos señalan que *Hypnelus ruficollis* e *Hypnelus bicinctus* son dos unidades taxonómicas diferentes, considerándose a *striaticollis* un híbrido entre *bicinctus* y *ruficollis*. Otro resultado morfológico señala que la subespecie reconocida como *stoicus*, aunque significativamente diferente de *bicinctus*, no es diagnosticable morfológicamente por la regla del 75%. En cuanto a *Hypnelus ruficollis*, *decolor* y *coloratus* en la Cuenca del Lago de Maracaibo son parte de un gradiente de color con aparente respuesta a la humedad. Los resultados de ADNn AK1 sugieren que *Hypnelus ruficollis* y *bicinctus* son diferentes, pero los resultados del ADNmt no muestran estructura, solo diferenciando a *stoicus* del resto de los ejemplares de continente. Los resultados de demografía histórica sugieren un evento de expansión poblacional en el pasado reciente con selección positiva en los genes mitocondriales, por lo que se concluye que el género *Hypnelus* es un grupo monofilético dentro de la familia

Bucconidae. La subespecie *striaticollis* representa la variación de hibridación por lo que no es válida, la subespecie *stoicus* se considera una subespecie válida, pero se propone mantener la taxonomía actual del género *Hypnelus*, hasta tener más evidencias para tomar una decisión taxonómica.



Índice

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iii
INDICE DE CONTENIDOS	v
INDICE DE TABLAS	viii
INDICE DE FIGURAS	x
INDICE DE ANEXOS.....	xiv



Índice de Contenidos

INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	5
HIPOTESIS	12
OBJETIVOS	14
METODOS	
1. OBTENCIÓN DE EJEMPLARES	
1.1. TRABAJO DE CAMPO	15
1.2. MUSEOS Y/O COLECCIONES CIENTIFICAS.....	16
2. PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA	17
2.1. DESCRIPCION DE LAS VARIABLES	19

2.2.	ANÁLISIS DE VARIACION ASOCIADA A LA EDAD	26
2.3.	ANÁLISIS DE VARIACION ASOCIADA AL DESGASTE DEL PLUMAJE	27
2.4.	ANÁLISIS DE VARIACION ASOCIADA AL SEXO	28
2.5.	ANÁLISIS DE VARIACION ASOCIADA A LA GEOGRAFIA	29
2.6.	ANÁLISIS DE VARIACION ASOCIADA AL AMBIENTE	31
3.	ANÁLISIS GENÉTICO	
3.1.	TRABAJO DE LABORATORIO	32
3.2.	ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y FILOGEOGRÁFICO	34
3.3.	RED DE HAPLOTIPOS	35
3.4.	DIVERSIDAD GENÉTICA	35
3.5.	DEMOGRAFÍA HISTÓRICA	36
3.6.	RELOJ MOLECULAR (HOMOGENEIDAD DE TASAS DE SUSTITUCIÓN) Y TIEMPO DE DIVERGENCIA	37
RESULTADOS		
1.	DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ECOLÓGICA	38
2.	VARIACIÓN ASOCIADA A LA EDAD	40
3.	VARIACION ASOCIADA AL DESGASTE DEL PLUMAJE	43
4.	DIMORFISMO SEXUAL	44
5.	VARIACION GEOGRAFICA Y VARIACION ASOCIADA A LAS SUBESPECIES	
a)	Variación geográfica de cada variable de color (patrones independiente de las categorías taxonómicas).....	45
b)	Variación geográfica de cada variable de color asociada a las categorías taxonómicas	58
c)	Variación de color asociada al ambiente.....	72
d)	Variación Morfométrica	76

6. ANALISIS MOLECULAR	
a) Patrones filogenéticos y filogeográficos	82
b) Red de Haplotipos	85
c) Diversidad genética	87
d) Demografía histórica	87
e) Reloj Molecular (Homogeneidad de tasas de sustitución) y tiempo de divergencia	89
DISCUSION.....	89
CONCLUSIONES	101
RECOMENDACIONES.....	102
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	103



Índice de Tablas

Tabla

1	Museos y/o colecciones científicas visitadas.....	17
2	Variables utilizadas en los análisis morfológicos de patrones de coloración y sus acrónimos.....	26
3	Secuencias de cebadores externos empleados en la amplificación y secuenciación de los genes utilizados en este estudio	33
4	Frecuencias de individuos juveniles, inmaduros y adultos para cada característica evaluada.....	41
5	Valores de contribución de cada variable a los ejes de los ACP realizados para evaluar la diferencia asociada a la edad	42
6	Resultados de la prueba de Mann Whitney para evaluar la diferencia en la intensidad del color asociada al desgaste del plumaje	43
7	Media, tamaño muestral y significancia de las variables morfométricas utilizadas para explorar el dimorfismo sexual	44
8	Frecuencia de aparición de cada categoría (%) asociado a las subespecies	60
9	Resultados de la comparación univariada entre taxa en <i>Hypnelus</i> (prueba Kruskal-Wallis)	62
10	Frecuencia de aparición de cada patrón (%) asociado a cada intervalo de latitud en la CLM	65
11	Frecuencia de aparición de cada patrón (%) asociado a cada intervalo de longitud en Falcón	68

Tabla

12	Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones <i>ruficollis</i> de la Cuenca del Lago de Maracaibo (n=74) y la humedad y precipitación promedio anual.....	73
13	Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones <i>ruficollis</i> de la Cuenca del Lago de Maracaibo y Colombia (n=104) y la humedad y precipitación promedio anual	74
14	Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones <i>ruficollis</i> de Colombia (n=30) y la humedad y precipitación promedio anual	74
15	Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones <i>striaticollis</i> de Falcón (n=10) y la humedad y precipitación promedio anual	75
16	Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones <i>bicinctus</i> (n=97) y la humedad y precipitación promedio anual	75
17	Resumen de las pruebas t student y diagnosticabilidad, utilizando solo valores de las hembras.....	80
18	Número de ejemplares (n), Valores de media (x) y desviación estándar (S) por variable, utilizados para realizar los análisis de diagnosticabilidad.....	80



Índice de Figuras

Figura

1	Mapa de distribución actual del género <i>Hypnelus</i>	4
2	Hipótesis filogenética de la familia Bucconidae basada en genes mitocondriales	6
3	Dibujos de <i>Hypnelus bicinctus</i> e <i>H. ruficollis</i> mostrando las principales diferencias en plumaje entre los dos taxa (dibujos tomados de Restall y col, 2007).....	7
4	Mapa de distribución de las especies (subespecies) de <i>Hypnelus</i> . Restall y col. (2007).....	9
5	Mapa de Humedad relativa de Venezuela y Colombia	11
6	Mapa de Precipitación anual de Venezuela y Colombia, las zonas en blanco representan zonas donde no se tenían datos	11
7	Esquema de la hipótesis 1.....	12
8	Esquema de la hipótesis 2.....	12
9	Esquemas de las relaciones filogenéticas, basadas en caracteres moleculares, asociadas a la hipótesis 3	13
10	Esquema de la hipótesis 3.....	13
11	Localidades visitadas en este estudio con el objetivo de obtener muestras de <i>Hypnelus</i>	15
12	a) Plumaje de cola gastado; b) Pico deteriorado.....	18

Figura

13	Color de la punta del pico.....	19
14	Color del borde del gonys.....	19
15	Constricción del pico	19
16	Color del borde distal de las plumas de la banda de la garganta.....	20
17	Color del borde distal de las plumas de la banda del pecho.....	20
18	Banda del pecho	20
19	Banda de la garganta	21
20	Moteado en la corona y la nuca	21
21	Moteado en el dorso	22
22	Manchas en el Vientre	22
23	Ubicación de los caracteres seleccionados para describir patrones de coloración del género <i>Hypnelus</i>	23
24	Variables utilizadas en el estudio morfométrico	25
25	Mapa de los registros del género <i>Hypnelus</i> generado por este estudio.....	39
26	Diagrama de los ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin tendencia (DCA) para evaluar diferencia asociada a la edad.....	41
27	A) Ejemplar <i>ruficollis</i> juvenil, B) Ejemplar <i>bicinctus</i> juvenil.....	41
28	ACP Adultos y juveniles hembras.....	42
29	ACP Adultos y juveniles machos.....	42

Figura

30	Mapa de la variación geográfica del patrón de la banda de la garganta.....	48
31	Mapa de la variación geográfica del patrón BDPBP.....	49
32	Mapa de la variación geográfica del porcentaje de puntos claros en el dorso.....	50
33	Mapa de la variación geográfica del porcentaje de puntos claros en corona y nuca.....	51
34	Mapa de la variación geográfica del color de la mancha que separa mejilla y nuca (MSMN).....	52
35	Mapa de la variación geográfica del color del cachete.....	53
36	Mapa de la variación geográfica del color de la garganta.....	54
37	Mapa de la variación geográfica del color de la banda sobre la banda del pecho (BSBP).....	55
38	Mapa de la variación geográfica del color del vientre.....	56
39	Mapa de la variación geográfica del patrón de color de las manchas del vientre.....	57
40	DCA utilizando variables de color de ejemplares del género <i>Hypnelus</i>	63
41	Fenograma realizado con las variables: MSMN, cachete, BG, BDPP, garganta, BSBP, vientre, BPSC y corona y nuca, con un análisis de cluster con UPGMA.....	63
42	Intervalos evaluados en la CLM	64
43	DCA de las subespecies de <i>Hypnelus ruficollis</i> , con plumaje fresco, pertenecientes a la cuenca del Lago de Maracaibo.....	67
44	Fenograma realizado con las variables: MSMN, garganta, vientre, dorso y corona y nuca, con un análisis de cluster con UPGMA	67

Figura

45	Intervalos evaluados en el transecto Falcón – Zulia.....	68
46	Variación de la variable banda de la garganta en el transecto Falcón – Zulia	70
47	CA con los ejemplares de Falcón, en azul Falcón occidental (<i>striaticollis</i>) y en rojo Falcón oriental.....	71
48	Fenograma realizado con las variables: MSMN, cachete, BG, BDPP, garganta, BSBP, vientre, BPSC y Corona y Nuca, con un análisis de agrupamiento, realizado con el algoritmo UPGMA y correlación	71
49	A) Mapa de Precipitación de la CLM, B) Mapa de Humedad relativa de la CLM	72
50	Graficas de valores de Humedad relativa vs las variables de color garganta y vientre	73
51	A) Mapa de Precipitación de Falcón, B) Mapa de Humedad relativa de Falcón	75
52	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos hembras.....	77
53	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos machos	77
54	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos hembras <i>ruficollis</i>	78
55	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos machos <i>ruficollis</i>	78
56	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos hembras <i>bicinctus</i>	79
57	ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos machos <i>bicinctus</i>	79
58	Análisis discriminante de las poblaciones de <i>Hypnelus</i> de la Isla de Margarita (hembras).	81
59	Análisis discriminante de las poblaciones de <i>Hypnelus</i> de la Isla de Margarita (machos).	81

Figura

60	Hipótesis filogenética del género <i>Hypnelus</i> basada en el gen nuclear AK1. A) Máxima Verosimilitud; B) Máxima Parsimonia	83
61	Hipótesis filogenética del género <i>Hypnelus</i> basada en genes mitocondriales (Cyt b y ND2). A) Máxima Verosimilitud; B) Máxima Parsimonia	84
62	Red de Haplotipos y mapa con distribución del gen nuclear AK1 presentes en las muestras de <i>Hypnelus</i> analizadas en este estudio.	85
63	A) Mapa con distribución de Haplotipos y B) Red de haplotipos de los genes mitocondriales (Cyt b y ND2) presentes en <i>Hypnelus</i>	86
64	Distribución de frecuencias de diferencias pareadas en <i>Hypnelus</i>	88



Índice de Anexos

Anexo

1.	Localidades visitadas en este estudio con el objetivo de obtener muestras de <i>Hypnelus</i>	115
2.	Lista de todos los ejemplares del género <i>Hypnelus</i> utilizados en los análisis morfológicos, sus números de catalogo, museo al cual pertenecen y la información de la localidad.	117
3.	Lista de todos los ejemplares del género <i>Hypnelus</i> utilizados en los análisis genéticos, sus números de catalogo, museo al cual pertenecen y la información de la localidad. Todas las muestras son de Venezuela	128



Introducción

Las poblaciones de especies pueden diferir espacialmente en una o varias características. Las diferencias a nivel espacial en el fenotipo (diferencias fisiológicas, morfológicas y/o etológicas) y genotipo (diferencias en las secuencias de ADN) de las especies se definen como variación geográfica (Zink y Remsen, 1986; Noguera y Hernández, 2009).

La variación geográfica ha sido estudiada desde el siglo XIX por muchos sistemáticos interesados en evaluar su significado evolutivo, contribuyendo al desarrollo de hipótesis en el área de la evolución. Igualmente, la documentación de los patrones de variación geográfica y de los procesos y/o mecanismos que la determinan tiene un impacto directo en la evaluación de hipótesis biogeográficas y/o taxonómicas (Bock, 1992).

Los estudios de la variación geográfica en aves usualmente estuvieron enfocados en estudios de variación morfológica, utilizada tradicionalmente para resolver problemas taxonómicos; estos estudios han contribuido a establecer los límites de las especies/subespecies, identificando en algunos casos que el número especies/subespecies no siempre es congruente con los patrones de variación geográfica observados, pudiendo encontrarse sub o sobreestimación de los taxa (Ej., en *Cyananthus latirostris* se estudiaron cinco de las seis subespecies descritas y sólo dos, *latirostris* y *doubledayi*, son unidades diagnósticas reconocibles ya sea a nivel morfológico o molecular (Hernández-Baños y col., 2007)).

Los estudios de variación geográfica no solo han incluido caracteres morfológicos como: patrones de coloración y morfometría, sino que también han incluido caracteres de comportamiento, vocalizaciones y fisiológicos, los cuales ha complementado y expandido el alcance de los estudios de variación geográfica. Adicionalmente desde mediados de 1987 con

el nacimiento de la filogeografía, se han venido incluyendo los caracteres moleculares dentro del estudio de la variación geográfica.

La filogeografía engloba aspectos tanto temporales como espaciales. El objetivo de un análisis filogeográfico es asociar linajes de haplotipos con su ubicación geográfica, permitiendo la expansión de estudios biogeográficos a niveles intraespecíficos. El desarrollo de la biología molecular y de las herramientas asociadas para su estudio ha permitido no solo describir dicha variación sino investigar los mecanismos o procesos que influyen sobre ella o la determinan (Baker, 1985; Zink y Remsen, 1986; Newton, 2003). Así como se han desarrollado numerosos estudios de variación geográfica utilizando caracteres morfológicos y caracteres moleculares por separado, también se han realizado algunos trabajos que incluyen ambos tipos de variación (Zink, 1986; Ball y col., 1988; Zink y col., 1991; Johnson y Marten, 1992; Ellsworth y col., 1994; Rhymer y col., 1994; Fry y Zink, 1998; Rohwer y col., 2001). Estas investigaciones integradoras se fundamentan en que los estudios genéticos frecuentemente revelan variación no reflejada en la morfología y que los estudios de morfología revelan variación no reflejada en la pequeña fracción del genoma que es estudiada por las técnicas genéticas empleadas (Patten y Unitt, 2002).

Los estudios de variación geográfica en el fenotipo se fundamentan en que dicha variación está basada en la adaptación como resultado de la selección natural (Morrison, 1983; Zink, 1986; Zink y Remsen, 1986; Atwood, 1988; Johnson y Marten, 1992; Johnston, 1994). Por lo tanto, hay que tomar en cuenta que la adaptación de los individuos al ambiente también genera patrones geográficos, patrones que han derivado en reglas ecogeográficas. Estas reglas describen regularidades observadas en características biológicas (no en procesos o interacciones ecológicas) de individuos, poblaciones o especies, que responden a un gradiente geográfico o climático, como por ejemplo variaciones en el tamaño de cuerpo, apéndices y/o en patrones de coloración. Algunas de las reglas son: la regla de Bergmann (1847; tendencia al

aumento de tamaño al aumentar la latitud y/o altitud), la regla de las islas de Foster (1964; organismos endémicos en islas presentan con frecuencia, tamaños significativamente mayores o menores que las especies continentales mas cercanamente emparentadas) y la regla de Gloger (1883; formas en ambientes húmedos tienden a estar más fuertemente pigmentadas que aquellas en ambientes secos).

Los Bucónidos, un grupo de aves galbuliformes, son característicos de las regiones tropicales del continente americano, distribuyéndose principalmente en tierras bajas desde el sur de México hasta el norte de Argentina y el sur de Brasil (Rasmussen y Collar, 2002; Lepage, 2010). Con excepción de algunas islas muy cercanas al continente (isla de Margarita), las especies de esta familia no se encuentran en la mayoría de las islas (Rasmussen y Collar, 2002). La dieta de los Bucónidos es principalmente insectívora, consumiendo también otros artrópodos, y ocasionalmente reptiles, anfibios, frutas y bayas (Sclater, 1882; Skutch, 1948; Dos Santos 1993; Rasmussen y Collar, 2002). Aspectos de su evolución y biogeografía fueron tratados de manera preliminar utilizando herramientas moleculares por Witt (2004). La familia incluye diez géneros actualmente reconocidos (Remsen y col., 2012), siendo *Hypnelus* uno de ellos.

Los individuos adultos del género *Hypnelus* (Aguanta piedras) presentan un tamaño mediano (entre 187 – 205 mm de longitud total), con un pico tan ó más largo que la cabeza y comprimido (la profundidad de las fosas nasales con un tamaño superior a su anchura en el mismo punto). Presentan plumas erizadas alrededor de la base del pico, el cual es recto y con una tendencia a curvarse hacia abajo, encontrándose al final con la punta de la maxila fuertemente bífida (hendida justamente a la mitad). Los tarsos son tan largos como el dedo anterior externo sin uña. La cola es casi tan larga como las alas, plana y fuertemente redondeada. Las alas también son redondeadas (Ridgway, 1914). El género *Hypnelus* se distribuye en la región nor-este de Colombia y en casi todo el territorio de Venezuela (Fig. 1), en altitudes comprendidas entre los

0 y los 700m y no se conoce que presenten movimientos migratorios (Phelps, Jr. y de Schauensee, 1994).

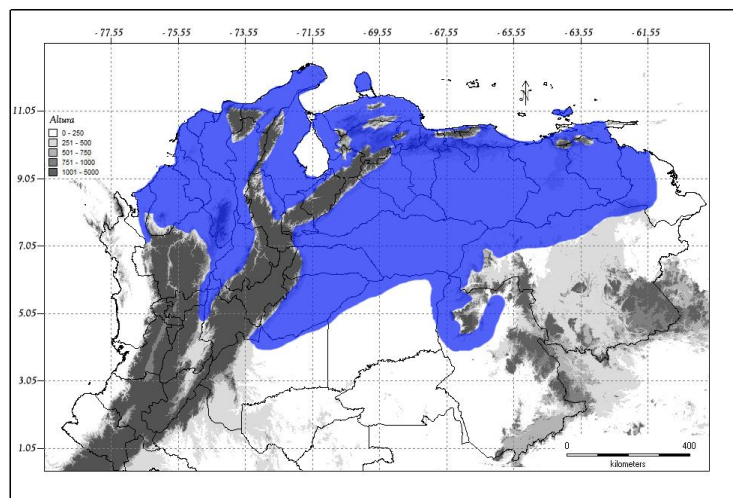


Figura 1. Mapa de distribución actual del género *Hypnelus* (Rasmussen y Collar, 2002; Restall y col., 2007).

Actualmente, la taxonomía del género *Hypnelus* no está bien definida, considerándose la presencia de una o dos especies dentro del género (Rasmussen y Collar, 2002; Remsen y col., 2012). Las dos especies tradicionalmente reconocidas han sido, *Hypnelus bicinctus* (Gould, 1836) e *Hypnelus ruficollis* (Wagler, 1829), taxa que muestran patrones claramente diferentes de coloración, pero han sido consideradas como coespecíficas por algunos autores, con base en una supuesta población intermedia entre ellas (*Hypnelus r. striaticollis*) (Phelps y Phelps Jr., 1958a; de Schauensee, 1966). Otros autores sugieren seguir considerándolas como especies separadas hasta poder delimitar con claridad los patrones de variación geográfica, así como los posibles procesos de hibridación presentes en las zonas de contacto (Rasmussen y Collar, 2002; Restall y col., 2007). En el presente trabajo se describirán los patrones de variación geográfica a nivel fenotípico (patrones de coloración y morfométricos) y molecular (secuencias de tres genes: dos mitocondriales y uno nuclear) del género *Hypnelus* en Venezuela, con el fin de contribuir al conocimiento de la taxonomía y sistemática del taxón.



Antecedentes

El género *Hypnelus* fue descrito por Cabanis y Heine en 1863, incluyendo a dos especies: *ruficollis* (Wagler, 1829) y *bicinctus* (Gould, 1836). El tratamiento taxonómico de estas dos especies antes de la creación del género *Hypnelus* fue bastante inestable durante más de treinta años (1829-1862), pasando por los géneros *Capito*, *Tamatia*, *Bucco* y *Chaunornis*.

El género *Hypnelus* no fue reconocido inicialmente por algunos autores, alegando que la descripción no estaba bien sustentada (Sclater, 1882, 1891), hasta que Ridgway en 1914 lo revivió generalizando así su uso hasta el presente (Cory, 1919; Todd y Carriker, 1922; Peters, 1948; Phelps y Phelps Jr., 1958b; de Schauensee, 1966, 1970; Hilty y Brown, 1986; Howard y Moore, 2003; Rasmussen y Collar, 2002; Restall y col., 2007; Remsen y col., 2012). Cottrell en 1968 sugiere volver a incluir a *Hypnelus* y a los otros taxa (*Notharchus*, *Argicus*, *Nystactes*, *Bucco*, *Euchaunornis* y *Nystalus*) incluidos por Ridgway en la subfamilia Bucconinae dentro del género *Bucco*, con base en que todas las especies incluidas en esa subfamilia excepto una (*Argicus macrodactylus*) tienen la punta del pico hendida. La característica de la punta del pico hendida se encuentra muy pronunciada en los miembros de los géneros *Hypnelus* y *Nystactes*, encontrándose variaciones en los otros géneros (Rasmussen y Collar, 2002).

El intento de volver a fusionar *Hypnelus* en *Bucco* (Cottrell, 1968), no ha sido reconocido por la gran variabilidad morfológica de las especies que se han querido incluir en el género *Bucco*, lo que complica la justificación para mantenerlas a todas dentro de un mismo género (Rasmussen y Collar, 2002; Howard y Moore, 2003; Remsen y col., 2012). Los estudios moleculares apoyan la no inclusión de estos géneros en *Bucco*, además de sugerir que *Hypnelus* y *Nystactes* son grupos hermanos (Witt, 2004; Fig. 2)

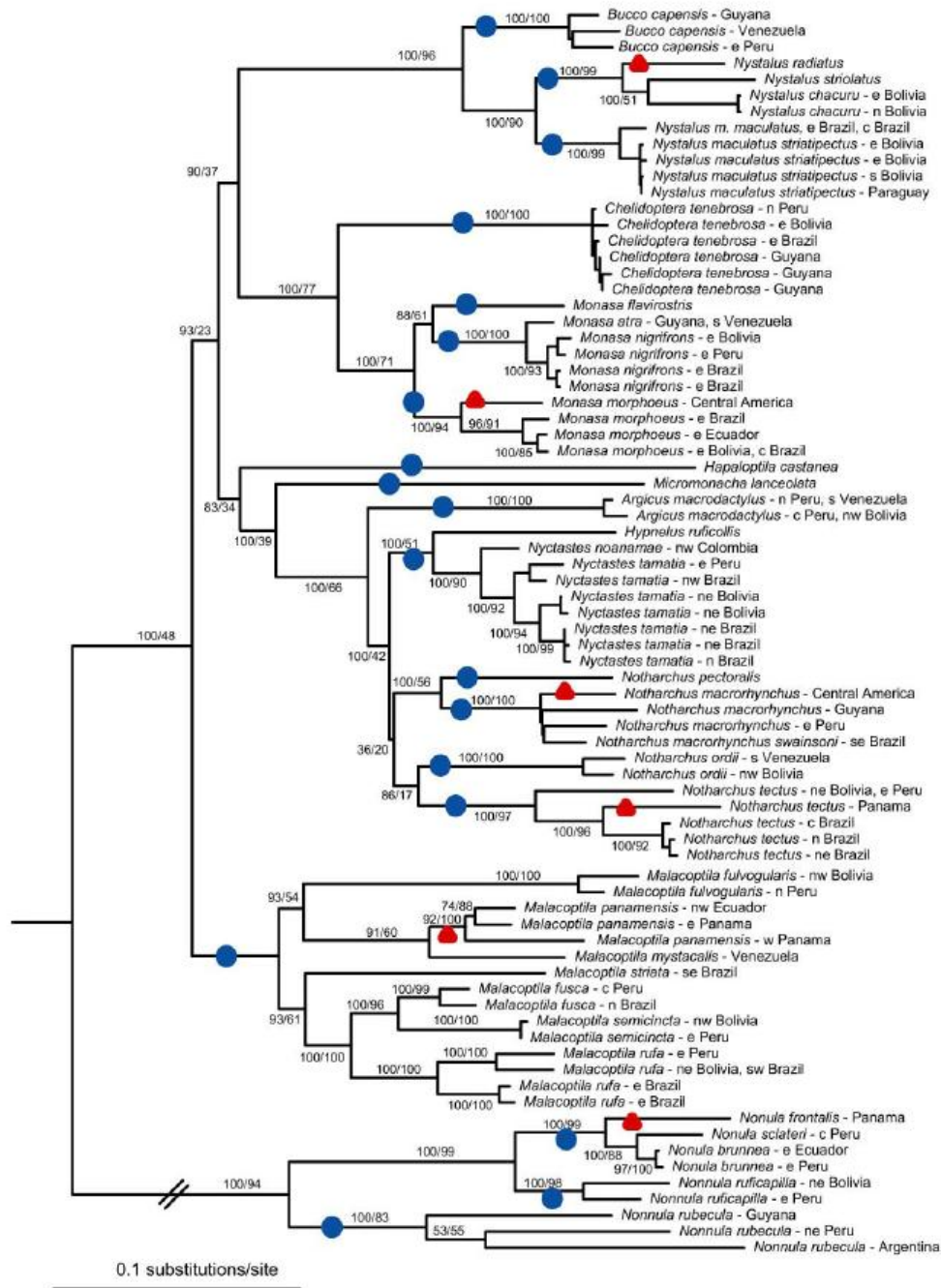


Figura 2. Hipótesis filogenética de la familia Bucconidae basada en genes mitocondriales (ND2, ND3 y Cyt b). Los valores de los nodos representan los porcentajes de probabilidad posterior de un análisis de inferencia Bayesiana (antes de la barra (/)) y los porcentajes de bootstrap no paramétrico correspondiente a un análisis de parsimonia realizada con igual peso para todos los caracteres (después de la barra (/)). Los triángulos rojos representan invasiones de América Central. Círculos azules denotan grupos de superespecies, definidos en este trabajo como grupos filogenéticos cuyos taxa no se solapan en distribución más que el 10% (tomada de Witt, 2004). El mismo patrón fue encontrado por el autor al analizar genes nucleares.

Hypnelus ruficollis e *Hypnelus bicinctus* presentan un patrón de plumaje bien definido que las diferencia claramente. *H. ruficollis* se caracteriza por presentar una sola banda, ancha, negra en la región superior del pecho, la garganta canela o un color cercano al marrón rojizo bordeado por una banda de color blanco. Por su parte, *H. bicinctus* se caracteriza por presentar dos bandas oscuras en la región ventral, una en la región inferior de la garganta y la otra en el pecho, separadas por una banda de color arena; la garganta es de color arena o blanco-arena (Fig. 3).

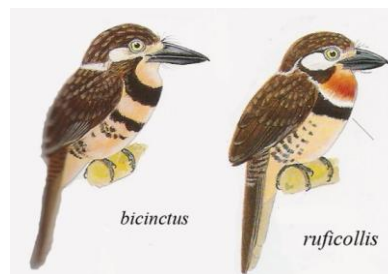


Figura 3. Dibujos de *Hypnelus bicinctus* e *H. ruficollis*, mostrando las principales diferencias en plumaje entre los dos taxa (dibujos tomados de Restall y col., 2007).

Hoy en día, *H. ruficollis* está conformado por tres morfos tratados como subespecies basados (principalmente) en los patrones de coloración de plumaje. En 1914, Robert Ridgway describe a la subespecie *H. r. coloratus*, que se diferencia de *H. r. ruficollis* por presentar un tamaño más pequeño y presentar una coloración más oscura en la región ventral del cuerpo, siendo ésta de color arena profundo y la garganta con un canela-marrón rojizo más extenso seguida por una banda blanco-arena muy estrecha (Fig. 4). Todd y Carriker en 1922 describen a *H. ruficollis decolor*, considerando que el ave en general era mucho más clara que *ruficollis*, siendo la región dorsal más pálida, con un marrón más apagado, y la región ventral también pálida, con una coloración menos arenosa, cercana al blanco; el color ocre sobre la garganta es conspicuamente más pálido y menos extendido (Fig. 4). El patrón de coloración de estas tres subespecies a lo largo del gradiente sur-norte de la cuenca del Lago de Maracaibo sugiere una

correlación entre un gradiente de humedad y la coloración del plumaje, debido a la ausencia de evidentes barreras geográficas, sugiriendo un ajuste a la regla de Gloger.

En el caso de *H. bicinctus*, Wetmore, en 1939, describe a *H. b. stoicus*, similar a *H. b. bicinctus* pero ligeramente menos coloreado (más claro) tanto en el color de la región ventral del cuerpo, como en sus puntos claros en la región dorsal, presentando un mayor tamaño que la forma nominal (Fig. 4).

En 1958, Phelps y Phelps Jr. describen una cuarta subespecie, con una distribución restringida al oeste del estado Falcón y nor-este del estado Zulia, a la cual llamaron *H. r. striaticollis*, la cual difiere de todas las otras subespecies de *H. ruficollis* por tener líneas negras prominentes en la región baja de la garganta. Estas líneas, al unirse con las bases de esas plumas de color negro, dan la apariencia de una banda imperfecta, en lugar de tener la región baja de la garganta inmaculada como en *ruficollis*, *decolor* y *coloratus*, o poseer una banda negra sólida en la parte baja de la garganta, como en el caso de *bicinctus* y *stoicus*. Phelps y Phelps Jr. consideraron que *striaticollis* al tener una banda negra incipiente a través de la región baja de la garganta y una segunda banda negra en el pecho, era una forma intermedia entre la especie con una única banda (*H. ruficollis*) y la especie con dos bandas (*H. bicinctus*), por lo que sugirieron que *H. ruficollis* y *H. bicinctus* eran coespecíficas. Por ley de prioridad, *H. bicinctus* pasaría a ser una subespecie de *H. ruficollis*. Esta propuesta fue fortalecida por de Schauensee (1966) quien, adicionalmente, señaló que existía otra población intermedia en el Catatumbo Colombiano, pero sin hacer referencia a ningún ejemplar o evidencia de esta situación. Esta clasificación fue seguida por de Schauensee y Phelps Jr. (1978), Phelps, Jr. y de Schauensee (1979 y 1994), Hilty y Brown (1986), Sibley y Monroe (1990), Hilty (2003) y Remsen y col. (2012). En contraste, Rasmussen y Collar (2002) consideraron a *Hypnelus bicinctus* (con *stoicus*) como una especie separada de *H. ruficollis* señalando que la potencial hibridación en zonas de contacto era infrecuente. Estos autores, sin embargo, sinonimizan a *Hypnelus r.*

striaticollis con *Hypnelus r. decolor* eliminando de esta forma la presencia de poblaciones disyuntas de esta última subespecie; ya que *decolor* se ha registrado para la Península de Paraguaná y para la costa nor-oeste de Zulía. Restall y col. (2007) mantienen la separación de *H. bicinctus* de *H. ruficollis*, pero reconocen como válido a *Hypnelus ruficollis striaticollis* (Fig. 4).

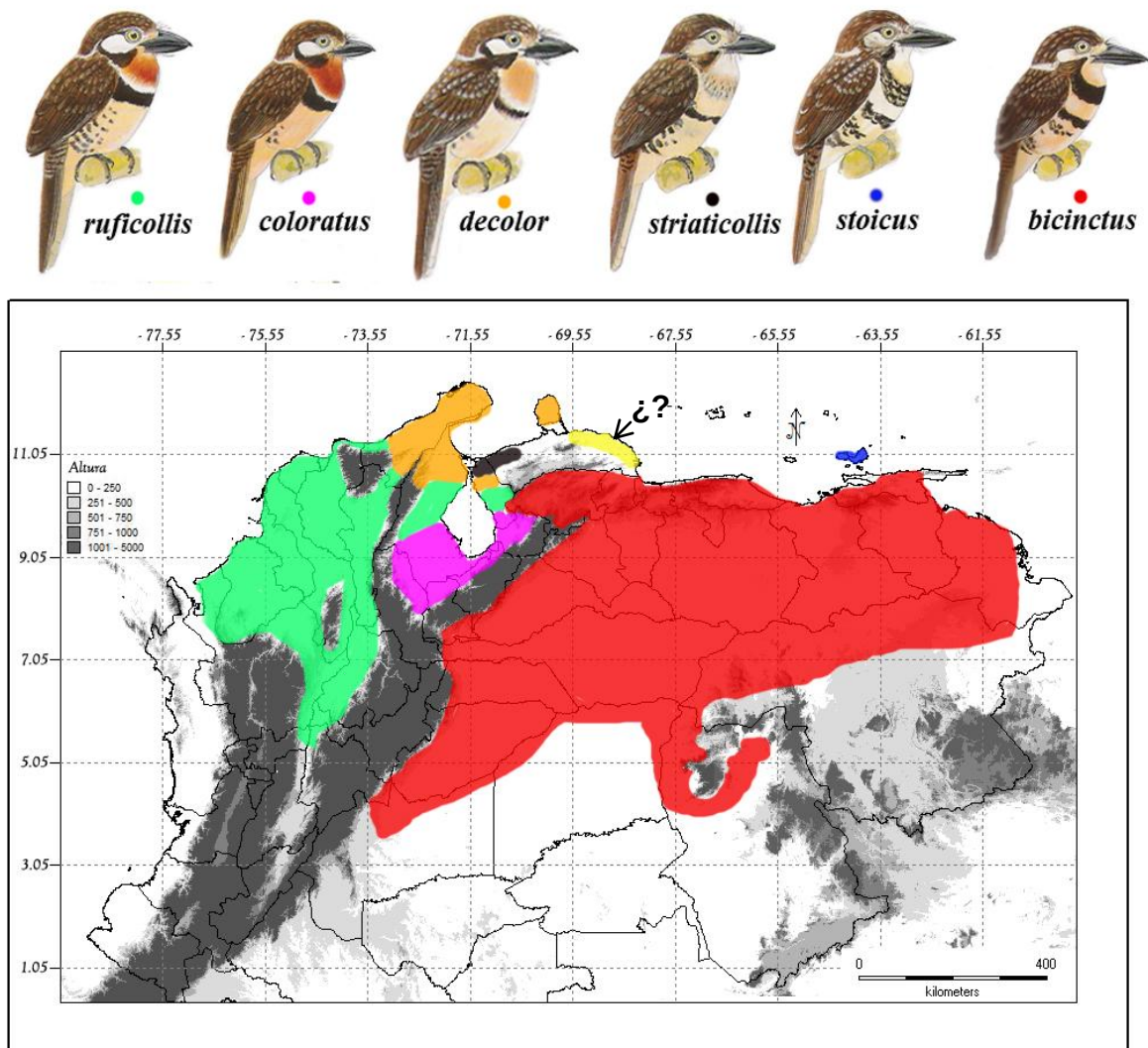


Figura 4. Mapa de distribución de las especies (subespecies) de *Hypnelus*. El color amarillo de la costa oriental de Falcón representa ejemplares que han sido capturados en esa zona pero no ha sido posible identificarlos con algunas de las subespecies descritas. Imágenes de taxa tomadas de Restall y col. (2007).

En resumen, hoy en día se disputan tres hipótesis taxonómicas diferentes sobre el género *Hypnelus*. La primera y más generalizada sugiere que *Hypnelus bicinctus* (con dos subespecies) e *Hypnelus ruficollis* (con cuatro subespecies, incluyendo *striaticollis*) son coespecíficas y todas las subespecies deben ser incluidas dentro de la especie *Hypnelus ruficollis*, basándose en la existencia de poblaciones con características intermedias entre ambas especies (Phelps y Phelps Jr., 1958a; Remsen y col., 2012). La segunda hipótesis sugiere que *Hypnelus bicinctus* (con dos subespecies) e *Hypnelus ruficollis* (con cuatro subespecies, incluyendo *striaticollis*) son especies separadas (Restall y col., 2007). Y por último, la tercera propuesta sugiere que *Hypnelus bicinctus* (con dos subespecies) e *Hypnelus ruficollis* (con tres subespecies, no reconociendo a la subespecie *striaticollis* e incluyéndola en *decolor*) son especies distintas y deben considerarse taxonómicamente separadas (Rasmussen y Collar, 2002).

Dada la complejidad del tratamiento taxonómico y sistemático del género *Hypnelus*, se propone describir la variación morfológica (patrones de coloración y caracteres morfométricos) y genética del género, con el objetivo de identificar patrones de diferenciación entre poblaciones (reconocidos hoy en día como subespecies o especies). Adicionalmente, se propone examinar en mayor detalle la variación geográfica del género en la región nor-oeste de Venezuela (estado Falcón), incluyendo dentro del estudio tanto la variación morfológica como molecular. Esta región se estudia en mayor detalle, debido a la importancia de la subespecie *striaticollis*, para la comprensión de la taxonomía y sistemática del género, ya que la población registrada por Phelps y Phelps Jr. en 1958, fue la que puso en duda la taxonomía del género. Igualmente, se propone analizar en detalle la variación geográfica de la especie en la cuenca del Lago de Maracaibo, ya que, en dicha zona se observa la presencia de tres subespecies de *H. ruficollis* en ausencia de barreras geográficas. Estas subespecies fueron descritas con base en patrones de coloración, los cuales pudieran ser respuesta a las condiciones ambientales presentes en

dicha cuenca, específicamente un gradiente de humedad. Como se puede ver en la Fig. 5, el gradiente de humedad presente en la cuenca del Lago de Maracaibo coincide parcialmente con las zonas geográficas habitadas por los individuos de las formas descritas y también se puede observar como ese gradiente no se presenta tan marcado en Colombia. Respecto a la precipitación (Fig. 6), se observa un gradiente similar al de humedad, por lo que se evaluará con cual de ambas variables ambientales existe mayor correlación.

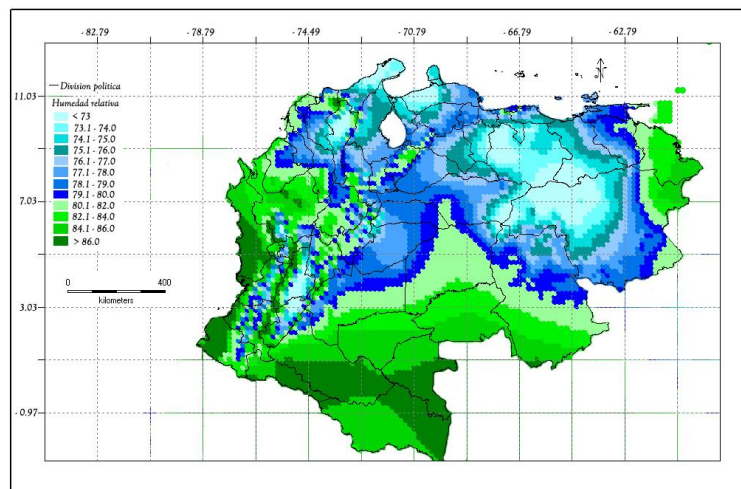


Figura 5. Mapa de humedad relativa de Venezuela y Colombia.

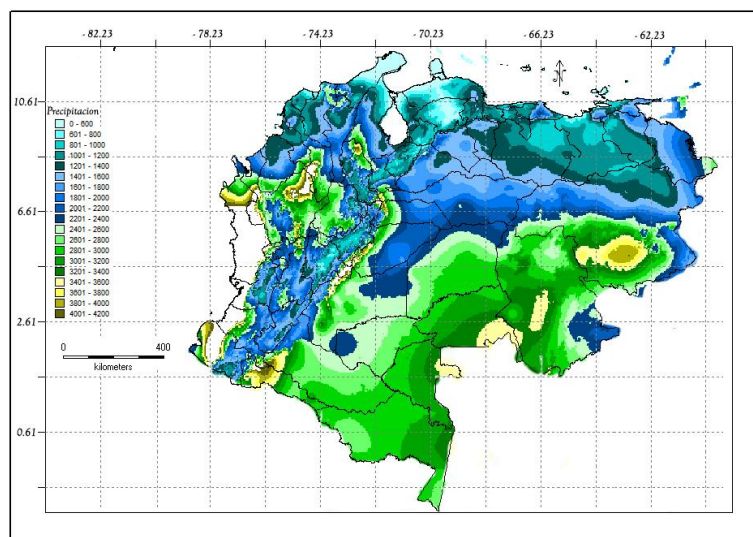


Figura 6. Mapa de precipitación anual de Venezuela y Colombia. Las zonas en blanco representan zonas donde la base de Bioclim no tenía datos (Hijmans y col., 2005).



Hipótesis

En este estudio examinamos las siguientes hipótesis:

1. Las subespecies *striaticollis*, *coloratus*, *decolor* y *ruficollis*, conforman un grupo monofilético, es decir, un linaje evolutivo independiente de las poblaciones de *bicinctus* y *stoicus*, ya sea que se reconozca a *striaticollis* (Restall y col., 2007) o que se considere a *striaticollis* como una variación de la subespecie *decolor* (Rasmussen y Collar, 2002) (Fig. 7).

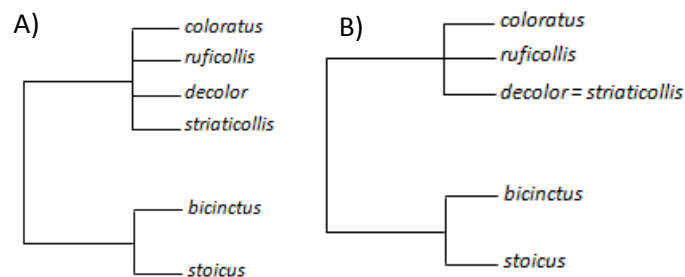


Figura 7. Esquema de la hipótesis 1: A) reconociendo a *striaticollis* y B) no reconociendo a *striaticollis*.

2. Las subespecies *striaticollis*, *bicinctus* y *stoicus*, forman un grupo monofilético, es decir, un linaje evolutivo independiente de las poblaciones de *coloratus*, *decolor* y *ruficollis*, reconociendo a *striaticollis* como una forma diferente (Fig. 8).

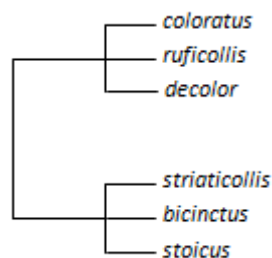


Figura 8. Esquema de la hipótesis 2.

3. Las poblaciones de *Hypnelus r. striaticollis* son un híbrido entre las poblaciones de *Hypnelus bicinctus* y las poblaciones de *Hypnelus ruficollis*, en el nor-oeste de Venezuela. Esta hipótesis se basa en que las poblaciones de *striaticollis* no se diferencian de manera clara de las otras poblaciones, ni morfológica ni genéticamente. Se espera obtener mayor variación morfológica en las zonas de contacto (debido a la posible introgresión de caracteres entre *ruficollis* y *bicinctus*) e incongruencias en la relación filogenética de los haplotipos asociados a esta subespecie dependiendo del marcador molecular utilizado (mitocondrial o nuclear) (Fig. 9).

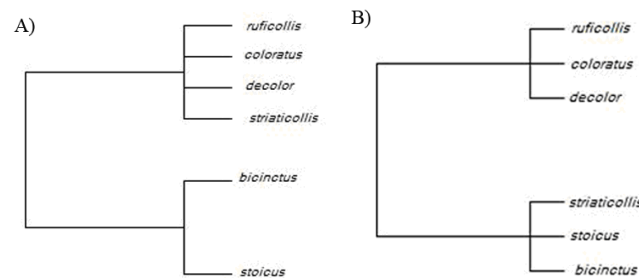


Figura 9. Esquemas de las relaciones filogenéticas, basadas en caracteres moleculares, asociadas a la hipótesis 3. A) nuclear, B) mitocondrial. Note la relación filogenética de *striaticollis* en ambas hipótesis.

Por lo antes descrito se podría sugerir que las 5 subespecies deben ser incluidas dentro de la especie *Hypnelus ruficollis*, basándose en la existencia de poblaciones con características intermedias entre *H. bicinctus* y *H. ruficollis* (Phelps y Phelps Jr., 1958a; Remsen y col., 2012), sin embargo estos resultados no permitirían sustentar a *Hypnelus r. striaticollis* como un taxón válido (Fig.10).

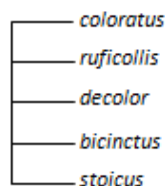


Figura 10. Esquema de la hipótesis 3.



Objetivos

- **Objetivo General**

Evaluar la variación geográfica morfológica y genética del género *Hypnelus*.

- **Objetivos específicos**

1. Caracterizar la variación morfológica en los patrones de coloración del género *Hypnelus*.
2. Caracterizar la variación morfométrica del género *Hypnelus*.
3. Determinar el patrón filogeográfico del género *Hypnelus* en Venezuela, con énfasis en la región nor-oeste de Venezuela.



1. Obtención de ejemplares

1.1. Trabajo de Campo.

Se visitaron 25 localidades en tres salidas de campo, invirtiendo un total aproximado de 80 horas (Fig.11; Anexo 1). Se seleccionaron localidades con presencia del hábitat descrito para la especie, es decir, zonas áridas y arboladas pero abiertas (Hilty, 2003) y se realizaron transectos entre algunas localidades donde era difícil el avistamiento.

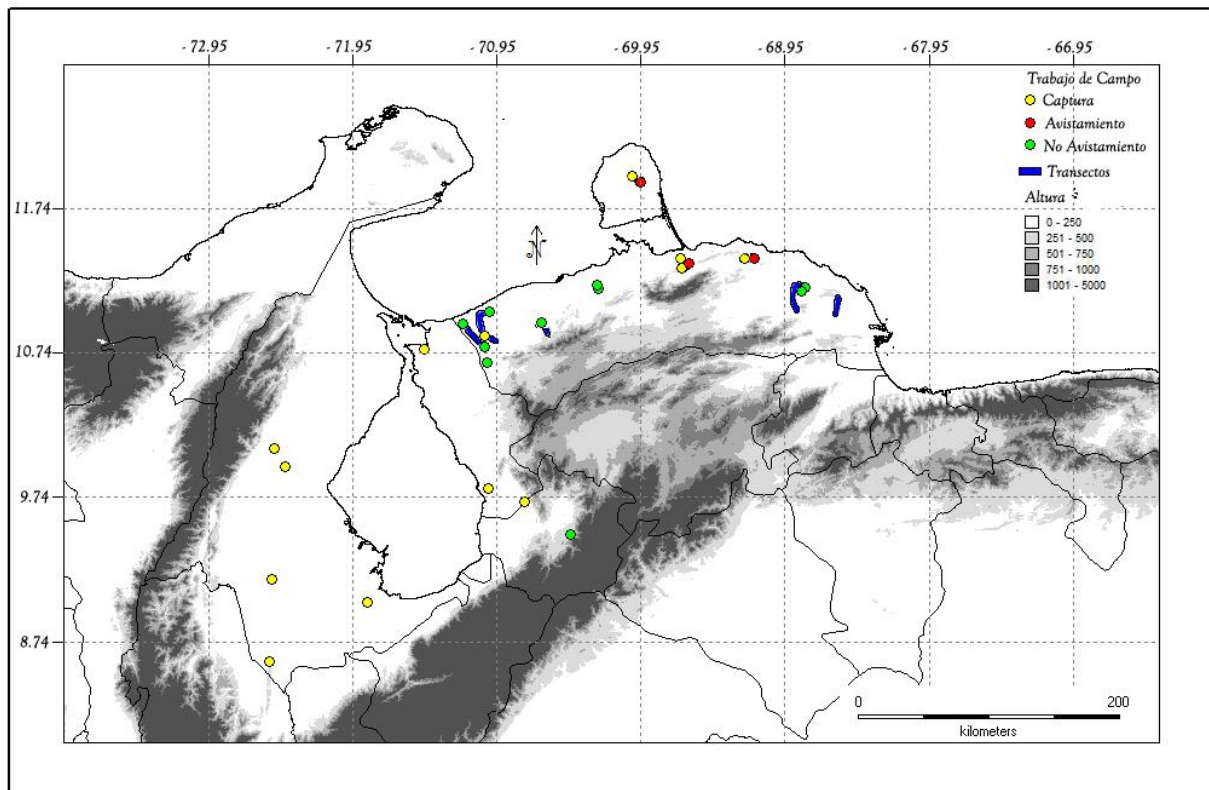


Figura 11. Localidades visitadas en este estudio con el objetivo de obtener muestras de *Hypnelus*. Los puntos amarillos representan localidades en las que se obtuvo capturas, los puntos rojos donde solo se obtuvo avistamientos, los puntos verdes donde no se registraron avistamientos y las líneas azules son los transectos realizados.

Los individuos fueron localizados por observación o mediante el uso de respuesta a tres grabaciones del canto (“playback”). Los llamados fueron realizados con grabaciones de

vocalizaciones de *Hypnelus* de las poblaciones de *ruficollis* de Colombia (localidad: Nequanje, entrada Parque Nacional Tayrona, a 10 min de Santa Marta; fuente: Walberto Naranjo) y de *bicinctus* de los estados Bolívar y Falcón de Venezuela (Boesman, 1999).

Los individuos se capturaron con rifles de aire y se tomaron muestras de tejido (músculo y tejido), las cuales fueron preservadas en tubos Eppendorf con etanol al 95% para su posterior análisis genético. Las coordenadas geográficas de las localidades donde se capturaron individuos se registraron con un sistema de posicionamiento global (GPS, por sus siglas en inglés). Los ejemplares capturados en este estudio fueron depositados en la Colección Ornitológica Phelps (COP), el Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) y el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG) y su captura fue amparada por la Licencia de Caza Científica (oficio N°. 0077) a nombre de Vicky Malavé y el Contrato Marco de Concesión para el Acceso a los Recursos Genéticos firmado entre el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente y la Universidad Central de Venezuela a través del Instituto de Zoología y Ecología Tropical.

1.2. Museos y/ o colecciones científicas.

Para los análisis morfológicos se revisaron ejemplares depositados en museos y/o colecciones científicas de Venezuela y Colombia (Tabla 1). En total se revisaron 428 ejemplares de museos venezolanos, 65 ejemplares de museos colombianos y 27 ejemplares capturados en este estudio, para un total de 520 ejemplares del género *Hypnelus* (Anexo 2).

Tabla 1. Museos y/o colecciones científicas visitadas para el estudio morfológico de *Hypnelus*.

País	Museo	Siglas	# de ejemplares
Venezuela	Museo de la Estación Biológica Rancho Grande	EBRG	45
Venezuela	Museo de Historia Natural La Salle	MHNLS	48
Venezuela	Colección Adolfo Pons (depositada en el MHNLS)	CP	18
Venezuela	Colección Ornitológica Phelps	COP	280
Venezuela	Museo de Biología de La Universidad del Zulia	MBLUZ	5
Venezuela	Museo de Biología UCV	MBUCV	5
Venezuela	Museo de Ciencias Naturales-Fundación Museos Nacionales	MCN	27
Venezuela	Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes	CVULA	0
Colombia	Instituto de Ciencias Naturales	ICN	32
Colombia	Museo de La Salle Bogotá	MLS	17
Colombia	Colecciones biológicas del Instituto Alexander von Humboldt	IAvH	16
Venezuela	Este estudio		27
Total			520

El mapa de distribución del género actualizado incluyó información de museos y/o colecciones científicas en el extranjero que no fueron visitadas (mediante consulta en línea (internet)): Field Museum of Natural History de Chicago (FMNH, n= 34), United States National Museum (USNM, n= 111) (ahora National Museum of Natural History (NMNH); Smithsonian Institution; Washington, DC), University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ, n= 2), Museum of Zoology, Lomonosov Moscow State University (ZMM, n= 2) y American Museum of Natural History (AMNH, n= 3), para un total de 149 ejemplares. Adicionalmente, se incluyó información de localidades en donde se tienen registros de avistamientos, fotografías y/o de videos que han sido colocados en internet o publicaciones de nuevos avistamientos.

2. Patrones de variación morfológica.

La evaluación de la variación geográfica de la morfología del género *Hypnelus* incluyó patrones de coloración y morfometría. Los caracteres morfométricos seleccionados fueron, los tradicionalmente utilizados en estudios de variación geográfica (Zink y Remsen, 1986) y dichas variables fueron cuantificadas siguiendo los protocolos sugeridos por Baldwin y col. (1931) y Winker (1998). Como nuestro objetivo fue describir los patrones de variación geográfica para evaluar la taxonomía actual, evaluamos inicialmente la variación asociada a la edad, sexo y

diferencias de color asociadas al desgaste del cuerpo para diseñar nuestras comparaciones posteriores. Para esta parte del estudio se revisaron 520 ejemplares del género *Hypnelus*, de los cuales solo 451 adultos y 12 juveniles estaban sexados (información indispensable para establecer el sexo y la edad de los ejemplares, lo cual se realizó mediante la observación del tamaño de las gónadas en la cavidad abdominal presentes en los ejemplares capturados en este estudio o mediante el diagrama de gónadas que se encuentra en las etiquetas de los ejemplares de museos y/o colecciones ornitológicas).

Ejemplares en los que el carácter estuviese comprometido (debido a la falta de plumas o por estar la pluma sucia, gastada o en muda, con daños en el pico y/o tarso, Fig. 12) no se incluyeron para la evaluación del mismo: los datos faltantes fueron completados con la media de cada variable de cada localidad.



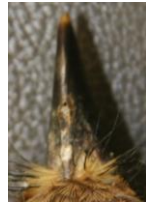
Figura 12. A) Plumaje de cola gastado; B) Pico deteriorado.

Se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad (homogeneidad de varianza) de las variables continuas, con el fin de establecer el uso de estadística paramétrica o no paramétrica. Para la evaluación del supuesto de normalidad univariada se utilizaron métodos gráficos y de contraste de hipótesis. En el caso del método gráfico se realizaron histogramas y el gráfico de probabilidad normal, y se realizaron las pruebas de Jarque-Bera (contrasta la asimetría y el exceso de curtosis), Chi cuadrado (χ^2 , comparando frecuencias observadas y frecuencias esperadas o teóricas) y Shapiro-Wilk (que utiliza la media y la varianza muestral). Para la evaluación de la homogeneidad de varianza se realizó la prueba de Levene y la Prueba F para varianzas de dos muestras. Todas estas pruebas fueron realizadas en el programa PAST (Hammer y col, 2001).

2.1. Descripción de las variables

Se utilizaron 16 variables de color, 1 variable de forma y 8 variables morfométricas, las cuales se describen a continuación:

1. Color de la Punta del Pico (CPP): color de la porción distal del pico (Fig. 13).



1. Pico con la punta clara



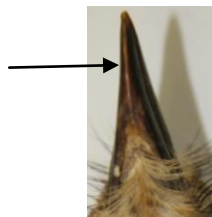
2. Punta que no se ha terminado de colorear de negro, pero no es completamente clara.



3. Pico con la punta negra

Figura 13. Color de la punta del pico.

2. Color del borde del Gonys (CGo): color del borde inferior de la mandíbula (Fig. 14).



1. Claro



2. Intermedio entre claro y negro



3. Negro

Figura 14. Color del borde del gonys.

3. Constricción del pico: hendidura en la punta del pico (Fig. 15).



1. Sin constricción media



2. Ligeramente con constricción media



3. Con constricción media



Figura 15. Constricción del pico

4. Color del Borde Distal de las Plumas de la Banda de la Garganta (BDPBG): las plumas de la banda de la garganta pueden ser negras en su totalidad o negras con el borde distal color arena (Fig. 16).

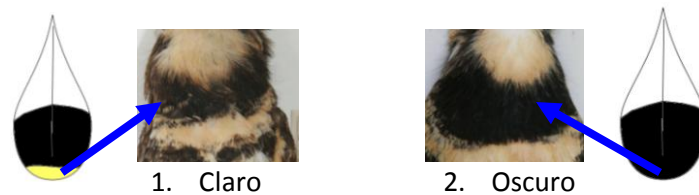


Figura 16. Color del borde distal de las plumas de la banda de la garganta.

5. Color del borde distal de las plumas de la Banda del Pecho (BDPBP): la banda del pecho está formada por la coloración negra de la región media distal de las plumas del pecho, las plumas pueden tener esa región totalmente negra o pueden tener esa región negra con el borde distal color arena (Fig. 17).



Figura 17. Color del borde distal de las plumas de la banda del pecho.

6. Banda del Pecho (BP): las plumas de la región del pecho pueden ser pequeñas, con barbas pequeñas dando un aspecto de una banda moteada o pueden ser grandes con barbas grandes dando aspecto de una banda sólida (Fig. 18).

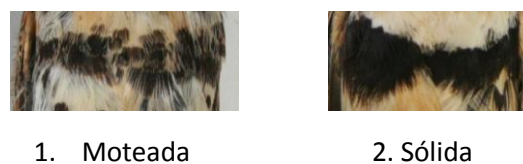
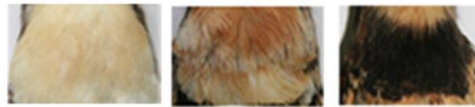


Figura 18. Banda del pecho.

7. Banda de la garganta: la garganta puede carecer de una banda, estar atravesada por una banda clara o estar atravesada por una banda oscura (Fig. 19).



1. Sin Banda 2. Con banda clara 3. Con banda oscura

Figura 19. Banda de la garganta

8. Porcentaje de moteado claro en la corona y nuca (corona y nuca): la corona tiene plumas color pardo, que en algunas ocasiones no son pardo uniforme sino que tienen barbas color arena que dan apariencia de puntos (Fig. 20). Para calcular el porcentaje se tomó una foto de la corona y nuca y a la foto se le superpuso una gradilla de 1x1 cm y se contaron el número de cuadros que abarca la corona y nuca y el número de cuadros en donde se encuentran manchas claras (no borde claro), para luego calcular el porcentaje.



Figura 20. Moteado en la corona y nuca

9. Porcentaje de moteado claro en el dorso (Dorso): el dorso tiene plumas color pardo, pero no son pardo uniforme sino que tienen barbas color arena que dan apariencia de puntos (Fig. 21). Para calcular el porcentaje se tomó una foto del dorso y a la foto se le superpuso una gradilla de 1x1 cm y se contaron el número de cuadros que abarca el dorso y el número de cuadros en donde se encuentran manchas claras (no borde claro), luego se sacó el porcentaje.



Figura 21. Moteado en el dorso

10. Manchas en el vientre: en la región del vientre se pueden conseguir plumas con región distal pardo oscuro o negro, que pueden estar dispersas en la región lateral del vientre dando la apariencia de un moteado lateral, dichas plumas pueden estar alineadas dando la apariencia de una banda incompleta o completa (Fig. 22).



1. Moteado lateral sin banda



2. Banda incipiente



3. Banda completa

Figura 22. Manchas en el Vientre

- 11. Color del cachete (Cachete) (Fig. 23)
- 12. Color de la mancha que separa la mejilla y la nuca (MSMN) (Fig. 23)
- 13. Color de la barbilla (Barbilla) (Fig. 23)
- 14. Color de la garganta (Garganta) (Fig. 23)
- 15. Color de la banda superior a la banda del pecho (BSBP) (Fig. 23)
- 16. Color del vientre (vientre) (Fig. 23)
- 17. Color del borde distal de las plumas supracaudales (BPSC) (Fig. 23)

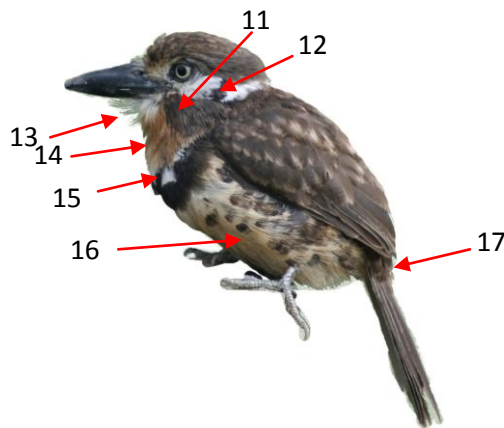


Figura 23. Caracteres seleccionados para describir los patrones de coloración de plumaje del género *Hypnelus*.

Los caracteres cachete (11), MSMN (12), barbilla (13), garganta (14), BSBP (15), vientre (16) y BPSC (17), se codificaron en categorías discretas de intensidad del color, utilizando el catálogo de colores de Smithe (1975), y luego se utilizó la notación Munsell para cada color, ya que existe una relación directa de cada color del catálogo de colores de Smithe con los colores de Ridgway y a su vez éstos con la numeración Munsell, lo que permite tener categorías de color estándares. Solo se utilizó la medida Munsell de color espectral o longitud de onda (hue o tinte) ya que es la variable utilizada para el diagnóstico de las subespecies de *Hypnelus*. La notación para el color espectral es una letra (Y para el amarillo, YR para el amarillo-rojo, R para el rojo) precedida por un número del 1 al 10. Según lo descrito en el catálogo de Smithe los números

altos representan bajas longitudes de onda, el valor 10 es igual a 1 para la siguiente longitud de onda (ejemplo, 10YR= 1Y, con 5YR intermedio). Estas medidas de longitud de onda fueron transformadas a una escala numérica, donde se escogieron valores numéricos bajos para los colores que tuvieran menos rojo (Blanco=1; 5Y= 2; 2.5Y= 3; 10YR= 4; 7.5YR= 5; 5YR= 6; 2.5YR= 7; Negro= 8): esto permitió transformar los colores en un gradiente, para ser utilizado en los análisis multivariados y univariados siguiendo el criterio utilizado por VanderWerf (2011).

- 18. Largo del culmen expuesto (LCE):** medida desde la punta del pico hasta el borde córneo del pico que está cubierto por plumas (Fig. 24).
- 19. Largo del culmen desde las narinas (LCN):** longitud del pico desde la posición de las narinas (en la región distal a la cabeza) a su extremo (Fig. 24).
- 20. Ancho del pico a nivel de las narinas (AnPN):** medida tomada desde un lado al otro del culmen a la altura de las narinas en la región distal a la cabeza (Fig. 24).
- 21. Alto del pico a nivel de las narinas (AIPN):** medida tomada desde el culmen hasta el borde bajo de la mandíbula. Dicha medida se toma a la altura del borde final distal de las narinas con respecto a la posición de la cabeza (Fig. 24).
- 22. Largo del tarso (LTa):** medida tomada desde exactamente el medio entre la unión de la tibia y el metatarso hasta el borde inferior de la última escama no dividida del tarso, sobre la unión del metatarso con la base del dedo medio (Fig. 24).
- 23. Largo del ala cerrada (LA):** medida tomada en línea recta desde el borde del hombro hasta la punta de la primaria más larga (Fig. 24).
- 24. Largo de la cola (LCo):** medida tomada en línea recta desde el punto en donde emerge la pluma en la piel hasta la punta de la pluma de la cola más larga cuando la cola está cerrada (Fig. 24).
- 25. Largo total (LTo):** dato tomado de la etiqueta de los ejemplares depositados en museos/colecciones. La medida va desde la punta del pico hasta la punta de la cola,

con el pico en posición casi paralela a la regla, sin estirar el cuello más allá de la posición natural (Fig. 24).

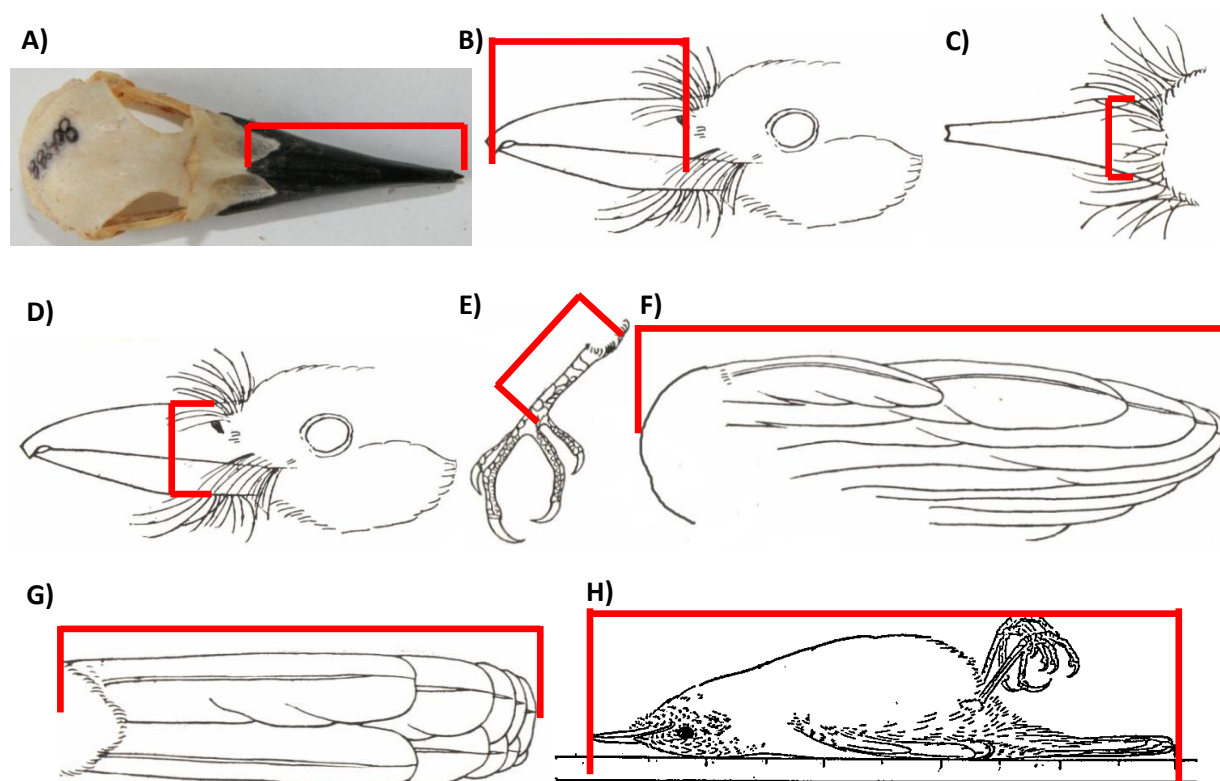


Figura 24. Variables utilizadas en el estudio morfométrico A) Largo del culmen expuesto, B) Largo del culmen desde las narinas, C) Ancho del pico a nivel de las narinas, D) Alto del pico a nivel de las narinas, E) Largo del Tarso, F) Largo del ala cerrada, G) Largo de la cola, H) Largo total (figuras de la B a la H tomadas de Ridgway, 1914.).

Todas las variables morfométricas están descritas en las mismas unidades (milímetros: mm). Las primeras cinco medidas se realizaron con un vernier digital de precisión 0,01mm, mientras que la medida del ala, de la cola y de longitud total se realizaron con una regla de metal para medir alas y colas de precisión de 0,5mm. Se utilizaron todas las variables (LT, LCE, LCN, AnPN, AIPN, LTar, LA, LCo) en los análisis que incluían las poblaciones de Venezuela (medidos por mi persona). En los análisis que incluían a las poblaciones de Colombia (medidos por Miguel Lentino) no se incluyó la variable LCE ya que no se contaba con dichos datos.

Tabla 2. Variables utilizadas en los análisis morfológicos de patrones de coloración y sus acrónimos.

Abreviatura	Variable
Cachete	Color del cachete o zona submalar
MSMN	Color de la mancha que separa mejilla y nuca
Barbilla	Color de la barbilla
Garganta	Color de la garganta
BSBP	Color de la banda superior a la banda del pecho
Ventre	Color del vientre
BPSC	Color borde distal de las plumas supracaudales
CPP	Color punta del pico
CGo	Color del borde del gonys
BDPBG	Color borde distal de las plumas de la banda de la garganta
BDPBP	Color borde distal de las plumas de la banda del pecho
BP	Banda del pecho
CP	Constricción de la punta del pico
BG	Banda de la garganta
Dorso	Moteado del dorso
Corona y Nuca	Moteado de la corona y la nuca
MVentre	Patrón de Manchas en el Ventre
LCE	Largo culmen expuesto
LCN	Largo culmen desde las narinas
AnPN	Ancho de pico a nivel de las narinas
AlPN	Alto de pico a nivel de las narinas
LTa	Largo del tarso
LA	Largo de Ala
LCo	Largo de Cola
LTo	Largo total

2.2. Análisis de la variación asociada a la edad

En primer lugar se analizaron las variables de color y luego las variables morfométricas. Ridgway (1914) señaló que los individuos juveniles podían ser discriminados con base en la cantidad de puntos claros en el dorso y la presencia de un borde distal claro de las plumas de la banda de la garganta. En este trabajo se evaluaron estas variables propuestas por Ridgway, junto a otras cuatro y fueron comparadas en un análisis de correspondencia sin tendencia (*Detrended Correspondence Analysis*). Se incluyeron las siguientes variables categóricas: borde distal de las plumas de la banda de la garganta (BDPBG), borde distal de las plumas de la banda del pecho (BDPBP), banda del pecho (BP), color punta del pico (CPP), color del gonys

(CGo) y porcentaje de moteado claro en el dorso (Dorso). Este es un análisis exploratorio de ordenación simple y descriptivo que mide el grado de asociación presente entre un conjunto de variables; es decir, construye un diagrama cartesiano basado en la relación de dependencia e independencia de los atributos o categorías de las variables (Legendre y Legendre, 1998), lo que en este caso permitió identificar qué variables estaban más asociadas a las categorías de juveniles y adultos y si éstas diferían entre sí. Se utilizaron todos los ejemplares adultos y juveniles que estuviesen sexados, siendo el análisis realizado en el programa PAST (Hammer y col., 2001). Se realizaron tablas de frecuencias para cuantificar la variación asociada a juveniles y adultos correspondientes a *ruficollis* y a *bicinctus*, utilizando los caracteres descritos anteriormente y se incluyó la variable constricción del pico, ya que la variación de la forma del pico de individuos juveniles a adultos ha sido estudiada para otros grupos de aves como es el caso de la familia Trochilidae (los juveniles tienen estriaciones en la ranfoteca maxilar) (Ortiz-Crespo, 1972), pero nunca ha sido estudiada o siquiera nombrada para bucónidos.

Para evaluar la diferencia morfométrica asociada a la edad se utilizaron todas las variables morfométricas y se realizaron dos análisis, uno de agrupamiento y un análisis de Componentes Principales (ACP) (Baker, 1985; Legendre y Legendre, 1998), uno para hembras y otro para machos, utilizando una matriz de varianza covarianza, con los datos transformados con la escala logaritmo (Ln).

2.3 Análisis de variación de color asociada al desgaste del plumaje

Debido a que el desgaste en el plumaje del cuerpo se refleja mayormente en el cambio de tonalidad e intensidad de color a lo largo del año (Barrowclough y Sibley, 1980; Pohland, 2006) y esto podría introducir error al describir la variación, se decidió analizar el efecto de este desgaste sobre los patrones de coloración del plumaje. Para evaluar la diferencia por desgaste en la intensidad del color en el género *Hypnelus* se trabajó solo con los ejemplares adultos. Se

comparó ejemplares con el plumaje del cuerpo fresco (recién mudado y no gastado) y ejemplares con el plumaje del cuerpo gastado y/o en muda analizando cada sexo por separado (machos, $n = 216$; hembras, $n = 229$). Se evaluaron todas las variables que se utilizaron en los análisis de variación asociada al sexo y a la geografía: cachete, MSMN, banda de la garganta, BDPBP, barbilla, garganta, BSBP, vientre, BPSC, dorso, corona y nuca y manchas en el vientre (ver significados de acrónimos en la Tabla 2). En ambos casos se realizó la prueba no paramétrica de Mann Whitney, que se utiliza para comparar las medianas entre dos grupos (en este caso aves con plumaje fresco vs aves con plumaje gastado) y evaluar si éstas difieren significativamente.

2.4 Análisis de variación asociada al sexo

Para evaluar la existencia del dimorfismo sexual en los patrones de coloración en el género *Hypnelus* se trabajó solamente con los ejemplares adultos en plumaje fresco (recién mudado y/o no gastado), comparando entre hembras ($n = 99$) y machos ($n = 96$). Se realizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Para evaluar el dimorfismo sexual asociado a las variables morfométricas se utilizaron todas las variables morfométricas y se compararon ejemplares adultos que estuviesen sexados, machos (195 de Venezuela y 25 de Colombia) y hembras (205 de Venezuela y 26 de Colombia). Las variables que cumplieron con el supuesto de normalidad se utilizaron para realizar una prueba t de Student para muestras con varianzas iguales, con el fin de evaluar si existían diferencias entre machos y hembras. Para las variables en las que no se cumplió el supuesto de normalidad se realizó una prueba de Mann-Whitney.

2.5 Análisis de variación asociada a la geografía

Para evaluar la variación geográfica en los patrones de color se utilizaron solo ejemplares adultos con plumaje fresco. Se realizaron mapas que representan la distribución geográfica de la variación en cada uno de los caracteres. Luego para describir como está repartida la variación del género entre las subespecies se realizaron tablas de frecuencias de aparición para todas las categorías de todas las variables por subespecie (*decolor*, *ruficollis*, *coloratus*, *striaticollis*, *bicinctus* y *stoicus*). Luego dado que dos de las hipótesis sugieren diferencias entre *Hypnelus ruficollis* vs *H. bicinctus* se comparó entre ambas subespecies utilizando la prueba de Kruskal-Wallis; la misma prueba se utilizó para comparar las poblaciones disyuntas de los taxa *bicinctus* vs. *stoicus* y *decolor* Cuenca del Lago de Maracaibo (CLM) vs. *decolor* Paraguaná. La prueba de Kruskal-Wallis es una prueba no paramétrica, donde se evalúa la hipótesis nula de que: dos muestras provienen de una misma población; en esta prueba también se utilizaron los valores de las variables en la escala lineal.

A continuación se realizaron dos análisis multivariados (un análisis de correspondencia y un análisis de patrones fenéticos) con la finalidad de evaluar si había diferenciación entre *Hypnelus ruficollis* e *H. bicinctus*, y a cuál de las dos especies se asociaba la subespecie *striaticollis*. El análisis de patrones fenéticos se realizó mediante la construcción de fenogramas utilizando el método de pares de grupos no pesados con promedios aritméticos (UPGMA) en un análisis de agrupamiento ("cluster"), utilizando como medida de similitud el coeficiente de correlación. Para ambos análisis se utilizaron aquellas variables o caracteres que mostraban variación geográfica en los mapas, es decir, que ejemplares en zonas geográficas diferentes presentaban categorías diferentes de alguna variable evaluada, utilizándose en el caso de las variables de color los valores de las variables en la escala numérica.

Se realizaron pruebas t de Student entre los datos sin transformar de las variables morfométricas para las diferentes subespecies reconocidas. En aquellos casos en donde se encontraron diferencias entre medias se realizó una Prueba de Diagnosticabilidad, con el estadístico desarrollado por Patten y Unitt (2002). Estos autores, formalizan la cuantificación de la regla del 75%, que indica que para que una subespecie sea válida el 75% de la población debe estar efectivamente fuera del 99% del intervalo de variación de otras poblaciones para un carácter definido o para un conjunto de caracteres (Patten y Unitt, 2002). La relación matemática utilizada para realizar esta prueba fue:

$$0 \leq x_2 - S_2(t_{0.25,df_2}) - x_1 - S_1(t_{0.01,df_1})$$

Donde x_1 y x_2 son los promedios para la variable X en las poblaciones 1 y 2 respectivamente, y S es la desviación estándar de dicha variable para las poblaciones 1 y 2. Para la población 1 utilizamos el valor de t asociado a $\alpha=0.01$ y los grados de libertad de la población 1 ($df_1 = n_1 - 1$, donde n_1 es el tamaño de la muestra de la población 1) y para la población 2 utilizamos un valor de t con un $\alpha = 0,25$ y $df_2 = n_2 - 1$. Esta relación proporciona el índice de diagnosticabilidad (D_{ij}), donde $D_{ij} \geq 0$ indica que la población i es diagnosticable de la población j.

Para evaluar patrones multivariados de la variación morfométrica en el género *Hypnelus* se utilizó el Análisis de Componente Principales (ACP). Todos los ACP se realizaron con los datos transformados con la escala logarítmica (Ln), utilizando una matriz de varianza-covarianza.

2.6 Análisis de variación asociada al ambiente

Debido a que se han descrito tres subespecies de *ruficollis* para la Cuenca del Lago de Maracaibo por diferencias en la intensidad del color y que dos de ellas (*decolor* y *ruficollis*) tienen poblaciones disyuntas a ambos lados de la Cuenca, se podría sugerir un ajuste a la regla de Gloger, por lo que se realizaron correlaciones simples entre la coloración del plumaje de individuos de *Hypnelus* y los datos de humedad relativa asociados a las localidades de colecta. Estos datos de humedad fueron obtenidos de CLIMEX (Sutherst y col., 2007; <https://www.climond.org>, con una resolución espacial de 30').

3. Análisis genético

Este análisis se realizó con 44 ejemplares, incluyendo muestras colectadas durante este estudio y préstamos de museos. El Anexo 3 contiene una lista de todos los ejemplares, sus números de catálogo, localidad, tipo de muestra (sangre, pluma o tejido) y genes amplificados para cada muestra.

3.1 Trabajo de Laboratorio

Para la extracción de ADN se utilizó el paquete comercial DNeasyTissue Kit (Qiagen, Valencia, CA), siguiendo el protocolo de extracción recomendado por dicha compañía. Para la extracción de muestras de plumas se agregó 30 microlitros de DTT (ditiotreitól) al buffer de digestión y se dejó en baño de maría entre 24 a 48 horas (o hasta que la muestra estuviese completamente digerida).

Para cada muestra se amplificaron vía Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) dos genes mitocondriales y un gen nuclear. El primer gen amplificado fue el gen codificante de la subunidad 2 de la proteína mitocondrial Nicotinamida Deshidrogenasa (ND2; 1041pb). Este gen presenta una alta resolución en el establecimiento de relaciones filogenéticas y filogeográficas en aves y otros organismos (Sorenson, 2003). También se amplificó parcialmente (1043pb) el gen citocromo b (Cyt b). El gen Adenilato Kinasa 1 (AK1) también llamado Aconitasa 1, es un gen nuclear codificante y de herencia ligada al sexo. Se amplificó un fragmento aproximado de 500 pares de bases correspondiente al intron 5 de este gen. Estos genes se seleccionaron por haber sido utilizados con anterioridad y con éxito en el establecimiento de las relaciones filogenéticas en la familia Bucconidae (Witt, 2004). Igualmente, hay disponibilidad en GenBank de secuencias de dichos genes para los grupos externos.

Para la amplificación se utilizó el paquete de PCR Promega (Madison, Wisconsin, USA) y cebadores previamente utilizados en la familia (Tabla 3). Para la amplificación de los genes

mitocondriales de las muestras de tejido, sangre y plumas se utilizó un volumen de reacción de 50µl que contenía: 1 µl de ADN, 29,75µl de agua molecular; 3µl de MgCl₂; 10µl de Buffer; 1µl de dNTP's; 2,5µl de cada cebador y 0,25µl de polimerasa GoTaq DNA Polymerase (Promega, Madison, USA). Para la amplificación del gen nuclear de las muestras de tejido, sangre y plumas se utilizó un volumen de 25 µl de la solución que contenía 3µl de ADN; 12,375µl de agua molecular; 1,5µl de MgCl₂; 5µl de Buffer; 0,5µl de dNTP's; 1,25µl de cada primer y 0,5µl de polimerasa GoTaq DNA Polymerase.

Tabla 3. Secuencias de cebadores externos empleados en la amplificación y secuenciación de los genes utilizados en este estudio

Gen	Nombre	Secuencia 5' ->3'	Autores
ND2	L5215	TATCGGGCCCATACCCGAAAAT	Hackett 1996
	HTprC	CGGACTTTAGCAGAACTAAGAG	Smithsonian Tropical Research Institute
Cytob	L14841	AAAAAGCTTCCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA	Kocher y col, 1989
	H4b	GTGGTAAGTCTTCAGTCTTTGGTTT	Witt, 2004
AK1	GF20	AGAAGAAGGTGAGGACTCATGC	Witt, 2004
	GR563	CATYGTTCCTTCCCWGCAT	Witt, 2004

Cada reacción de PCR se realizó en un termociclador modelo 2720 Thermal Cycler Applied Biosystems. El PCR incluyó un paso inicial de desnaturalización a 94 °C por 10 min, seguido de 39 ciclos de: 30s a 94 °C (fase inicial de desnaturalización), de 45-60s a 51°C para Cyt b; 60°C para ND2 y 48°C para AK1 (fase de anillamiento o "annealing"), 2min a 72 °C (fase de extensión), para completar con un paso final de extensión a 72 °C por 10 min. Con las muestras con las que se tuvo complicaciones en la amplificación se ajustaron los valores de temperatura de anillamiento en los ciclos, la concentración de ADN y la concentración de MgCl₂, según fue el caso. Las extracciones y amplificaciones fueron llevadas a cabo en la Unidad de Biología Molecular del Laboratorio de Vectores del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (I.Z.E.T.). La secuenciación fue llevada a cabo en el Museum of Southwestern Biology, University of New México, Estados Unidos (gracias a la colaboración de Christopher Witt).

3.2 Análisis filogenético y filogeográfico

Una vez obtenidas las secuencias, éstas se editaron con el programa Seqman (Lasergene) y se alinearon a ojo y/o utilizando el programa ClustalW (Thompson y col., 1994). Para examinar las relaciones filogenéticas entre haplotipos se utilizaron los métodos de Máxima Parsimonia (MP) con el programa WinClada versión 1.00.08 (Nixon, 1999-2002) y NONA (Goloboff, 1999) y Máxima Verosimilitud (MV), con el programa RAxML 7.2.8 on XSEDE utilizando el servidor CIPRES (Stamatakis y col., 2008; <http://www.phylo.org>). Los análisis de Máxima Parsimonia se llevaron a cabo haciendo 1000 réplicas de búsquedas heurísticas, empleando el algoritmo TBR + TBR y asignándole igual peso a todos los caracteres, empleando el soporte estadístico no paramétrico bootstrap con 1000 pseudoréplicas. En el caso del análisis de Máxima Verosimilitud se estimó el modelo de evolución molecular que mejor se ajustó a los datos utilizando el programa jModelTest, versión 0.1.1 (Posada, 2008), y se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) calculado por el programa para seleccionar el modelo con mejor ajuste a los datos. El soporte estadístico del análisis de MV incluyó 1000 iteraciones de bootstrap.

Para los análisis filogenéticos se utilizaron varias especies como grupo externo: *Monasa* (*Monasa atra* y *M. morphoeus*), *Bucco* (*Bucco tamatia* y *B. macrodactylus*), *Notharchus* (*Notharchus macrorhynchus*, *N. ordii*, *N. pectoralis* y *N. tectus*), incluyendo igualmente el género *Nystactes*, el grupo hermano de *Hypnelus*. Estas especies se seleccionaron con base en reconstrucciones filogenéticas de la familia Bucconidae (Witt, 2004).

3.3 Red de Haplotipos

La red de haplotipos es una representación gráfica de las relaciones evolutivas entre haplotipos que se infieren a partir de la cantidad de mutaciones entre las secuencias. Este método sigue el principio de parsimonia, usa los haplotipos observados como los nodos en la red y no como puntas de las ramas como en los árboles tradicionales de parsimonia. Se realizaron dos redes de haplotipos: la primera con las secuencias nucleares del intron 5 del gen AK1 y la segunda utilizando secuencias concatenadas de los dos genes mitocondriales (Cyt b y ND2), previa comprobación que la señal filogenética de ambos genes fuese congruente mediante una prueba ILD ("incongruence length difference"; Farris y col., 1995) en Paup (p=100), versión 4.0b10 (Swofford, 2002). Las redes de haplotipos fueron realizadas con el programa TCS v1.21 (Clement y col., 2000), utilizando un límite de conexión del 95%.

3.4. Diversidad genética

Se calculó la diversidad nucleotídica (π) dentro de cada clado o linaje, definida como el número promedio de diferencias nucleotídicas por sitio entre dos secuencias elegidas al azar (Nei y Li 1979). Para obtener una medida de la divergencia entre las poblaciones de cada clado se utilizó la distancia "p" nucleotídica, la cual es la proporción de sitios nucleotídicos en los cuales dos secuencias son diferentes. Ésta se obtiene mediante el cociente entre el número de diferencias nucleotídicas y el número total de nucleótidos comparados (Nei y Kumar, 2000). Los cálculos de las distancias "p" para cada población se realizaron mediante el programa MEGA v5.0 (Tamura y col, 2011). La varianza nucleotídica fue estimada por medio del uso de 500 réplicas de bootstrap, incluyendo transiciones y transversiones.

3.5. Demografía histórica.

Desde el punto de vista demográfico se realizaron las pruebas de neutralidad de Tajima (D ; Tajima, 1989) y Fu (F_s ; Fu, 1997) y un análisis de distribución de diferencias nucleotídicas pareadas ("Pairwise Mismatch Distribution"; Rogers y Harpending, 1992) utilizando el programa DnaSp (Rozas y col., 2003). La D de Tajima compara diferencias entre el número de sitios segregantes y el número promedio de diferencias nucleotídicas. Bajo neutralidad selectiva, lo esperado es que ambos estimadores sean iguales y, por lo tanto, la diferencia entre ellos sea igual a cero. La F_s de Fu (1997) estima la probabilidad de encontrar más o menos alelos a lo esperado con el nivel de diversidad observado bajo condiciones de neutralidad. Para ambos índices la D y F_s , se encuentran valores cercanos a cero en poblaciones con fluctuaciones del tamaño poblacional no significativas. Valores negativos indican excesos de haplotipos de baja frecuencia que podrían ocurrir debidos a una expansión poblacional o fenómenos de selección positiva o purificadora y valores positivos sugieren una disminución en el tamaño poblacional (cuello de botella) o selección balanceadora. El principio del análisis de distribución de diferencias pareadas es que los procesos demográficos que ocurren a lo largo de la historia evolutiva de una población tienen un efecto en la evolución molecular de las secuencias de ADN, bajo la suposición de que existe poca o nula recombinación. En aquellos casos donde no hay cambios en el tamaño poblacional se espera una distribución multimodal de estas diferencias pareadas, pero en el caso que haya ocurrido una rápida expansión demográfica se espera una distribución unimodal. Para estos análisis de neutralidad solo se utilizaron las secuencias del gen Citocromo b, las cuales resultaron más limpias en comparación a las de los otros dos genes (con menos sitios sin identificar, N). Se calculó el estadístico R^2 (Ramos-Onsins y Rozas, 2002) el cual está basado en la diferencia entre el número de mutaciones simples y el número promedio de diferencias nucleotídicas entre secuencias dentro de una muestra poblacional. La significancia de esta prueba se basó en los límites de confianza

generados por simulaciones coalescentes. Adicionalmente, se realizó la prueba de McDonald-Kreitman (1991), en caso de que las pruebas anteriores dieran resultados negativos. Dichos resultados sugieren fenómenos de expansión poblacional o selección positiva y la prueba McDonald-Kreitman permite seleccionar entre ambas alternativas (Zink, 2005). Esta prueba permite examinar si la relación entre sustituciones sinónimas (silentes) y no sinónimas (cambios en aminoácidos) difiere dentro y entre especies, asumiendo que si las sustituciones son neutrales, dicha relación debe ser igual. Todos estos análisis fueron realizados con el programa DNASp v5 (Rozas y col., 2003).

3.6 Reloj molecular (Homogeneidad de tasas de sustitución) y tiempo de divergencia.

La hipótesis del reloj molecular es una consecuencia de la teoría neutral de la evolución la cual postula que para cualquier secuencia de ADN, las mutaciones se acumulan a tasas relativamente constantes. La diferencia entre las secuencias de nucleótidos de un segmento de ADN o de proteína de dos especies pueden ser proporcionales al tiempo transcurrido desde que estas dos especies divergieron a partir de un ancestro común (tiempo de coalescencia). La prueba de homogeneidad de tasas de sustitución se realizó utilizando el programa PAUP, versión 4.0b10 (Swofford, 2002). Se estimó el valor de verosimilitud para dos hipótesis, la primera con ajuste al reloj molecular (homogeneidad de tasas de sustitución) y la segunda un modelo sin asumir dicha homogeneidad. Estas probabilidades (verosimilitudes) fueron comparadas mediante el uso de una prueba de cociente de verosimilitud, $\Delta LRT = 2(\Delta LN)$, comparando el resultado con lo esperado basado en el valor correspondiente a una distribución Chi-cuadrado (χ^2) con $n-2$ grados de libertad (donde n es el número de secuencias), siendo la hipótesis nula una tasa de evolución homogénea entre todas las ramas en la filogenia. El

tiempo de divergencia, en el caso de no rechazar la hipótesis nula, se calculó basado en dos alternativas: una tasa de 2.1% de divergencia molecular equivalente a un millón de años (Ma) aceptado para la mayoría de las familias de aves utilizando el gen citocromo b, y una tasa de 3.3%/Ma estimada para el orden Piciformes, el cual incluye al género *Hypnelus* (Weir y Schluter, 2008).



Resultados

1. Distribución geográfica y ecológica

El género *Hypnelus* se encuentra en Colombia y Venezuela incluyendo la isla de Margarita (pero ausente en Coche, Cubagua, Trinidad y Tobago y las demás islas del Caribe). La publicación formal más reciente de nuevos registros la hicieron Freeman y col. en el 2012 incluyendo tres localidades en Colombia, extendiendo el extremo sur de su distribución hasta el norte del Departamento de Tolima. La recopilación de 1137 registros provenientes de museos y observaciones permitió elaborar un nuevo mapa de distribución para el género (Fig. 25). Los registros disponibles permitieron incluir dos localidades como extensión de su distribución actual registrada por Rasmussen y Collar (2002) y Hilty (2003). El primer registro corresponde al río Atrato, localizado en el Departamento Chocó, Colombia (un ejemplar depositado en el National Museum of Natural History (NMNH)), siendo uno de los puntos más al oeste de su distribución y el otro en el Dorado, en el Río Cuyuní, estado Bolívar, Venezuela, siendo éste el punto más al sur-este de su distribución. El registro en el Dorado pudiera ser resultado de la deforestación, ya que al disminuir la densidad del bosque permite que especies que habitan en zonas menos densas de vegetación colonicen estos lugares (Bevilacqua y col., 2002).

Otro resultado de la recopilación de los datos de capturas de ejemplares presentes en museos nacionales y extranjeros, es que no se logró confirmar la presencia de ejemplares obtenidos en

el Catatumbo Colombiano. Este resultado sugiere, rechazar la aseveración de de Schauensee (1966) de presencia de ejemplares híbridos, al considerar al Catatumbo Colombiano como una zona de intergradación, ya que no se sustenta con los datos obtenidos por este estudio.

En cuanto a lugares de avistamiento, con un total de 385 registros de museo, se tienen registros para el género en bosques secos, manglares, chaparrales, matorrales, selva de galería, selva de rivera, balsal, caños, lagos, lagunas, embalses artificiales, sabana, sabana arbolada, sembradíos y rastrojos. En la mayoría de las localidades en que se logró una identificación positiva, éstas tenían en común la presencia de: termiteros (comején, turrumote, capuchino) con hueco (utilizados como nidos por varias especies de aves), la presencia de algún tipo de depósito de agua (potrero anegado, canal de río, pozo, embalse o represa) y una zona arbolada abierta. Si no se encontraban estas características al mismo tiempo en un radio no mayor a 100 metros no se lograban avistamientos, ni registros acústicos.

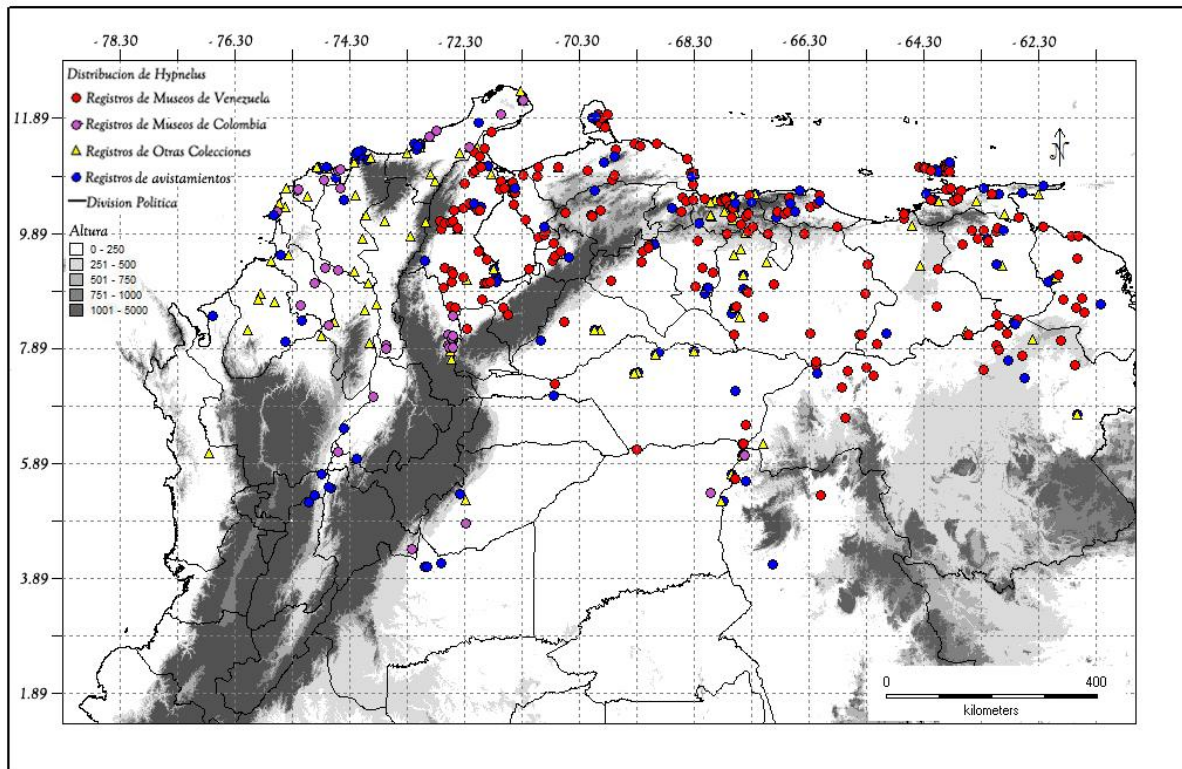


Figura 25. Mapa de los registros del género *Hypnelus* generado por este estudio.

2. Variación asociada a la edad.

La única descripción de juveniles del género *Hypnelus* la realizó Ridgway (1914) y solo para *Hypnelus ruficollis ruficollis*. En este estudio las variables que permitieron en conjunto separar a los juveniles (verificado por el tamaño de las gónadas) de los adultos sin importar la especie a la que pertenecían fueron: el color de la punta del pico que era clara (color arena), el color del gonys siendo claro (color arena) u oscureciéndose (característica intermedia entre claro y negro), la banda del pecho, siendo ésta moteada en el caso de los juveniles y la variable constricción de la punta de pico siendo no hendida o ligeramente hendida en juveniles (Fig. 26, Tabla 4). Con respecto a las variables morfométricas se observó, que las hembras juveniles se separan bien de los adultos (Fig. 28), mientras que en los machos se observa separación parcial de los juveniles (Fig. 29). En la Tabla 5 se pueden ver los valores de las contribuciones de cada variable a los ejes. Las variables que logran separar a los adultos y juveniles en las hembras son las variables longitud del culmen a nivel de las narinas para el eje 1, largo de ala y largo de cola en el eje 2. Para los machos las variables que logran separar a los adultos y juveniles fueron longitud del ala en el eje 1, ancho del pico narinas, longitud del ala y longitud de la cola en el eje 2.

Adicionalmente, se pueden diferenciar los juveniles de *ruficollis* de los *bicinctus* (Figs. 26 y 27), debido a que los *ruficollis* (n=9) no presentan banda yugular, mientras que los *bicinctus* (n=3) sí (Fig. 27). Las características descritas por Ridgway de puntos claros sobre las escapulares, el dorso y el borde distal de las plumas claras, se observaron no solo en juveniles sino también en individuos adultos con muda reciente (Tabla 4). Se definió como individuos inmaduros aquellos que pueden tener características de coloración de adultos y de juveniles al mismo tiempo (Ej., punta del pico negra y gonys claro).

Tabla 4. Frecuencias de individuos juveniles, inmaduros y adultos para cada característica evaluada.

		<i>ruficollis</i>			<i>bicinctus</i>		
		Juveniles n=9	Inmaduros n=3	Adultos n=209	Juveniles n=3	Inmaduros n=9	Adultos n=276
BDPBG	sin borde	9	3	199	0	0	0
	claro	0	0	5	3	6	91
	negro	0	0	0	0	3	178
BDPBP	claro	8	3	12	3	6	119
	oscuro	1	0	197	0	3	149
BP	Moteada	6	2	1	3	8	15
	Solida	3	1	208	0	0	235
CPP	claro	9	3	0	3	3	0
	negro	0	0	206	0	6	273
CG	claro	9	2	1	3	4	2
	oscureciendose	0	1	3	0	4	12
	negro	0	0	201	0	1	262
BPD	sin borde	0	0	10	0	0	5
	borde claro	9	3	122	3	9	200
Dorso	1 a 40%	5	2	15	1	0	2
	40.1% a 70%	4	1	72	1	3	31
	70% a 100%	0	0	73	0	6	195
CP	Sin hendidura	4	0	0	1	0	0
	Ligeramente hendida	5	1	2	2	3	0
	hendida	0	1	203	0	6	273

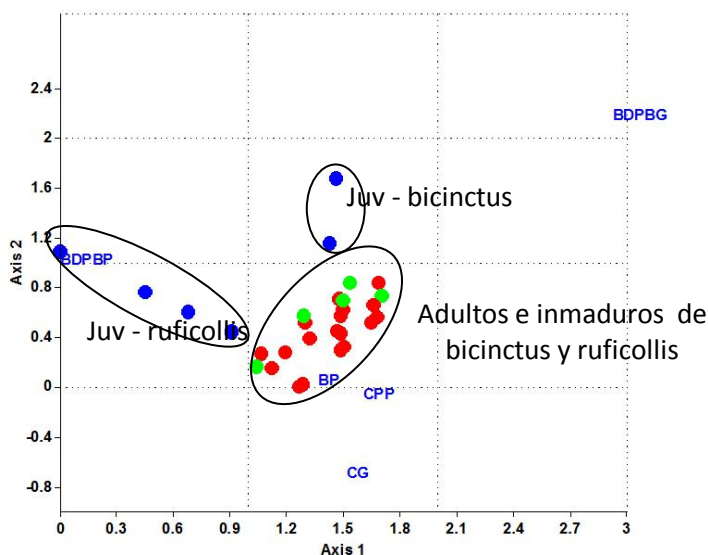


Figura 26. Diagrama de los ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin tendencia (DCA). Los puntos azules representan juveniles, puntos verdes los inmaduros y puntos rojos los adultos. Se incluyeron los datos de Venezuela y Colombia. Las letras azules corresponden a las variables utilizadas. BDPBG: borde distal plumas banda de la garganta, BDPBP: borde distal de las plumas de la banda del pecho, CPP: color punta del pico, CG: color del gonys, BP: banda del pecho.



Figura 27. A) Ejemplar *ruficollis* juvenil, B) Ejemplar *bicinctus* juvenil.

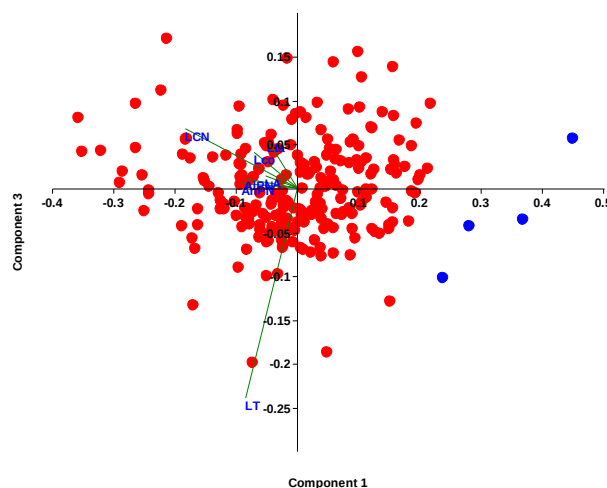
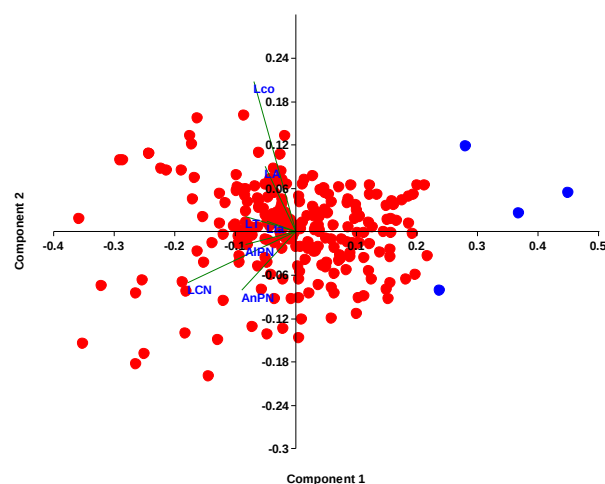


Figura 28. ACP Adultos y juveniles hembras. Adultos en Rojo y Juveniles en Azul. % de varianza: componente 1: 53.8%, componente 2: 14.6%, componente 3: 11.2%.

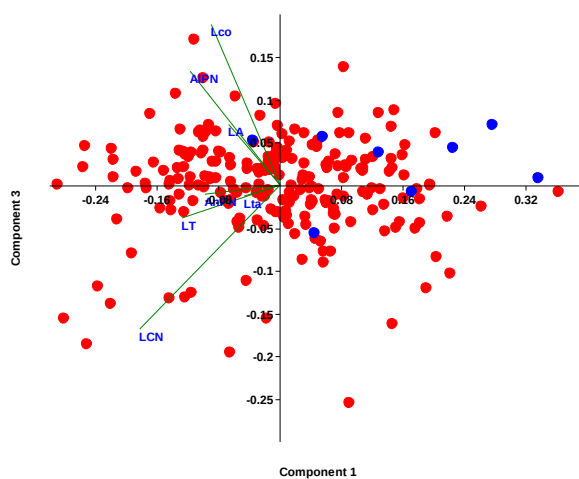
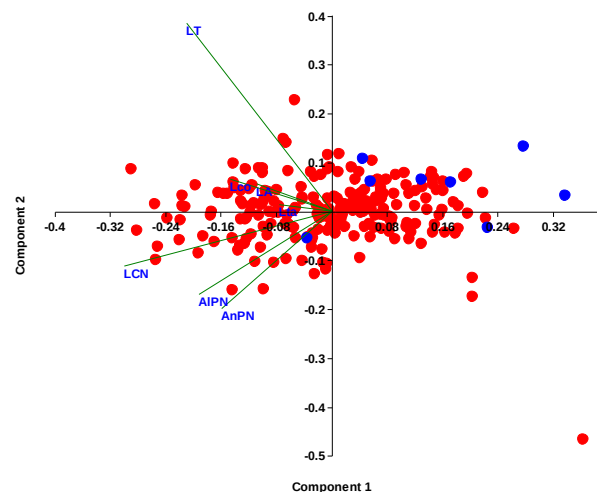


Figura 29. ACP Adultos y juveniles machos. Adultos en Rojo y Juveniles en Azul. % de varianza: componente 1: 50.1%, componente 2: 15.7%, componente 3: 11.7%.

Tabla 5. Valores de contribución de cada variable a los ejes de los ACP realizados para evaluar la variación en patrones de coloración asociada a la edad.

	ACP Hembras			ACP Machos		
	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 1	Axis 2	Axis 3
LT	-0.329	0.084	-0.925	-0.432	0.792	-0.128
LCN	-0.707	-0.283	0.263	-0.618	-0.229	-0.566
AnPN	-0.354	-0.323	0.022	-0.330	-0.408	-0.036
AIPN	-0.334	-0.069	0.043	-0.395	-0.349	0.449
Lta	-0.192	0.058	0.213	-0.158	0.026	-0.042
LA	-0.206	0.356	0.055	-0.224	0.115	0.241
Lco	-0.275	0.821	0.159	-0.304	0.137	0.633

3. Variación asociada al desgaste del plumaje.

La intensidad del color varió dependiendo de si el plumaje era fresco o si estaba gastado y/o en muda (Tabla 6). Los caracteres con cambios significativos de color fueron, en el caso de los machos, la banda de la garganta, y en el caso de las hembras, las manchas en el vientre; y en ambos casos la intensidad del color de la garganta. Como la variable color de la garganta es un carácter diagnóstico para la separación de las subespecies en los análisis posteriores se utilizaron solamente los ejemplares que tuvieran el plumaje fresco.

Tabla 6. Resultados de la prueba de Mann Whitney para evaluar la diferencia en la intensidad del color asociada al desgaste del plumaje, $p < 0.05$. Hembras: plumaje fresco $n = 143$, plumaje gastado $n = 86$, Machos: plumaje fresco $n = 125$, plumaje gastado $n = 90$.

Variable	Hembras Mann Whitney	Machos Mann Whitney
	p:	p:
Cachete	0,19	0,461
Mancha que separa la Mejilla de la Nuca	0,98	0,627
Banda Garganta	0,11	0,008
Borde Distal de las Plumas del Pecho	0,27	0,635
Barbilla	0,53	0,862
Garganta	0,001	0,007
Banda superior a la Banda del Pecho	0,54	0,481
Ventre	0,38	0,397
Borde distal de las Plumas Supracaudales	0,22	0,050
Dorso	0,76	0,395
Corona y Nuca	0,99	0,846
Manchas vientre	0,01	0,574

4. Dimorfismo sexual.

No se encontraron diferencias significativas en los patrones de color ni en la intensidad de color entre machos y hembras, por lo que, se decidió trabajar con machos y hembras juntos. Igualmente, se incluyeron los ejemplares adultos con plumaje fresco que no tenían identificación de sexo para los análisis posteriores de coloración. Como ninguna de las variables morfométricas mostró una distribución normal, todos los datos fueron transformados (se escogieron las transformaciones que mejor ajustaron los datos a una distribución normal). En el caso de las hembras: logaritmo neperiano para el Largo de Culmen Expuesto (LCE) y Largo de Cola (LCo); raíz cuadrada para el resto de las variables. En el caso de los machos: raíz cuadrada para todas las variables. La variable Largo Total para machos no pudo ser normalizada por lo que se utilizó estadística no paramétrica para evaluarla. Se encontró dimorfismo sexual en todas las medidas realizadas, siendo las hembras más grandes que los machos (Tabla 7), por lo que, se decidió trabajar con machos y hembras por separados en los análisis de variación geográfica utilizando las variables morfométricas.

Tabla 7. Media, tamaño muestral y significancia de las variables morfométricas utilizadas para explorar el dimorfismo sexual en *Hypnelus*.

Variable	Sexo	N	Media	P
LCE ¹	H	205	35,07	<0,0001
	M	195	33,60	
LCN ²	H	231	27,32	<0,0001
	M	220	26,20	
AnPN ³	H	231	11,18	<0,0001
	M	220	10,76	
AIPN ³	H	231	12,81	0
	M	220	12,28	
Ltar ²	H	231	18,98	<0,0001
	M	220	18,55	
LA ³	H	231	89,25	<0,0001
	M	220	86,86	
Lco ¹	H	231	80,71	<0,0001
	M	220	77,89	
LTo ²	H	231	216,96	<0,0001
	M	220	210,49	

Pruebas utilizadas: 1) t de student suponiendo varianzas desiguales, 2) U de Mann-Whitney, 3) t de student suponiendo varianzas iguales

5. Variación geográfica y variación asociada a las subespecies.

a) Variación geográfica de cada variable de color (patrones independientes de las categorías taxonómicas).

- Banda de la Garganta (BG): se observó variabilidad en este carácter y podemos distinguir una asociación geográfica: las primeras tres categorías en donde la banda está ausente se encuentran al oeste de la distribución del género, cuenca del Lago de Maracaibo, Colombia y Península de Paraguaná (Fig. 30). Las siguientes dos categorías que representan la presencia de la banda clara, están restringidas al estado Falcón (excluyendo la Península de Paraguaná). Por último, las categorías que representan la presencia de la banda oscura se encuentran al este de la cordillera de los Andes, Barquisimeto, Falcón oriental y Nueva Esparta. El estado Falcón muestra mucha variabilidad para este carácter.
- Borde distal de las plumas de la banda del pecho (BDPBP): La mayoría de los ejemplares en la cuenca del Lago de Maracaibo, Colombia, Península de Paraguaná, Aragua, Miranda y Cojedes presentan la banda sin el borde distal de las plumas claro, mientras que en el resto de la distribución es todo lo opuesto (Fig.31).
- Dorso: los resultados encontrados se dividieron en las siguientes categorías:
 1. Moteado escaso (de 1 al 40% del dorso con manchas claras)
 2. Moteado moderado (del 40.1 al 70% del dorso con manchas claras)
 3. Moteado abundante (del 70.1 al 100% del dorso con manchas claras)

El moteado del dorso en la mayoría de los ejemplares de la Cuenca del Lago de Maracaibo y la Guajira Colombiana fue moderado, con excepción de la población ubicada en el Departamento del Norte de Santander de Colombia que presenta un moteado

abundante, al igual que el resto de Venezuela. Ejemplares con escaso moteado fueron escasos y dispersos en su distribución (Fig. 32)

- Corona y nuca: los resultados encontrados se dividieron en las siguientes categorías
 1. Ausente (0% de la corona y nuca con manchas claras)
 2. Moteado escaso (de 1 al 40% de la corona y nuca con manchas claras)
 3. Moteado moderado (del 40,1 al 70% de la corona y nuca con manchas claras)
 4. Moteado abundante (del 70,1 al 100% de la corona y nuca con manchas claras)

Los ejemplares al oeste de la Cordillera de los Andes y la Península de Paraguaná presentaron un moteado de ausente a moderado, con excepción de la población ubicada en el Departamento del Norte de Santander de Colombia que presentó un moteado abundante (Fig.33). La población de Falcón como el resto de los ejemplares al este de la Cordillera de los Andes presentó un moteado moderado a abundante.

- Color de la mancha que separa mejilla y nuca (MSMN): en la cuenca del Lago de Maracaibo, Península de Paraguaná y Falcón hay mayor cantidad de ejemplares con tonalidades negras, aunque se pueden encontrar al norte del Lago de Maracaibo un grupo de ejemplares con tonalidades sepia. En el resto de la distribución del género se encuentran ejemplares con tonalidades del cachete rojas en su mayoría (Fig. 34).
- Color del cachete: en la cuenca del Lago de Maracaibo, Colombia, Península de Paraguaná y la Cordillera de la Costa hay mayor cantidad de ejemplares con tonalidades del cachete rojas; en el resto de la distribución del género se encuentran ejemplares con tonalidades del cachete color pardo (Fig. 35).

- Color de la garganta: en Colombia y la Cuenca del Lago de Maracaibo los ejemplares presentaron tonalidades más rojas. Para el resto de la distribución los ejemplares presentaron tonalidades color pardo o arena (Fig. 36).
- Color de la banda superior a la banda del pecho (BSBP): La mayoría de los ejemplares en Colombia presentaron esta banda color arena (3.4Y), mientras que en la Cuenca del Lago de Maracaibo (CLM) y en la Península de Paraguaná presentaron esta banda color blanco y en el resto de la distribución presentaron un color más rojo (10YR) (Fig.37). En Falcón se observó mucha variabilidad en este carácter, encontrándose desde tonalidades color arena a tonalidades rojizas.
- Color del vientre: Los ejemplares en Colombia y la mayoría de los ejemplares de la Cuenca del Lago de Maracaibo y Falcón mostraron coloración clara del vientre, con excepción de *coloratus* (la población al sur del Lago de Maracaibo) que presentó una coloración más roja en el vientre (Fig.38). La población adyacente, al sur de *coloratus*, ubicada en el Departamento del Norte de Santander, Colombia, difirió al ser más clara, por lo que se observa un gradiente de norte a sur hasta llegar a la población del sur del lago y luego ocurre un salto en este gradiente en el Norte de Santander. También se puede observar que en el resto de la distribución al este de la Cordillera de los Andes y en Nueva Esparta los ejemplares presentaron una coloración más roja en el vientre.

Las variables color de la barbilla, color del borde distal de las plumas supracaudales (BPSC) y patrón del color de las manchas en el vientre no mostraron diferenciación geográfica (Fig. 39).

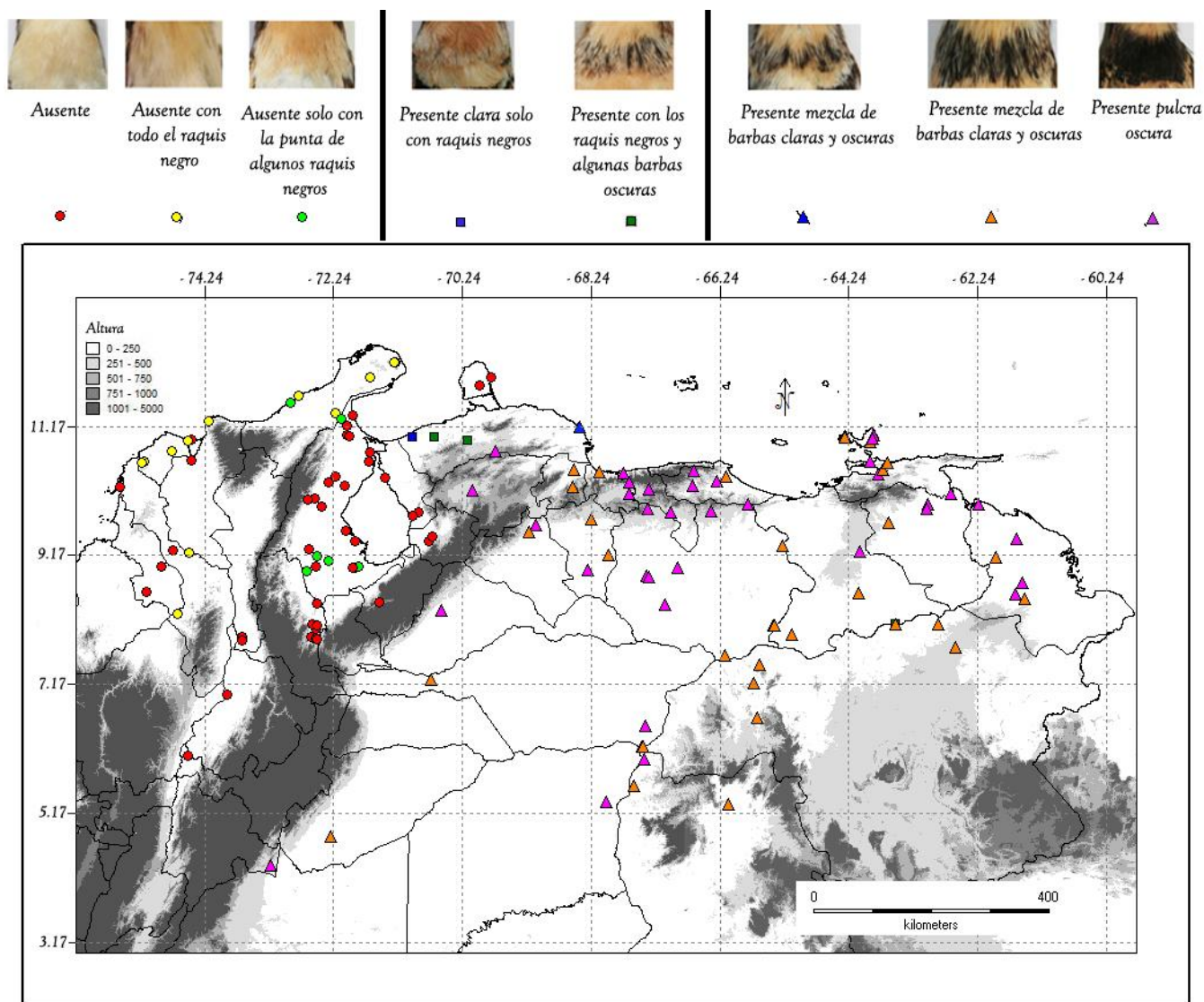


Figura 30. Mapa de la variación geográfica del patrón de la banda de la garganta.

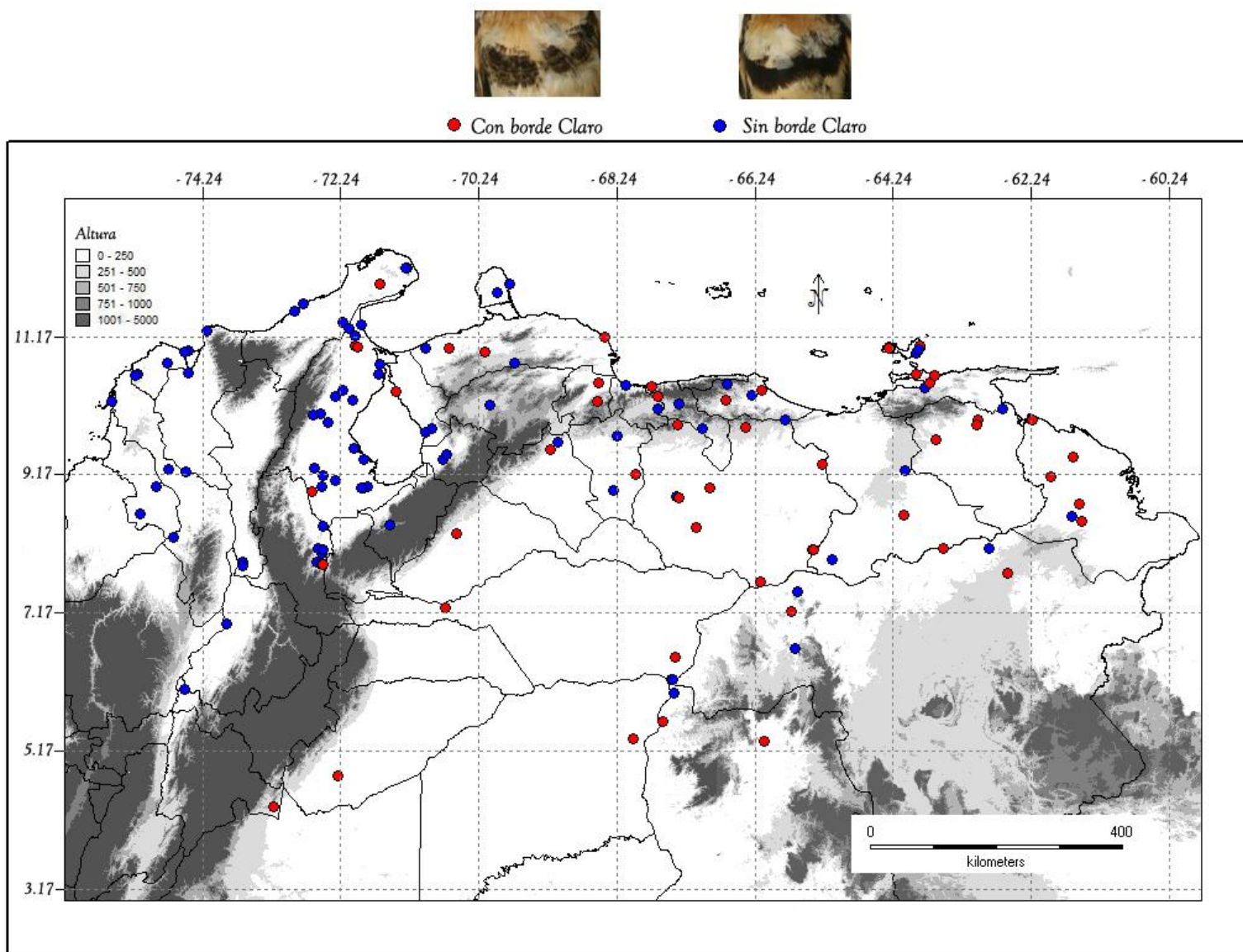


Figura 31. Mapa de la variación geográfica del patrón BDPBP.

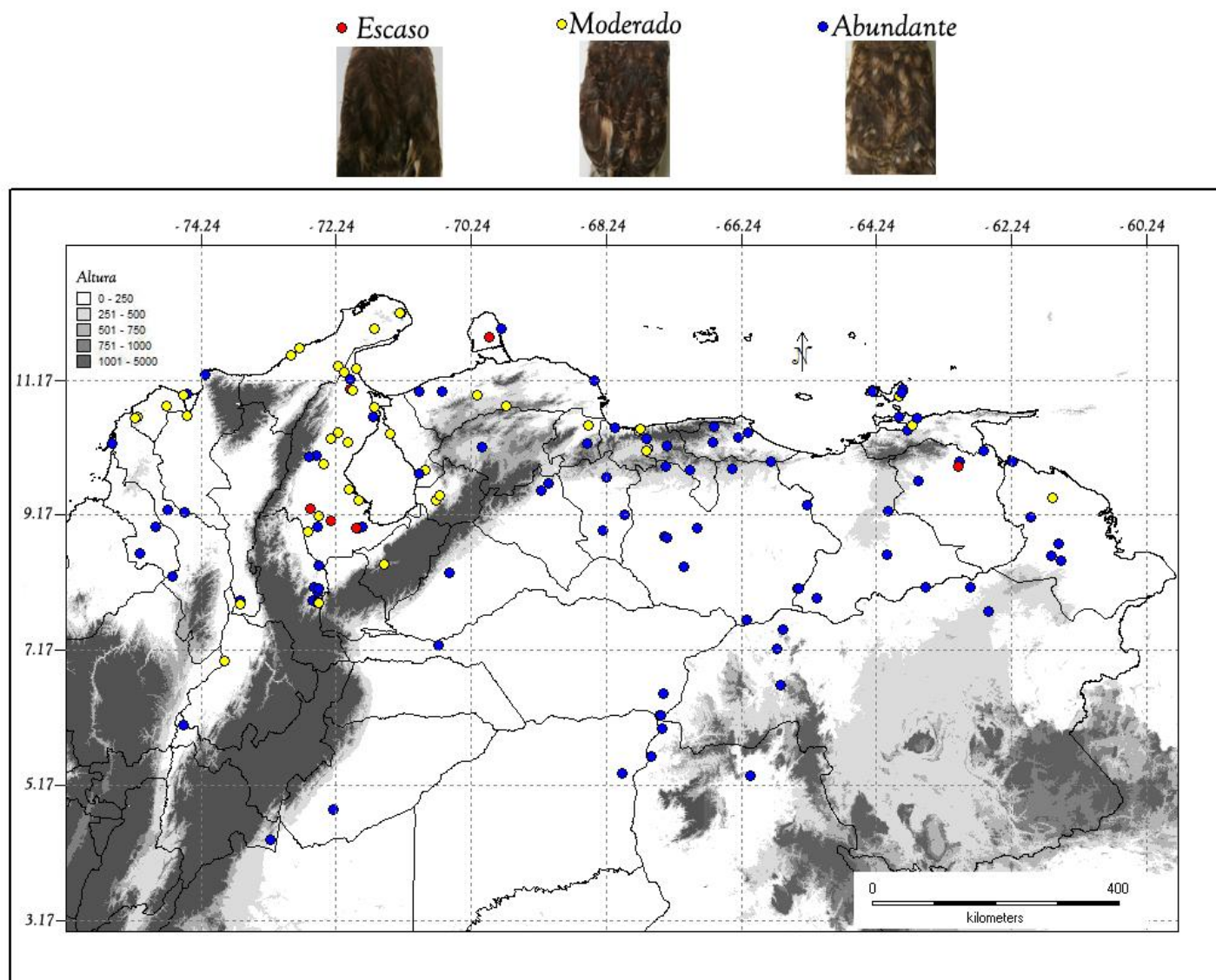


Figura 32. Mapa de la variación geográfica del porcentaje de puntos claros en el dorso.

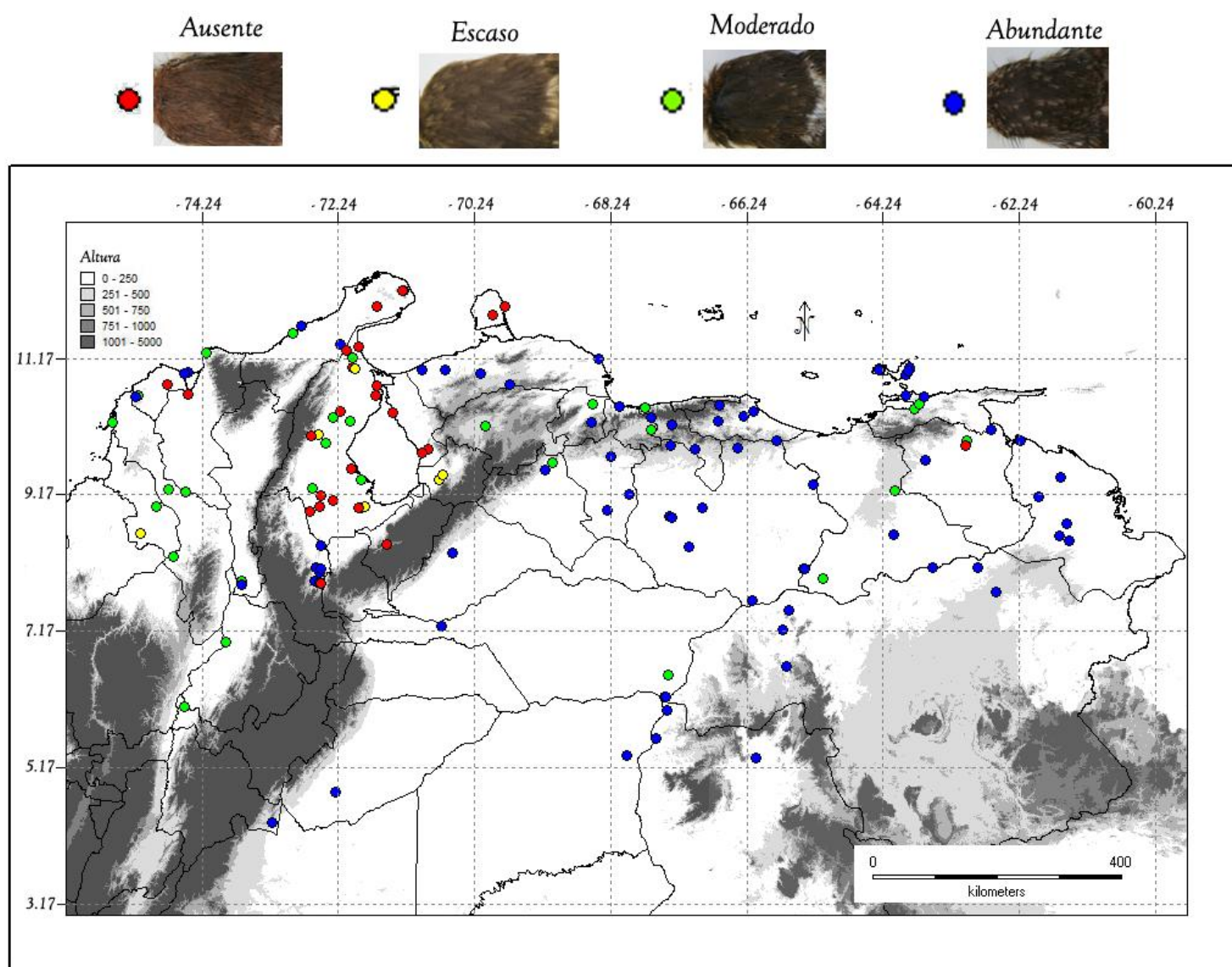


Figura 33. Mapa de la variación geográfica del porcentaje de puntos claros en corona y nuca.

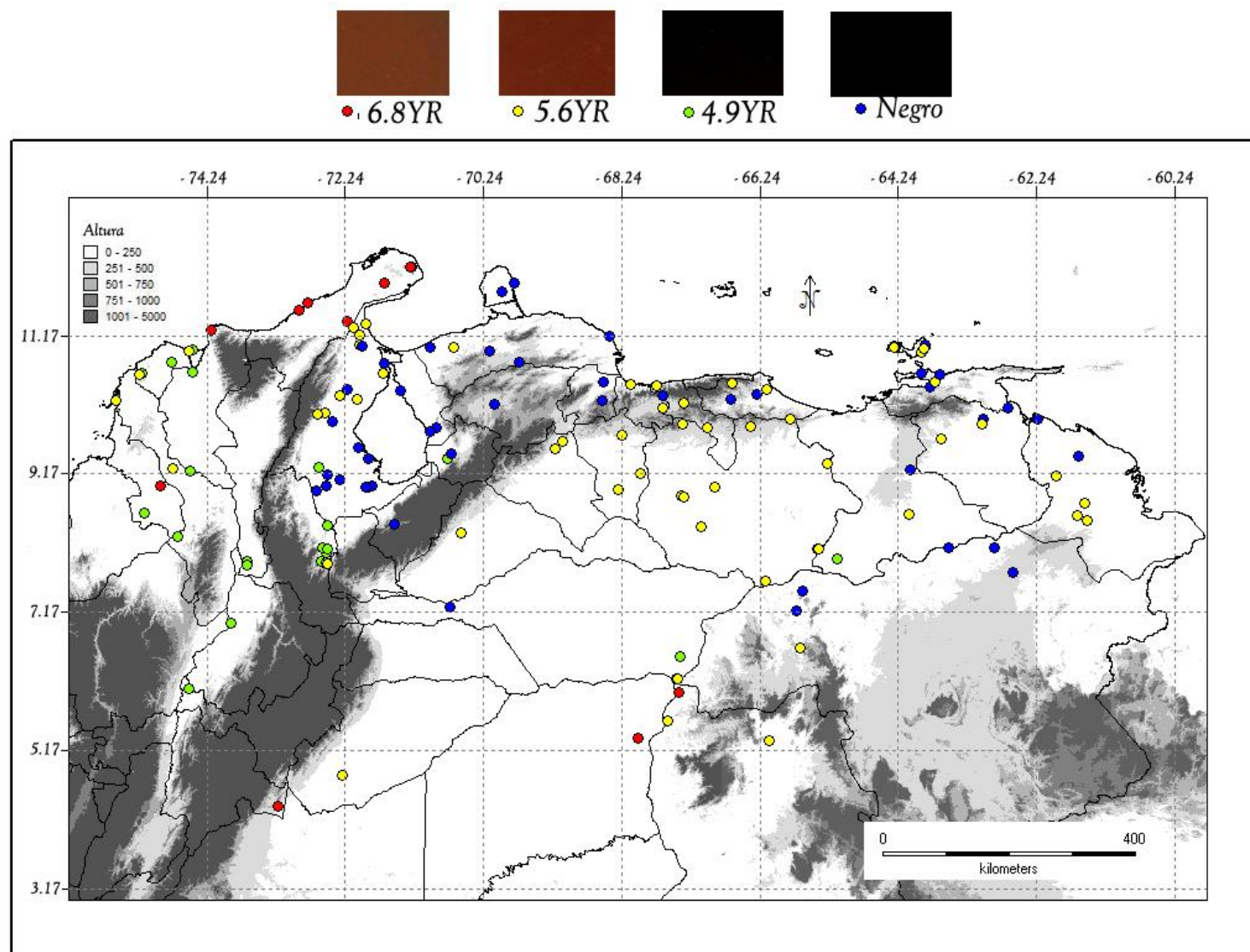


Figura 34. Mapa de la variación geográfica del color de la mancha que separa mejilla y nuca (MSMN).

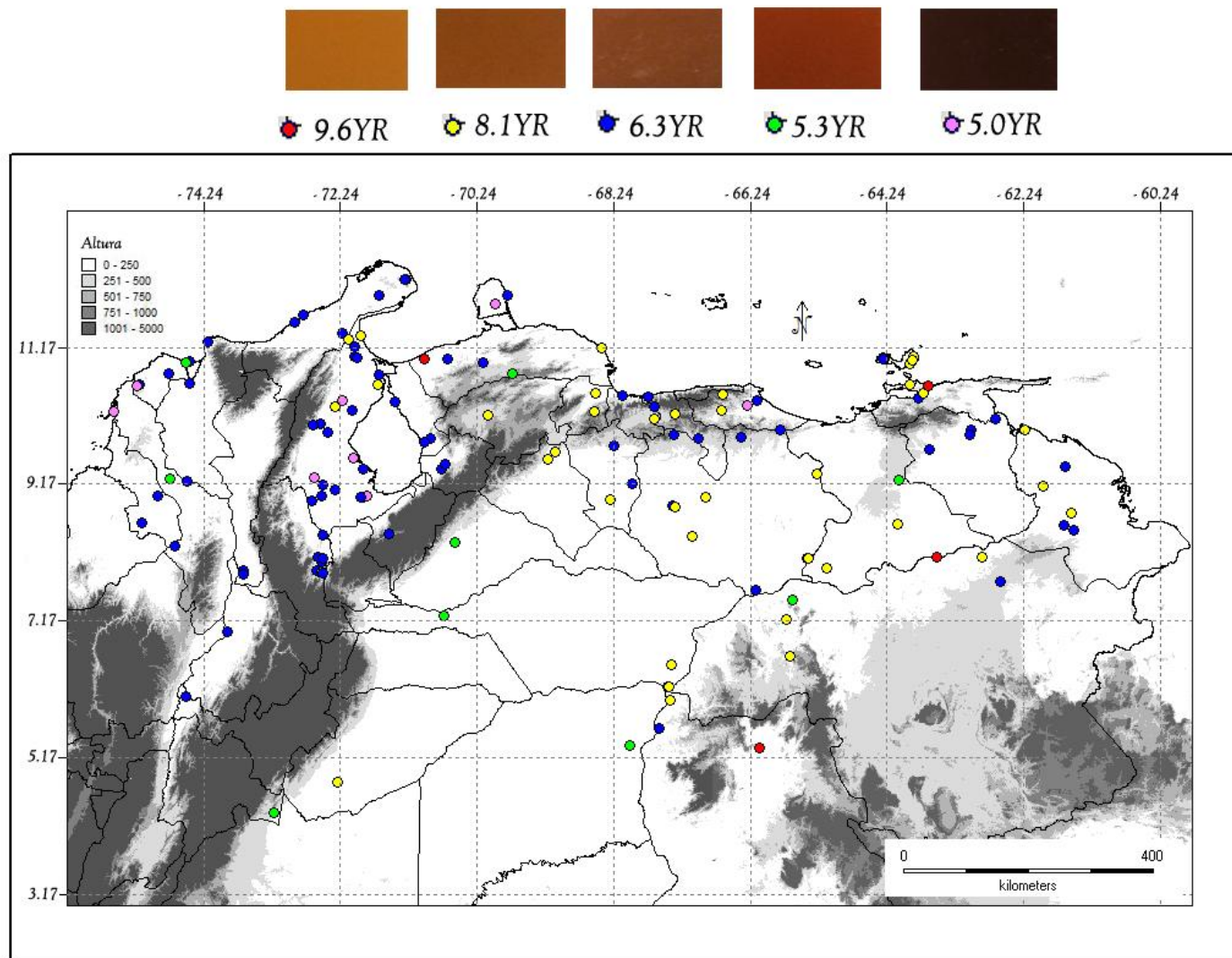


Figura 35. Mapa de la variación geográfica del color del cachete.

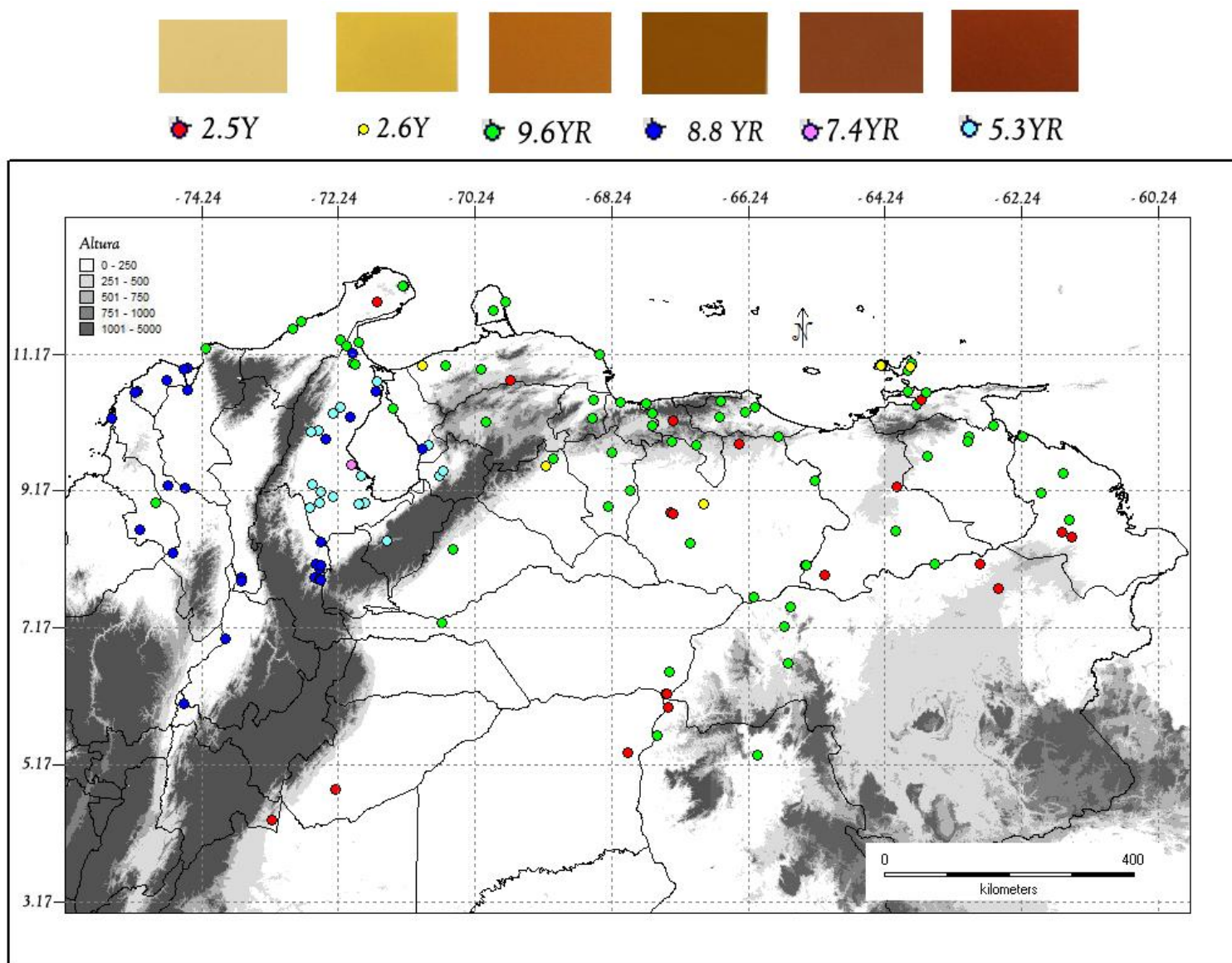


Figura 36. Mapa de la variación geográfica del color de la garganta.

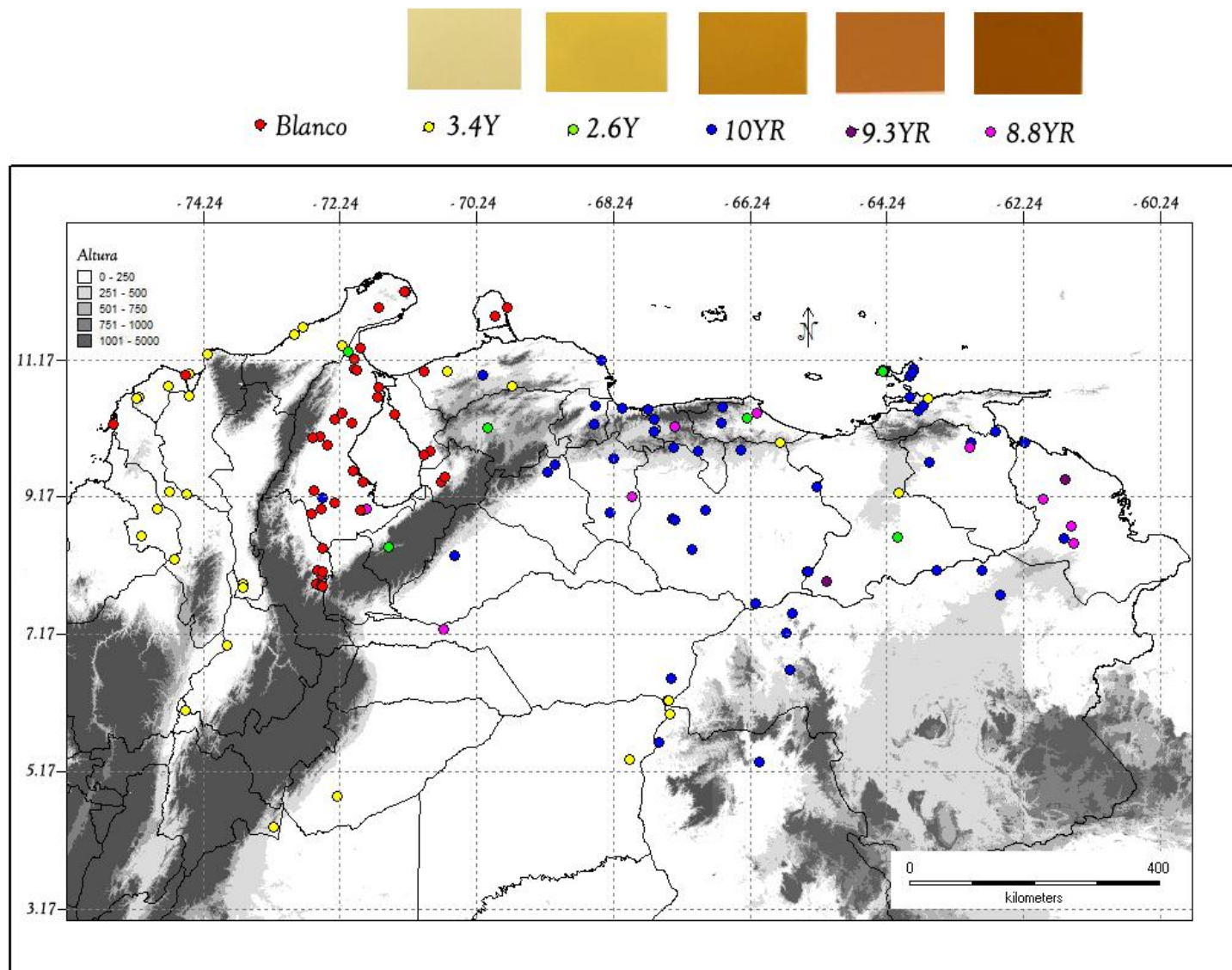


Figura 37. Mapa de la variación geográfica del color de la banda sobre la banda del pecho (BSBP).

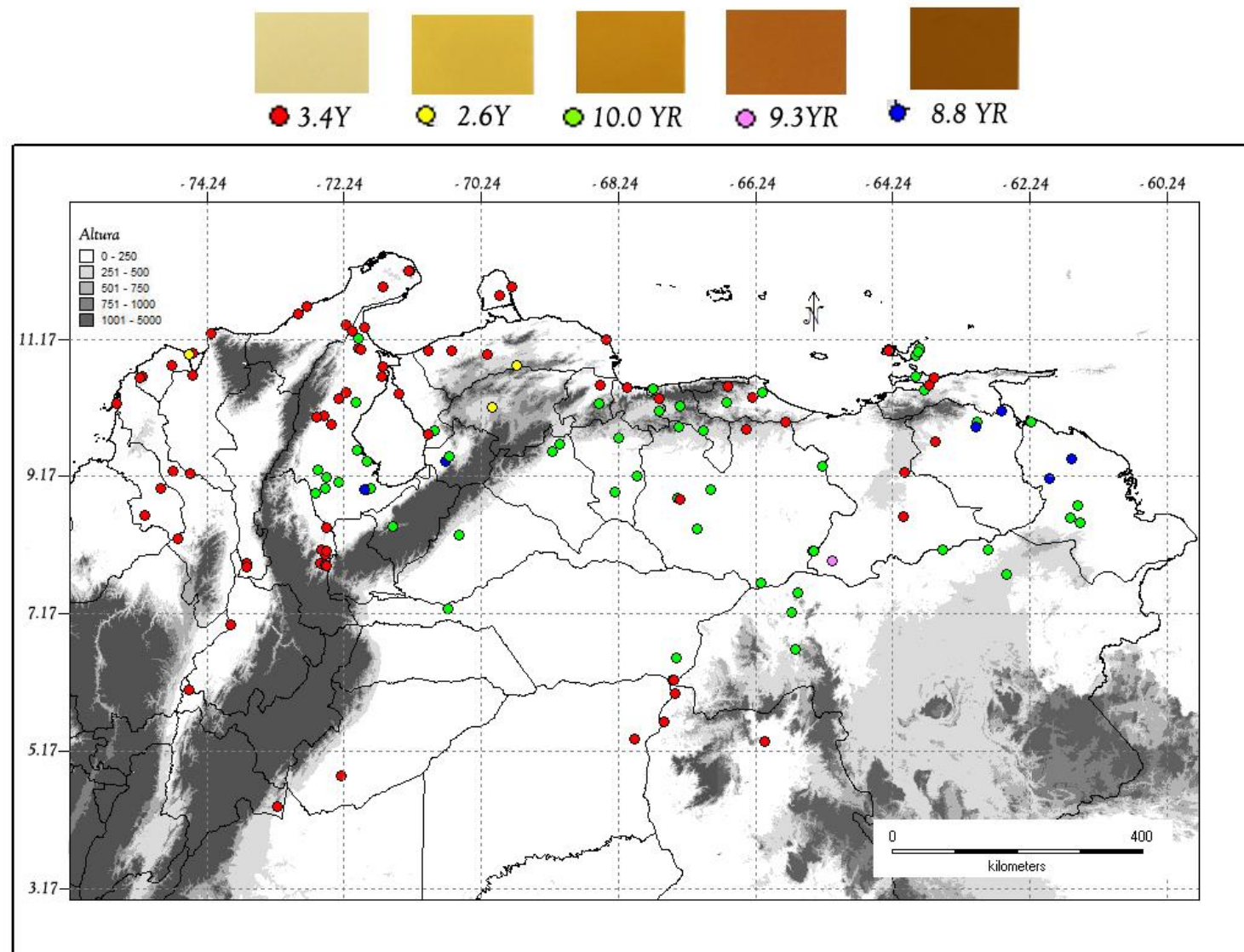


Figura 38. Mapa de la variación geográfica del color del vientre.

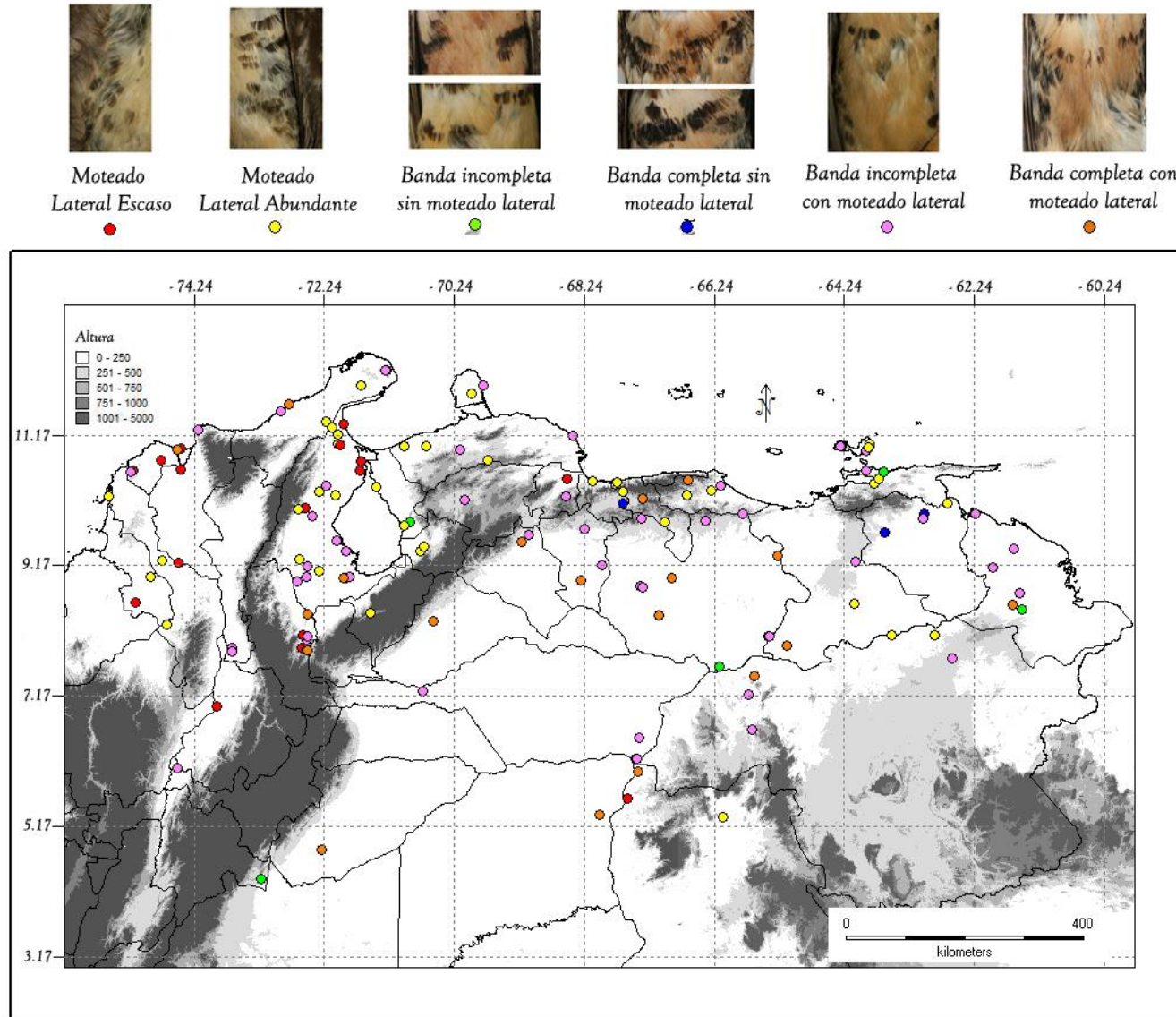


Figura 39. Mapa de la variación geográfica del patrón de color de las manchas del vientre.

b) Variación geográfica de cada variable de color asociada a las categorías taxonómicas.

Se describe la variación cuantificando los patrones observados en los mapas (Tabla. 8), considerando a todo Falcón como *striaticollis*, aunque *striaticollis* fue descrito para las localidades Dabajuro y Quisiro al Oeste de Falcón:

- Banda de la garganta: las subespecies *stoicus* y *bicinctus* se caracterizaron por tener bandas presentes y predominantemente oscuras, *striaticollis* presentó banda en la garganta pero caracterizadas por ser oscuras o claras. Las subespecies *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* se caracterizaron por tener ausencia de la banda de la garganta.
- Cachete: la mayoría de los ejemplares de las subespecies *stoicus*, *bicinctus* y *striaticollis* presentaron una coloración menos roja en el cachete que las subespecies *decolor*, *ruficollis* y *coloratus*.
- Mancha que separa mejilla y nuca: las subespecies *stoicus* y *bicinctus* presentaron frecuencias más altas para colores menos rojos y las subespecies *striaticollis*, *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* presentaron frecuencias más altas para colores más rojos o negro.
- Borde distal de las plumas del pecho: la subespecie *stoicus* presentó igual frecuencia para ambas características (borde claro y borde negro), mientras que *bicinctus* presentó mayor cantidad de plumas con borde claro en la banda del pecho. En las subespecies *striaticollis*, *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* predominantemente se encontró que estas plumas no tenían borde.

- Garganta: las subespecies *stoicus*, *bicinctus*, *striaticollis* y *decolor* presentaron frecuencias más altas para colores menos rojos y las subespecies *ruficollis* y *coloratus* presentaron frecuencias más altas para colores más rojos; sin embargo, en *coloratus* y *ruficollis* se encontró más variación en la característica encontrándose en ambas subespecies dos máximos de mayor frecuencia, presentando una tonalidad intermedia de rojo y una tonalidad intensa de rojo.
- Banda sobre la banda del pecho (BSBP): las subespecies *stoicus*, *bicinctus* y *striaticollis* presentaron frecuencias más altas para colores más rojos y las subespecies *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* presentaron frecuencias más altas para colores menos rojos o blancos.
- Vientre: la subespecie *stoicus*, *bicinctus* y *coloratus* presentaron tonalidades rojas principalmente, aunque *coloratus* presentó más variación en esta característica. Las subespecies *striaticollis*, *decolor*, *ruficollis* presentaron tonalidades menos rojas.
- Borde distal de las plumas supracaudales (BPSC): las subespecies *coloratus*, *stoicus* y *bicinctus* presentaron variación de esta característica y las demás subespecies mostraron o tonalidades muy claras o rojas.
- Dorso: las subespecies *striaticollis*, *stoicus* y *bicinctus* presentaron dorsos con moteados abundantes, mientras que las subespecies *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* presentaron frecuencias similares de dorsos moderadamente y abundantemente moteados.
- Corona y nuca: las subespecies *stoicus*, *bicinctus* y *striaticollis* presentaron frecuencias altas para el moteado moderado y abundante, mientras que las subespecies *decolor*, *ruficollis* y *coloratus* presentaron mucha variación en esta característica.

Tabla 8. Frecuencia de aparición de cada categoría (%) asociado a las subespecies. En color se muestran las frecuencias mayores al 10%.

		Categoría	<i>stoicus</i> (n=8)	<i>bicinctus</i> (n=89)	<i>striatocollis</i> (n=11)	<i>decolor</i> (n=27)	<i>ruficollis</i> (n=48)	<i>coloratus</i> (n=37)
Banda de la garganta		Ausente				100	100	100
		Banda presente clara		1	73			
		Banda presente oscura	100	99	27			
Cachete		9.6YR		3	9			
		8.1YR	88	51	36	15	2	
		6.3YR	12	36	46	78	79	92
		5.3YR		9	9		11	3
		5.0YR		1		7	8	5
MSMN		6.8YR		4		26	4	
		5.6YR	88	57	18	26	29	11
		4.9YR		3			44	38
		Negro	12	36	82	48	23	51
BDPBP		Sin borde	50	38	73	85	98	95
		Con borde claro	50	62	27	15	2	5
Garganta		2.5Y	13	20	9	7		
		2.6Y	24	3	9			
		9.6YR	63	75	64	78	6	
		8.8YR		2	18	11	73	41
		7.4YR					2	
		5.3YR				4	19	59

Tabla 8 (Cont.)

		Patrón	<i>stoicus</i> (n=8)	<i>bicinctus</i> (n=89)	<i>striaticollis</i> (n=11)	<i>decolor</i> (n=27)	<i>ruficollis</i> (n=48)	<i>coloratus</i> (n=37)
BSBP		Blanco			9	81	48	86
		3.4Y		11	36	15	50	5
		2.6Y	12	3		4		3
		10YR	88	64	55		2	3
		9.3YR		2				
		8.8YR		20				3
Vientre		3.4Y	25	28	82	96	79	41
		2.6Y		2	9		6	
		10YR	75	65	9	4	15	48
		9.3YR		1				
		8.8YR		4				11
BPSC		3.4Y	13	32	36	48	13	8
		2.6Y	13	1				
		9.6YR	61	55	64	48	81	51
		8.8YR	13	10			4	19
		5.3YR		2		4	2	22
Dorso		Escaso		1		11		8
		Moderado	12	10	27	19	52	32
		Abundante	88	89	73	22	48	60
Corona y Nuca		Ausente		1	9	48	27	40
		Escaso				11	10	22
		Moderado	25	20		19	44	8
		Abundante	75	79	91	22	19	30

La última comparación univariada en esta sección se realizó utilizando solo las variables transformadas a escala lineal, utilizando la prueba de Kruskal Wallis (Tabla. 9). Se puede ver que se acepta la diferencia entre *ruficollis* y *bicinctus* en casi todas las variables evaluadas con excepción del borde distal de las plumas supracaudales. Se separa a *stoicus* de *bicinctus* por el color del cachete, pero no se pueden separar *decolor* de la Guajira de los *decolor* presentes en la Península de Paraguaná.

Tabla 9. Resultados de la comparación univariada entre diferentes taxa en *Hypnelus* (prueba Kruskal-Wallis, ●=p<0,05).

Variable	<i>stoicus</i> vs. <i>bicinctus</i>	<i>decolor</i> (d) vs <i>decolor</i> (Paraguaná) (p)	<i>ruficollis</i> (continente) vs <i>bicinctus</i> (continente)
Cachete	● 0,014	0,303	● 1,77E-8
Mancha que separa mejilla y nuca	0,319	0,119	● 0,026
Garganta	0,642	0,755	● 2,31E-22
Banda sobre la banda del pecho	0,479	0,435	● 7,79E-30
Ventre	0,979	0,876	● 2,06E-7
Borde distal de las plumas supracaudales	0,632	0,803	0,069
Moteado del dorso	0,958	0,492	● 6,57E-7
Moteado de corona y nuca	0,875	0,731	●1,98E-15

Al evaluar de manera multivariada la diferencia entre las especies *Hypnelus ruficollis* e *H. bicinctus* y la relación de *striaticollis* con ambas se encuentra que *ruficollis* y *bicinctus* se pueden separar claramente (Fig. 40) pero la subespecie *striaticollis* queda como una forma intermedia entre *ruficollis* y *bicinctus*. En el análisis de agrupamiento un grupo de los ejemplares *striaticollis* se agrupa con los *ruficollis* y otro grupo con los *bicinctus* (Fig. 41). Como los individuos provenientes de Falcón oriental no han sido asignados a ninguna subespecie se identificaron como una categoría aparte en los análisis y se encontró que dichos ejemplares quedaron agrupados con *bicinctus* tanto en el DCA como en el fenograma (Figs.40 y 41).

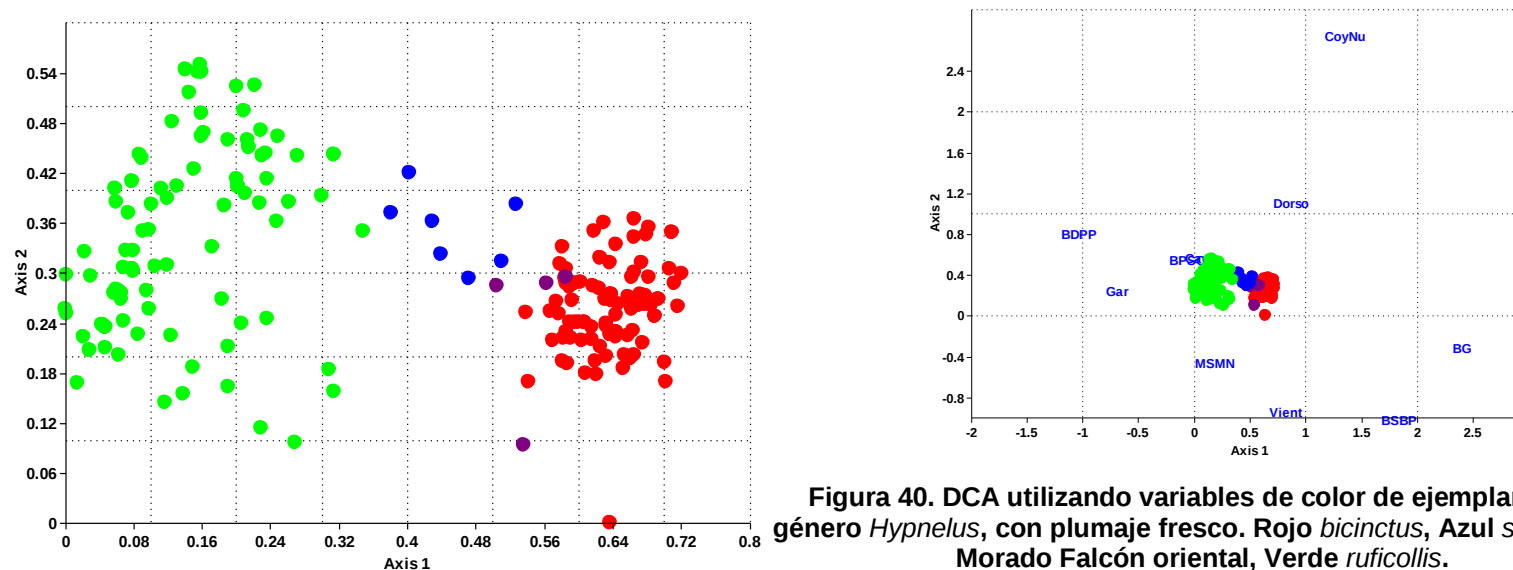


Figura 40. DCA utilizando variables de color de ejemplares del género *Hypnelus*, con plumaje fresco. Rojo *bicinctus*, Azul *striaticollis*, Morado Falcón oriental, Verde *ruficollis*.

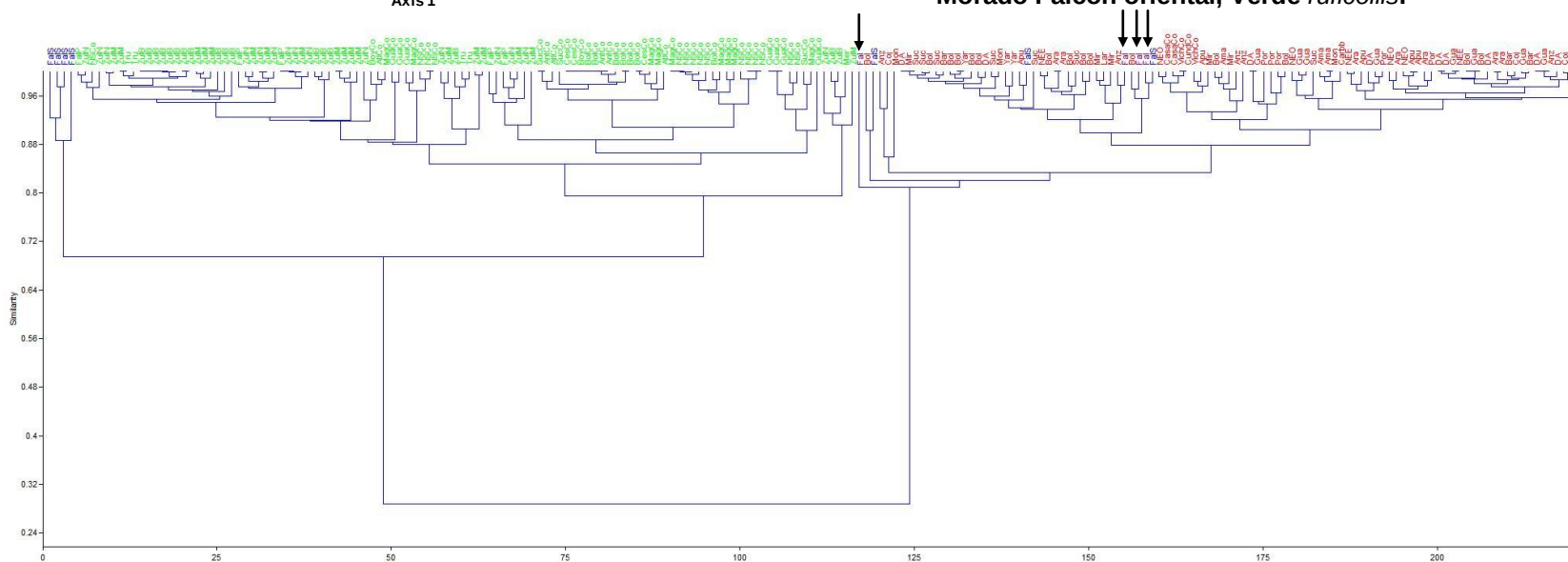


Figura 41. Fenograma realizado con las variables: MSMN, cachete, BG, BDPP, garganta, BSBP, vientre, BPSC y corona y nuca, con un análisis de cluster con UPGMA y correlación, coeficiente de correlación 0,9152; Rojo *bicinctus*, Verde *ruficollis*, se señala con una flecha negra a Falcón oriental y Azul *striaticollis*.

Al observar los mapas para cada variable se puede notar que las dos zonas geográficas con mayor variabilidad en patrones de coloración fueron: la Cuenca del Lago de Maracaibo y el estado Falcón.

Al evaluar la Cuenca del Lago de Maracaibo en intervalos de 1° de latitud de sur a norte (Fig. 42) mediante frecuencias de aparición se observan los siguientes patrones (Tabla 10):

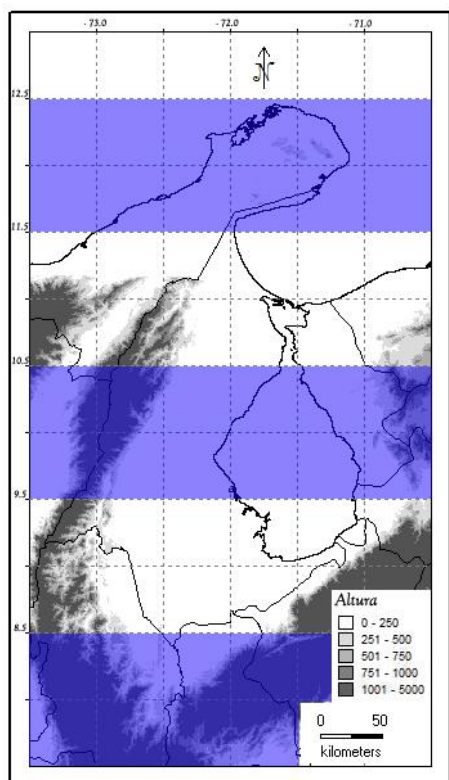


Figura 42. Intervalos evaluados en la CLM.

- Mancha que separa la mejilla y la nuca: los ejemplares en el intervalo de 11,5° a 12,5° presentaron la mancha más clara; los ejemplares de 9,5° a 11,5° se pudieron separar en dos grupos, uno con la mancha con color 5,6YR y otro grupo con mancha negra; los ejemplares de 8,5° a 9,5° presentaron la mancha color negro en mayor proporción mientras que los ejemplares de 7,5° a 8,5° presentaron la mancha principalmente color sepia (4,9YR).

- Garganta: los ejemplares en el intervalo de 11,5° a 12,5° presentaron la garganta más clara observándose

dos grupos, uno color arena (2,5Y) y otro con tonalidades rojas (9,6YR); los ejemplares de 10,5° a 11,5° presentaron

la garganta con tonalidades rojas intermedias (9,6YR y 8,8YR); los ejemplares de 9,5° a 10,5°, uno con tonalidades rojas intermedias (8,8YR) y otro con tonalidades de rojo más intensas (5,3YR); los ejemplares de 8,5° a 9,5° presentaron la garganta color 5,3YR en su totalidad mientras que los ejemplares de 7,5° a 8,5° presentaron la garganta principalmente con tonalidades rojas intermedias (8,8YR).

- Vientre: los ejemplares de 10,5° a 12,5° y de 7,5° a 8,5° presentaron principalmente tonalidades claras con menos rojo, mientras que los ejemplares de 9,5° a 10,5° presentaron dos grupos, uno con tonalidades menos rojas y otro con tonalidades con más rojo; los ejemplares de 8,5° a 9,5° presentaron principalmente tonalidades con más rojo.
- Dorso: varió de moderado a abundante en todos los intervalos, siendo principalmente moderado en los intervalos de 9,5° a 10,5° y de 11,5° a 12,5°, encontrándose proporciones similares de moderado y abundante en los intervalos de 8,5° a 9,5° y de 10,5° a 11,5° y siendo principalmente abundante en el intervalo de 7,5° a 8,5°.
- Corona y nuca: muy variable en la cuenca del Lago de Maracaibo pero encontrándose por lo menos la mitad de los ejemplares en cada intervalo con moteado ausente de 8,5° a 12,5°, y principalmente con moteado abundante de 7,5° a 8,5°.

Tabla 10. Frecuencia de aparición de cada patrón (%) asociado a cada intervalo de latitud en la CLM. En color se muestran las frecuencias mayores al 10%.

		Patrón	7,5° a 8,5° (n=16)	8,5° a 9,5° (n=21)	9,5° a 10,5° (n=18)	10,5° a 11,5° (n= 16)	11,5° a 12,5° (n= 6)
MSMN		6,8YR				6,00	100,0
		5,6YR	19,00	5,00	39,00	38,00	
		4,9YR	75,00	10,00			
		Negro	6,00	85,00	61,00	56,00	
Garganta		2,5Y					33,00
		2,6Y					
		9,6YR			6,00	75,00	67,00
		8,8YR	94,00		38,00	19,00	
		7,4YR			6,00		
		5,3YR	6,00	100,00	50,00	6,00	

Tabla 10 (Cont.).

		Patrón	7,5° a 8,5° (n=16)	8,5° a 9,5° (n=21)	9,5° a 10,5° (n=18)	10,5° a 11,5° (n= 16)	11,5° a 12,5° (n= 6)
Vientre		3,4Y	94,00		61,00	94,00	100,0
		2,6Y					
		10YR	6,00	81,00	39,00	6,00	
		9,3YR					
Dorso		Escaso		14,00		6,00	
		Moderado	25,00	38,00	72,00	56,00	100,0
		Abundante	75,00	48,00	28,00	38,00	
Corona y Nuca		Ausente	13,00	62,00	50,00	43,00	50,00
		Escaso	19,00	24,00	22,00	19,00	
		Moderado		14,00	22,00	19,00	17,00
		Abundante	69,00		6,00	19,00	33,00

Al realizar los análisis multivariados con estas variables no fue posible separar o agrupar a los distintos intervalos (Figs. 43 y 44). Se puede observar que la mayoría de los ejemplares del intervalo que se encuentra más al sur (7,5° a 8,5°) están más asociados a algunos de los de los intervalos más al norte (10,5° a 12,5°).

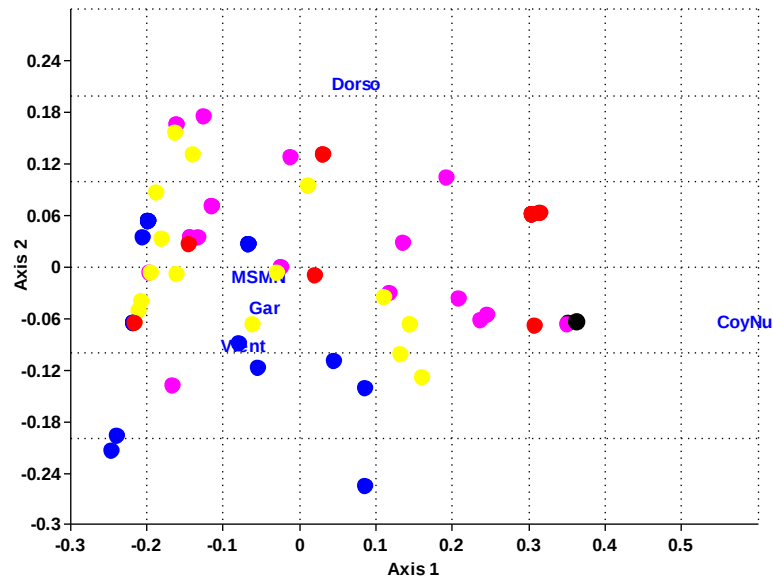


Figura 43. CA de las subespecies de *Hypnelus ruficollis*, con plumaje fresco, pertenecientes a la Cuenca del Lago de Maracaibo, divididos en intervalos de Latitud: Rojo de 7,5° a 8,5°, Azul de 8,5° a 9,5°, Amarillo de 9,5° a 10,5°, rosado de 10,5° a 11,5° y Negro de 11,5° a 12,5°.

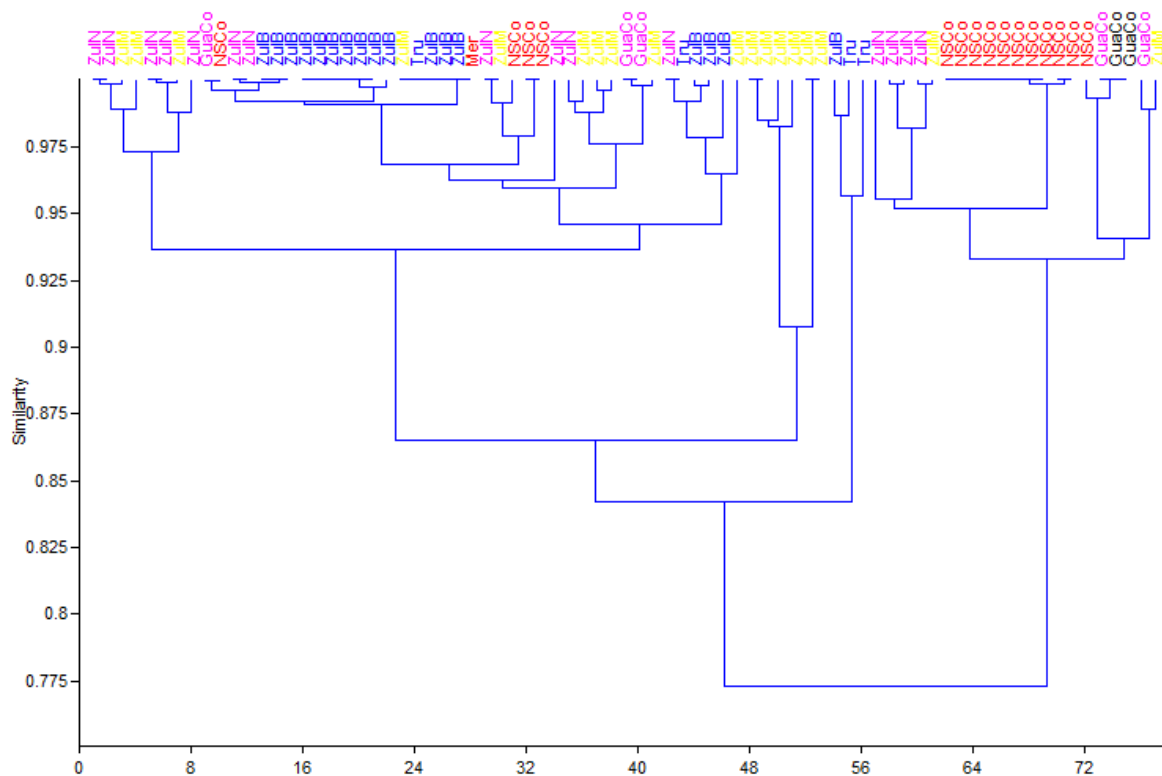


Figura 44. Fenograma realizado con las variables: MSMN, garganta, vientre, dorso y corona y nuca. Realizado con un análisis de agrupamiento utilizando el algoritmo UPGMA y correlación, coeficiente de correlación = 0.79. se incluyeron las subespecies de *Hypnelus ruficollis*, con plumaje fresco, pertenecientes a la cuenca del Lago de Maracaibo, divididos en intervalos de Latitud: Rojo de 7,5° a 8,5°, Azul de 8,5° a 9,5°, Amarillo de 9,5° a 10,5°, rosado de 10,5° a 11,5° y Negro de 11,5° a 12,5°.

Para evaluar el gradiente longitudinal (oeste-este) del estado Falcón-Zulia que incluye a la subespecie *striaticollis* y las poblaciones de Falcón Oriental, se dividió en intervalos de un grado (Fig. 45) y se incluyeron los ejemplares en muda, más no los gastados, debido al bajo número de ejemplares disponibles para la comparación. Como se puede observar en la Tabla 11 parecería que la mayoría de las variables siguen un gradiente. La variable banda de la garganta que es utilizada como carácter diagnóstico para la subespecie *striaticollis* sigue un gradiente variable desde una banda clara al oeste a una banda oscura al este (Fig. 46). En el análisis de correspondencia y en el análisis de agrupamiento (cluster) (Figs. 47 y 48) se puede observar que Falcón occidental (*striaticollis*) y Falcón oriental forman un solo grupo, aunque representan extremos diferentes.

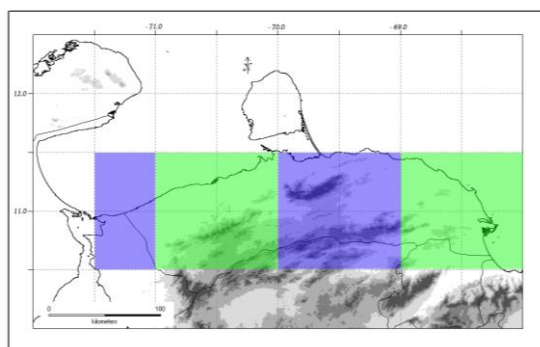


Figura 45. Intervalos evaluados en el transecto Falcón – Zulia.

Tabla 11. Frecuencia de aparición de cada patrón (%) asociado a cada intervalo de longitud en Falcón. En color se muestran las frecuencias mayores al 10%.

		Patrón	-71,5 a -71,01° (n=3)	-71,0° a -70,01° (n=7)	-70,0° a -69,01° (n=5)	-69,0° a -68,0° (n=4)
Banda de la garganta		Banda presente clara 1	100,0	28,57		
		Banda presente clara 2		71,43	20,00	25,00
		Banda presente oscura 1				25,00
		Banda presente oscura 2			80,00	25,00
		Banda presente oscura 3				25,00

Tabla 11. (Cont.)

		Patrón	-71,5° a -71,01° (n=3)	-71,0° a -70,01° (n=7)	-70,0° a -69,01° (n=5)	-69,0° a -68,0° (n=4)
Cachete		9,6YR	33,00			
		8,1YR	67,00	42,86	20,00	50,00
		6,3YR		57,14	60,00	25,00
		5,3YR				
		5,0YR			20,00	25,00
BDPBP		Sin borde	100,0	71,43	60,00	75,00
		Con borde claro		28,57	40,00	25,00
Garganta		2,5Y				25,00
		2,6Y	33,00			
		9,6YR	67,00	71,43	100,0	75,00
		8,8YR		28,57		
		7,4YR				
		5,3YR				
BSBP		Blanco	67,00			
		3,4Y	33,00	42,86	20,00	
		2,6Y				
		10YR		57,14	80,00	100,0
		9,3YR				
		8,8YR				
BPSC		3,4Y	67,00	28,57	60,00	25,00
		2,6Y				
		9,6YR	33,00	71,43	40,00	50,00
		8,8YR				25,00
		5,3YR				
Dorso		Escaso				
		Moderado		28,57	40,00	75,00
		Abundante	100,0	71,43	60,00	25,00

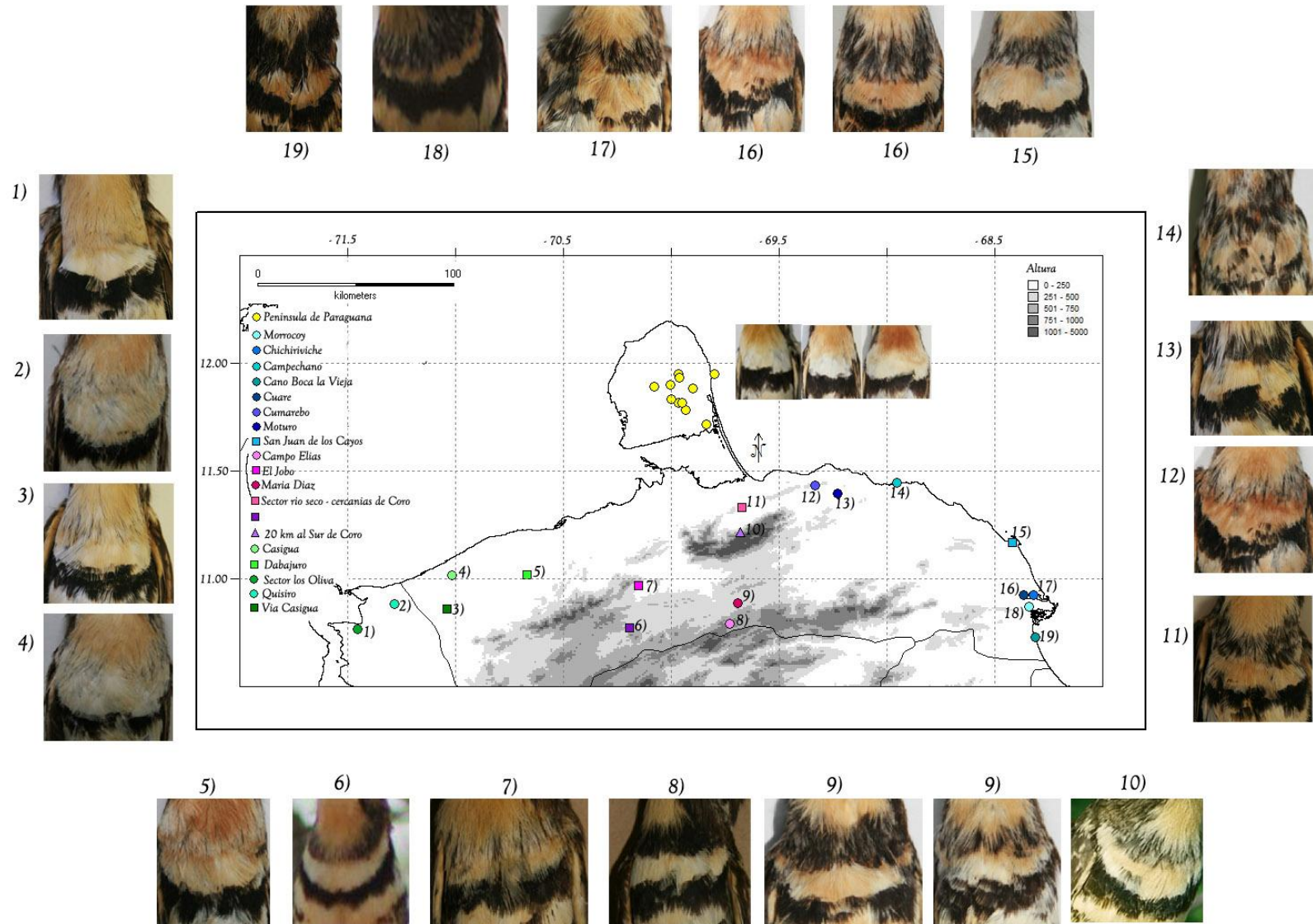


Figura 46. Variación de la variable banda de la garganta en el transecto Falcón - Zulia

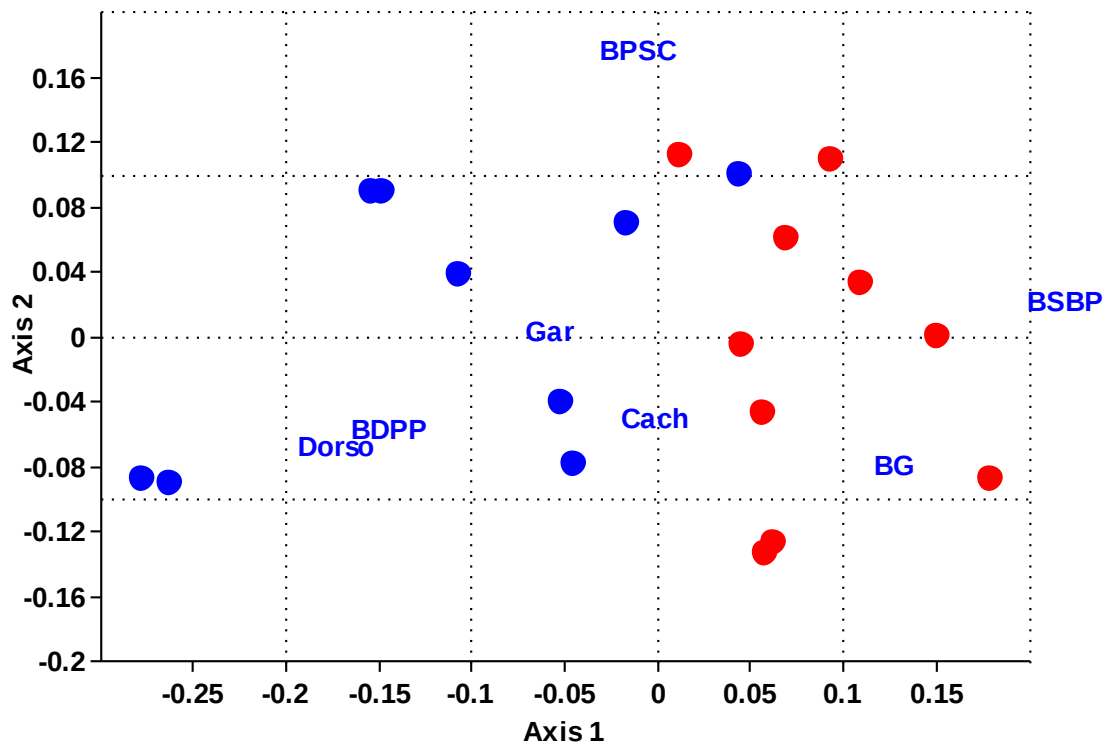


Figura 47. CA con los ejemplares de Falcón: en azul Falcón occidental (*striaticollis*) y en rojo Falcón oriental.

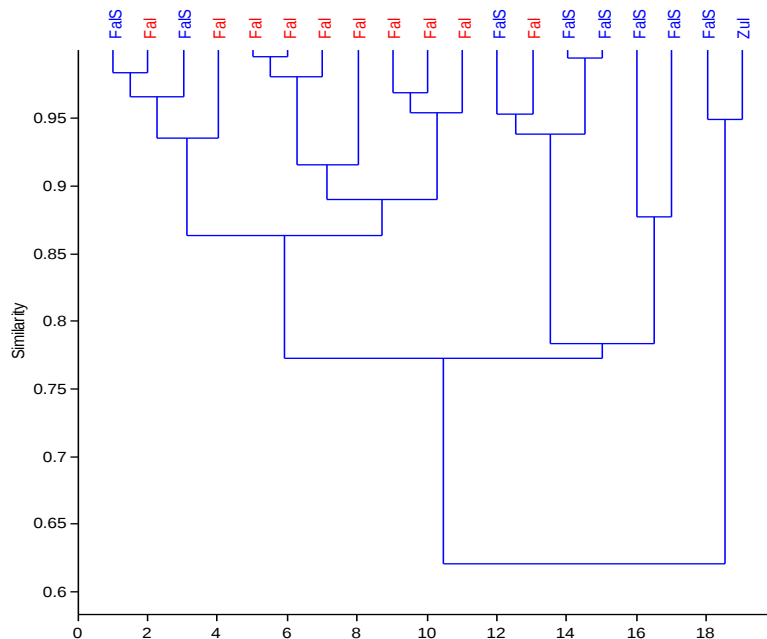


Figura 48. Fenograma realizado con las variables: MSMN, cachete, BG, BDPP, garganta, BSBP, vientre, BPSC y corona y nuca, con un análisis de agrupamiento, realizado con el algoritmo UPGMA y correlación; coeficiente de correlación = 0,7585.

c) Variación de color asociada al ambiente.

El patrón de variación de intensidad de color en las poblaciones de *ruficollis* de la Cuenca del Lago de Maracaibo, que se repite en ambos lados de la Cuenca del Lago, reflejando poblaciones disyuntas de *ruficollis* y *decolor*, nos permitió explorar su ajuste a los gradientes de humedad y variaciones en precipitación presentes en dirección sur-norte de dicha región (Fig. 49).

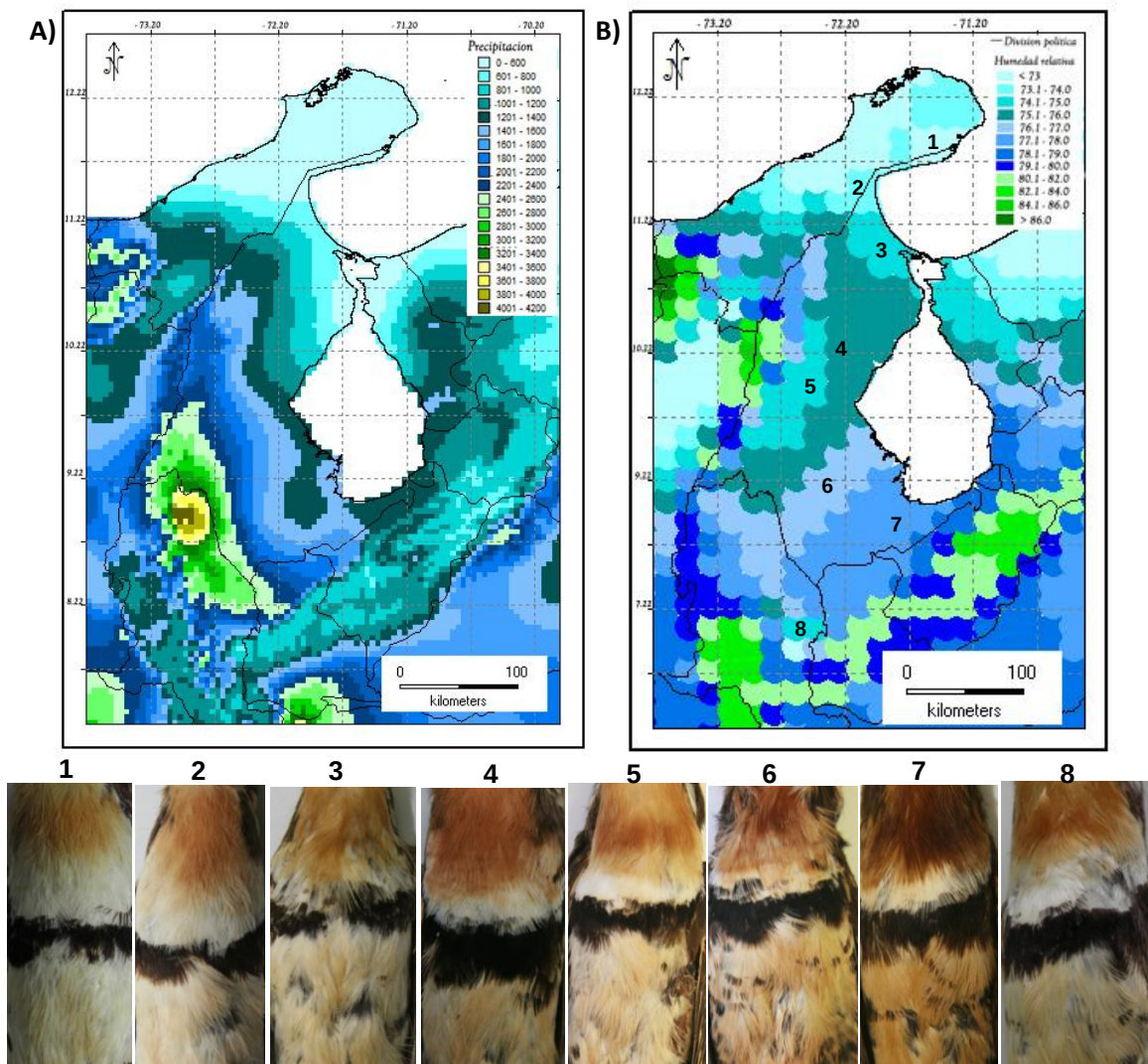


Figura 49. A) Mapa de Precipitación de la CLM, B) Mapa de Humedad relativa de la CLM. Los números señalan las intensidades de color de la garganta encontradas en esas zonas mostradas en las imágenes de los ejemplares.

El análisis se realizó con las variables que mostraron variación geográfica y que se utilizaron en los análisis de agrupamiento. El análisis mostró una correlación positiva de la humedad con las variables de intensidad de color de la mancha que separa mejilla y nuca (MSMN), garganta y vientre, explicando, la humedad, entre el 22 y el 53,8% de la varianza de color asociada a dichas tres variables (la correlación con la precipitación fue menor: Tabla 12 y Fig. 50)

Tabla 12. Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones *ruficollis* de la Cuenca del Lago de Maracaibo (n=74) y la humedad y precipitación promedio anual. Se incluyeron ejemplares en plumaje fresco, machos y hembras. Con se muestran los valores $r \geq 0.5$ y con ▲ $p < 0.05$.

		MSMN	Garganta	Ventre	Dorso	CoyNu
Humedad relativa promedio anual	r	0,475	0,733	0,725	0,047	-0,209
	p	▲ 0,000	▲ 0,000	▲ 0,000	0,694	0,073
Precipitación anual	r	0,365	0,592	0,409	0,287	0,062
	p	▲ 0,001	▲ 0,000	▲ 0,000	▲ 0,013	0,599

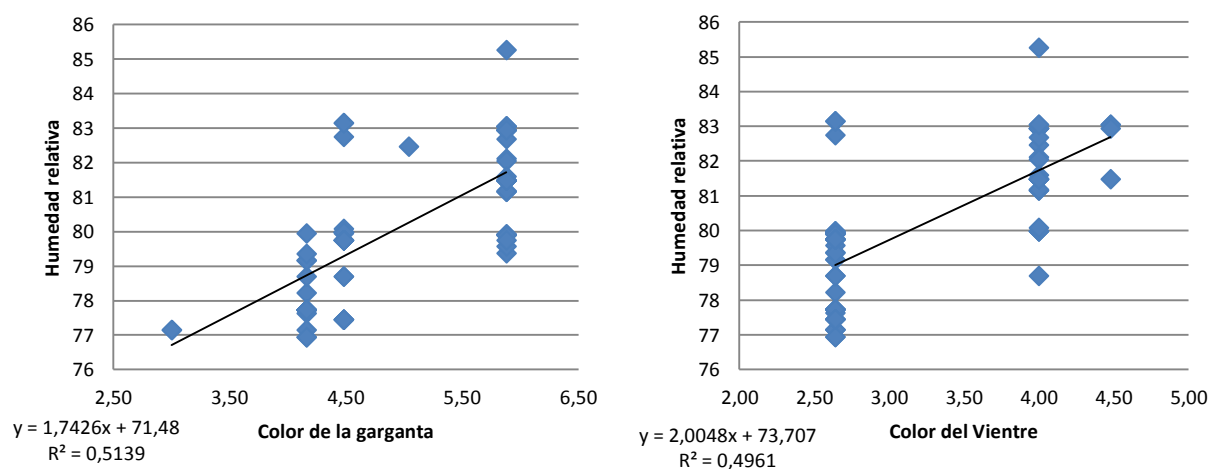


Figura 50. Humedad relativa vs las variables de color garganta y vientre. La humedad relativa en % y el color según la escala lineal descrita en el texto (Métodos).

Al evaluar no solo los ejemplares de la Cuenca del Lago de Maracaibo, sino también incluir los ejemplares de Colombia, baja el valor de correlación (ninguno de los valores de r superan el valor de 0,5; Tabla 13). Al evaluar solo a los ejemplares de Colombia no se observó una correlación de la humedad con ninguna de las variables; solo se encontró una correlación de las variables: cachete, mancha que separa mejilla y nuca y la banda superior a la banda del pecho (BSBP) con la precipitación (Tabla 14).

Tabla 13. Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones *ruficollis* de la Cuenca del Lago de Maracaibo y Colombia (n=104) y la humedad y precipitación promedio anual. Se incluyeron ejemplares en plumaje fresco, machos y hembras. Con $\blacktriangle$ se muestran los valores $r \geq 0,5$ y con $\blacktriangle$ $p < 0,05$.

		cachete	MSMN	BG	Garganta	BSBP	Vientre	BPSC	Dorso	CoyNu
Humedad relativa promedio anual	r	0,232	0,131	-0,048	0,399	0,306	0,295	0,178	0,108	0,031
	p	$\blacktriangle$ 0,021	0,197	0,640	$\blacktriangle$ 0,000	$\blacktriangle$ 0,002	$\blacktriangle$ 0,003	0,077	0,289	0,764
Precipitación anual	r	0,041	0,306	-0,149	0,446	0,173	0,200	0,208	0,322	0,061
	p	0,685	$\blacktriangle$ 0,002	0,142	$\blacktriangle$ 0,000	0,087	$\blacktriangle$ 0,047	$\blacktriangle$ 0,038	$\blacktriangle$ 0,001	0,551

Tabla 14. Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones *ruficollis* de Colombia (n=30) y la humedad y precipitación promedio anual. Se incluyeron ejemplares en plumaje fresco, machos y hembras. Con $\blacktriangle$ se muestran los valores $r \geq 0,5$ y con $\blacktriangle$ $p < 0,05$.

		cachete	MSMN	BG	Garganta	BSBP	Vientre	BPSC	Dorso	CoyNu
Humedad relativa promedio anual	r	0,160	0,121	0,185	0,350	-0,300	0,258	0,359	-0,330	-0,135
	p	0,444	0,566	0,375	0,087	0,145	0,214	0,078	0,107	0,520
Precipitación anual	r	-0,453	0,397	-0,054	0,041	0,606	-0,412	-0,093	0,313	-0,304
	p	$\blacktriangle$ 0,023	$\blacktriangle$ 0,050	0,798	0,845	$\blacktriangle$ 0,001	0,041	0,658	0,128	0,139

El patrón de variación de intensidad de color en las poblaciones de *striaticollis* del estado Falcón nos permitió explorar su ajuste con los gradientes de humedad y variaciones en precipitación presentes en dirección este-oeste de dicha región (Fig. 51).

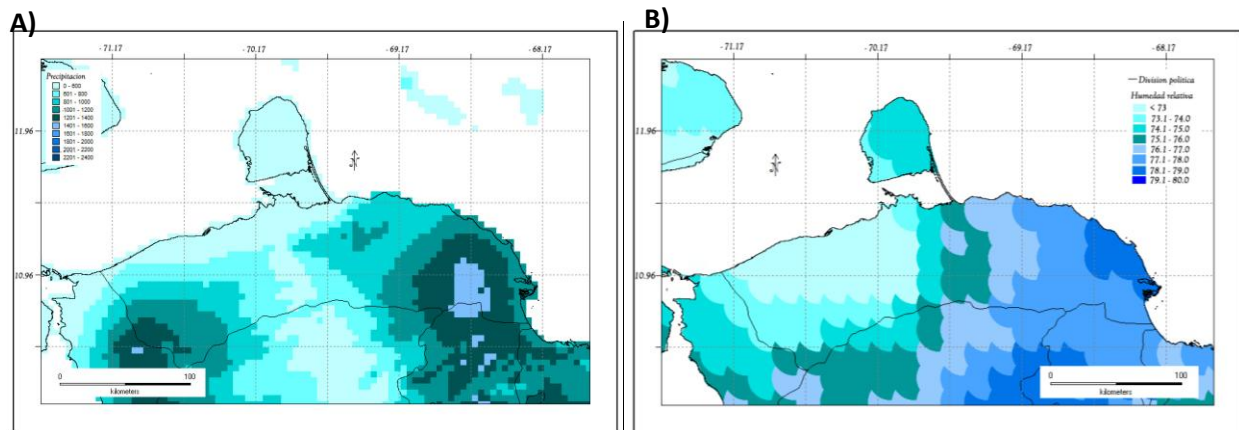


Figura 51. A) Mapa de Precipitación de Falcón, B) Mapa de Humedad relativa de Falcón.

Al evaluar la variación encontrada en los ejemplares del estado Falcón no se encontró una correlación significativa entre ninguna de las variables (Tabla 15), y solo se observó una correlación positiva en las poblaciones de *bicinctus* del cachete y la banda sobre la banda del pecho con la humedad (Tabla 16).

Tabla 15. Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones *striaticollis* de Falcón (n=10) y la humedad y precipitación promedio anual. Se incluyeron ejemplares en plumaje fresco, machos y hembras. Con $\blacktriangle$ se muestran los valores $r \geq 0,5$ y con $\blacktriangle$ $p < 0,05$.

		Cachete	BG	BDPP	Garganta	BSBP	BPSC	Dorso
Humedad relativa promedio anual	r	-0,014	0,523	0,593	-0,564	-0,021	-0,112	-0,080
	p	0,970	0,121	0,071	0,089	0,954	0,758	0,827
Precipitación anual	r	0,089	-0,163	-0,541	0,578	0,477	0,442	-0,215
	p	0,807	0,653	0,106	0,080	0,163	0,201	0,551

Tabla 16. Resultados de análisis de correlación de Spearman entre las variables de coloración asociadas a las poblaciones *bicinctus* (n=97) y la humedad y precipitación promedio anual. Se incluyeron ejemplares en plumaje fresco, machos y hembras. Con $\blacktriangle$ se muestran los valores $r \geq 0,5$ y con $\blacktriangle$ $p < 0,05$.

		cachete	MSMN	BG	Garganta	BSBP	Ventre	BPSC	Dorso	Co y Nu
Humedad relativa promedio anual	r	0,241	0,008	0,078	0,036	0,220	0,095	0,095	-0,028	-0,031
	p	$\blacktriangle$ 0,025	0,943	0,477	0,742	$\blacktriangle$ 0,041	0,382	0,385	0,795	0,779
Precipitación anual	r	0,042	-0,196	-0,079	-0,041	0,053	0,043	-0,023	0,015	0,064
	p	0,698	0,071	0,471	0,710	0,631	0,697	0,835	0,890	0,557

d) Variación Morfométrica.

Al utilizar pruebas multivariadas *Hypnelus bicinctus* e *H. ruficollis* no se diferenciaron a nivel morfométrico, al igual que la subespecie *striaticollis* (Figs. 52 y 53). Cuando se analizó a *Hypnelus bicinctus* e *H. ruficollis* por separado (incluyendo *striaticollis* en cada caso) no se observó diferenciación de *striaticollis* con ninguno de estos taxa (Figs. 54 y 57). En el caso de *ruficollis* (Figs. 54 y 55), los ejemplares representantes de las poblaciones de Colombia y Península de Paraguaná fueron los de mayor tamaño tanto hembras como machos. En *bicinctus* (Figs. 56 y 57), tanto hembras como machos, los ejemplares de la subespecie *stoicus* representaron un extremo de la variación (mayor tamaño), mientras que los ejemplares de Falcón oriental, Carabobo y Yaracuy (que también mostró variación en coloración) representaron el otro extremo de la variación (más pequeños). También se observó una diferencia en tamaño entre los ejemplares del este y el oeste de la Isla de Margarita, siendo los del este más parecidos en tamaño a los de continente, es decir, más pequeños.

Para evaluar la diferencia entre las subespecies y las poblaciones que resaltan por su tamaño en los análisis exploratorios se realizaron pruebas t de Student para cada variable. Como resultado de las pruebas t de Student se encontraron diferencias significativas entre la mayoría de las subespecies (Tabla 17). Para las variables en las que se encontraron diferencias significativas se aplicó la prueba de diagnosticabilidad, utilizando el índice de Patten y Unitt, 2002; regla del 75%: ver Métodos). Para realizar esta prueba se utilizaron las medias para las diferentes variables morfométricas obtenidas para cada taxón/población (Tabla 18). Solo se aceptó la diagnosticabilidad entre la forma *bicinctus* y la forma *stoicus* para la variable largo de cola ($Dbs = 0.85$) pero la prueba complementaria dió negativa, es decir, *stoicus* no es diagnosticable de *bicinctus*. Por lo que en conclusión, ninguna de las subespecies es diagnosticable por la regla del 75%.

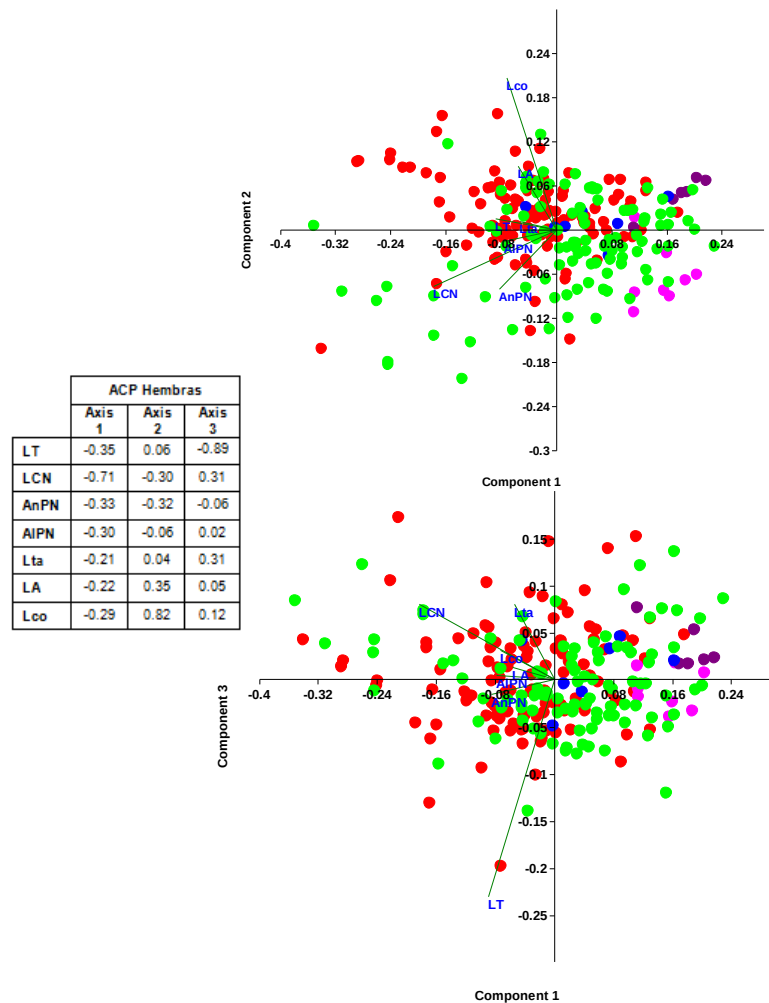


Figura 52. ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos Hembras, sin incluir variable LCE. Los colores representan: azul *striaticollis*, morado Falcón oriental, rosado Carabobo y Yaracuy, Rojo *-bicinctus*, Verde *ruficollis*. Porcentaje de varianza: componente 1: 51,1%, componente 2: 15,6%, componente 3: 11,4%.

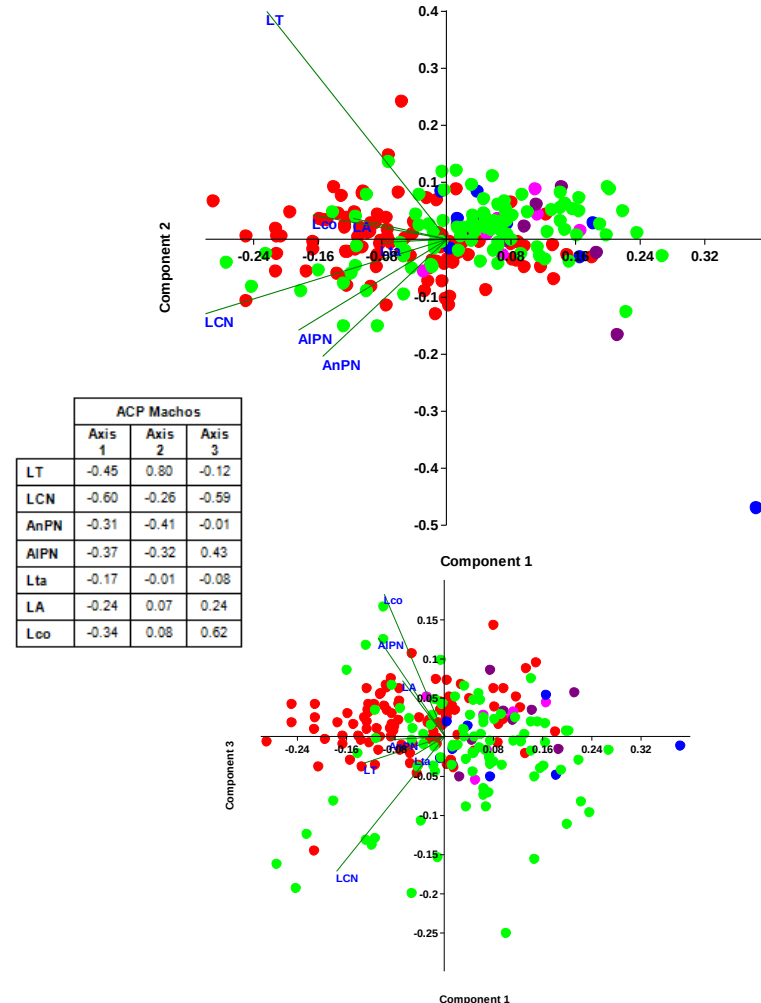


Figura 53. ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos Machos, sin incluir variable LCE. Los colores representan: azul *striaticollis*, morado Falcón oriental, rosado Carabobo y Yaracuy, Rojo *-bicinctus*, Verde *ruficollis*. Porcentaje de varianza: componente 1: 49,5%, componente 2: 16,4%, componente 3: 12,5%.

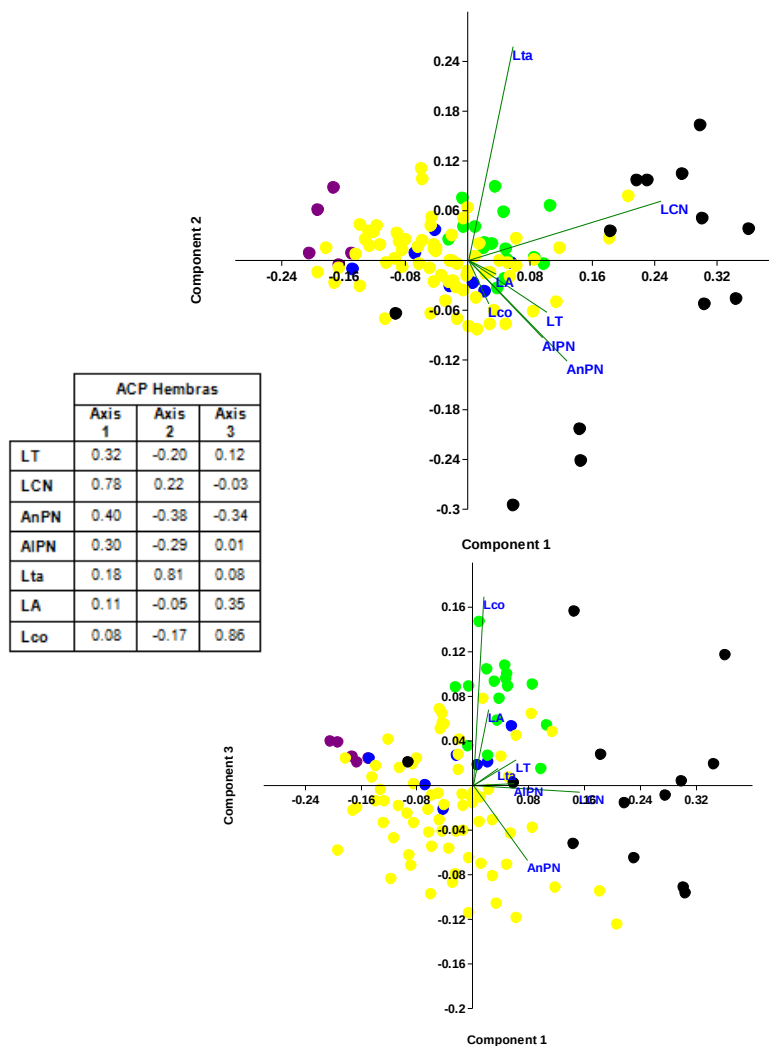


Figura 54. ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos Hembras *ruficollis*, sin la variable LCE. Los colores representan: verde- *decolor* Paraguaná, azul- *striaticollis*, morado Falcón oriental, amarillo -CLM, Negro -*ruficollis* Colombia. Porcentaje de varianza: componente 1: 52,1%, componente 2: 14%, componente 3: 13,3%.

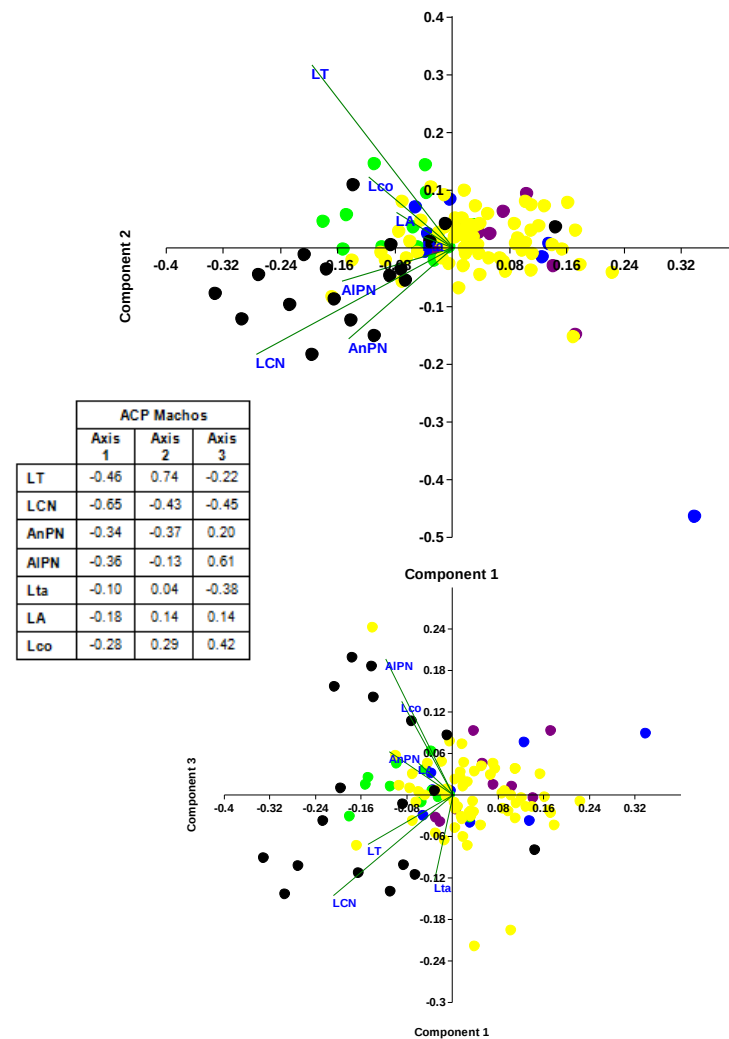


Figura 55. ACP con matriz de varianza - covarianza., eje 1 vs eje 2. Adultos Machos *ruficollis*, sin la variable LCE. Los colores representan: verde- *decolor* Paraguaná, azul- *striaticollis*, morado Falcón oriental, amarillo- CLM, Negro- *ruficollis* Colombia. Porcentaje de varianza: componente 1: 42,6%, componente 2: 19%, componente 3: 16%

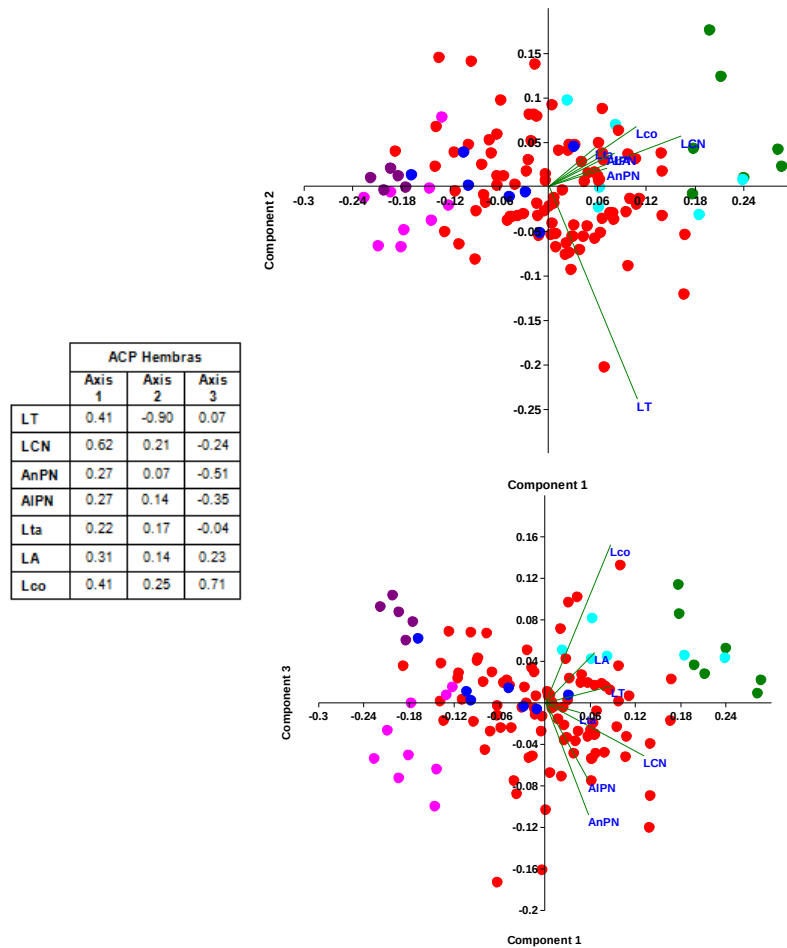


Figura 56. ACP con matriz de varianza covarianza. Adultos Hembras *bicinctus*, sin incluir variable LCE. Los colores representan: azul claro- *stoicus* (NEE), verde- *stoicus* (NEO), azul oscuro- *striaticollis*, morado- Falcón oriental, rosado- Carabobo y Yaracuy, rojo el resto de Venezuela y Colombia. Porcentaje de varianza: componente 1: 55,8%, componente 2: 14,9%, componente 3: 12,8%.

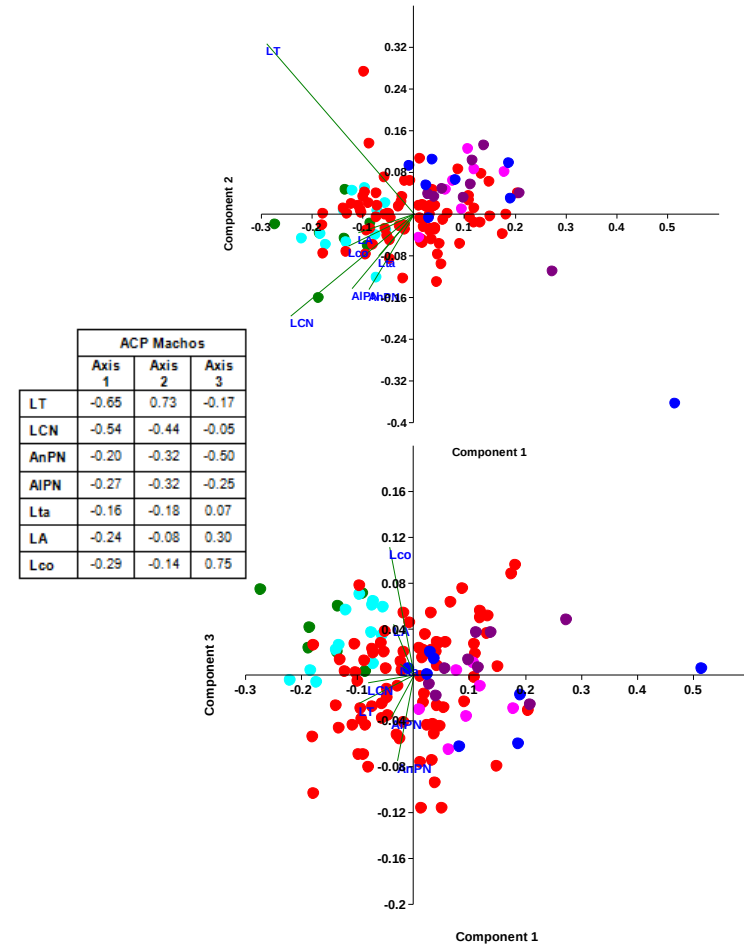


Figura 57. ACP con matriz de varianza - covarianza. Adultos Machos *bicinctus*, sin incluir variable LCE. Los colores representan: azul claro- *stoicus* (NEE), verde- *stoicus* (NEO), azul oscuro- *striaticollis*, morado- Falcón oriental, rosado- Carabobo y Yaracuy, rojo el resto de Venezuela y Colombia. Porcentaje de varianza: componente 1: 55,9%, componente 2: 20,3%, componente 3: 8,4%.

Tabla 17. Resumen de las pruebas t student y diagnosticabilidad, utilizando solo valores de las hembras (que mostraron más diferencias entre poblaciones que los machos), ● = subespecies que mostraron diferencias de medias en una prueba t de student ($p < 0,05$), ▲ = subespecies y poblaciones diagnosticables por la regla del 75%, índice de Patten y Unitt (2002) ($D \geq 0$). Los espacios en blanco son las comparaciones que no se pudieron realizar por falta de normalidad de los datos de *ruficollis*.

Variable	<i>stoicus</i> (s) vs. <i>bicinctus</i> (b)	<i>striaticollis</i> (st) vs. <i>bicinctus</i> (b)	<i>striaticollis</i> (st) vs. <i>decolor</i> (d)	<i>decolor</i> (d) vs. <i>ruficollis</i> (r) Venezuela	<i>decolor</i> (d) vs. <i>coloratus</i> (c)	<i>ruficollis</i> Venezuela (r) vs. <i>coloratus</i> (c)	<i>decolor</i> (d) vs. <i>decolor</i> (Paraguáná) (p)	<i>ruficollis</i> (continente) vs. <i>bicinctus</i> (continente)
Longitud culmen expuesto	●1,1E-10	●2,0E-4	0,464	0,379	●0,036	●0,009	●9,88E-07	●1,41E-07
Longitud culmen narinas	●2,1E-10	●2,0E-4	●0,046	●0,081	0,278	●0,025	0,138	
Ancho de Pico	0,124	●5,0E-4	0,271	0,312	0,213	0,384	0,105	0,161
Alto de Pico	●0,010	●1,2E-07	●0,087	0,146	0,135	●0,003	●0,040	
Largo total	●0,041	●0,002	0,184	0,293	●0,011	●2,0E-4	●0,003	0,162
Largo del tarso	●0,002	●0,017	0,409	0,263	0,119	●0,013	●0,001	●0,003
Largo del Ala	●3,7E-14	●0,005	●0,042	0,459	●0,002	●5,0E-4	●9,28E-10	●1,48E-05
Largo de la Cola	●4,5E-16	0,309	●0,028	0,089	0,207	0,247	●3,06E-05	●3,14E-09

Tabla 18. Número de ejemplares (n), Valores de media (x) y desviación estándar (S) para las variables utilizadas para realizar los análisis de diagnosticabilidad, considerando a Norte de Santander como parte de *coloratus* por geografía, y a todo Falcón como *striaticollis*, el n de *coloratus* para la variable LCE es 29 y para *ruficollis* Venezuela – Colombia es de 63.

		Longitud Total		LCE		LCN		AnPN		AIPN		Ltar		LA		Lco	
	n	x	S	x	S	x	S	x	S	x	S	x	S	x	S	x	S
Hembras <i>bicinctus stoicus</i> (s)	13	224,92	15,12	39,13	2,19	30,37	1,82	11,45	0,39	13,34	0,51	19,68	0,80	96,30	2,82	91,79	2,67
Hembras <i>bicinctus bicinctus</i> (b)	104	217,44	14,41	35,29	1,81	27,06	1,62	11,27	0,52	12,99	0,51	19,05	0,71	89,47	2,71	81,05	4,03
Hembras <i>striaticollis</i> (s _i)	13	204,98	9,41	33,36	1,84	25,33	1,62	10,74	0,67	12,18	0,46	18,61	0,58	87,37	2,50	80,70	2,07
Hembras todos <i>ruficollis</i> Colombia y Venezuela (continente)(r _c)	85	215,49	12,24	33,80	1,49	27,23	2,99	11,18	0,73	12,62	0,67	18,71	0,92	87,68	3,02	77,62	3,57
Hembras <i>ruficollis decolor</i> Venezuela (Falcón Paraguáná)(p)	16	222,19	10,46	36,54	1,33	27,90	0,98	10,65	0,32	12,67	0,38	19,39	0,63	91,38	1,66	83,75	2,34
Hembras <i>ruficollis decolor</i> Venezuela (Zulia) y Guajira Colombia (d)	14	209,16	13,67	33,42	1,09	26,95	2,99	10,89	0,63	12,41	0,40	18,55	0,77	85,87	1,81	78,29	3,91
Hembras <i>ruficollis ruficollis</i> CLM- Venezuela (r)	20	206,66	12,67	33,24	1,64	25,71	1,30	10,99	0,51	12,29	0,28	18,40	0,59	85,93	1,77	76,76	1,22
Hembras <i>ruficollis coloratus</i> CLM- Venezuela (c)	38	219,02	7,95	34,32	1,41	26,45	1,36	11,03	0,53	12,57	0,45	18,81	0,66	88,25	2,71	77,26	4,06

Ejemplo: *bicinctus* (b) vs. *striaticollis* (s_i) en la variable AIPN: $Db_{s_i} = (12,99 - (0,51 * 0,677)) - (12,18 + (0,46 * 2,681)) = -0,77$; $Ds_i b = (12,99 - (0,51 * 2,363)) - (12,18 + (0,46 * 0,695)) = -0,7$

Dado que en los análisis exploratorios se observó una diferencia entre los ejemplares del este y el oeste de la Isla de Margarita, se realizó un Análisis Discriminante para las hembras y otro para los machos; en ambos casos se utilizaron las variables que en conjunto cumplían con los supuestos de multinormalidad e igualdad de covarianzas. Para las hembras se utilizaron las variables LCE, LCN, AnPN, AIPN y Ltar, se obtuvo que ambas poblaciones fueron 100% discriminables utilizando dichas variables (Fig. 58). Para el caso de los machos se utilizaron las variables: LT, LCE, AnPN, AIPN, LTar y LA y se obtuvo que ambas poblaciones eran 85% discriminables utilizando dichas variables (Fig. 59).

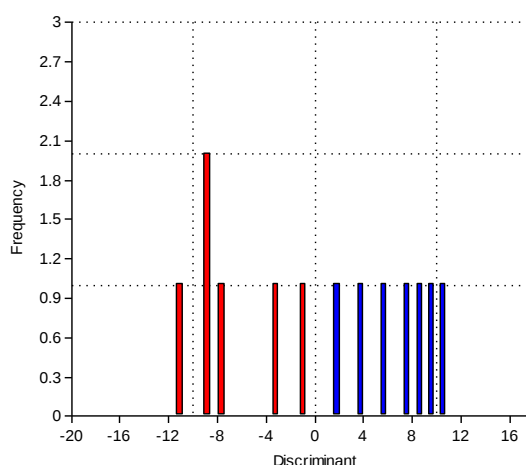


Figura 58. Análisis discriminante de las poblaciones de *Hypnelus* de la Isla de Margarita (hembras). El rojo representa las poblaciones del este de la isla y el azul las poblaciones del oeste de la isla.

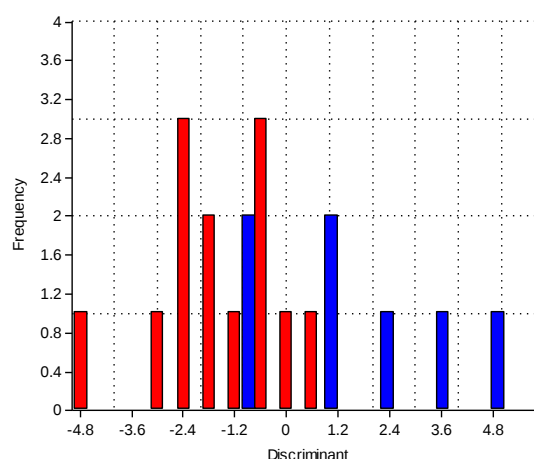


Figura 59. Análisis discriminante de las poblaciones de *Hypnelus* de la Isla de Margarita (machos). El rojo representa las poblaciones del este de la isla y el azul las poblaciones del oeste de la isla.

6. Análisis molecular.

a) Patrones filogenéticos y filogeográficos.

Los análisis filogenéticos utilizando los métodos de parsimonia y máxima verosimilitud resultaron en topologías similares, congruentes con la monofilia del género. Los valores de soporte de bootstrap para el gen nuclear fueron bajos en el caso de máxima parsimonia en comparación con el método de máxima verosimilitud (60% vs. 87%). Para los genes mitocondriales, el soporte fue similar con ambos métodos (100%) (Figs. 60 y 61). La hipótesis filogenética basada en el gen nuclear muestra un clado con soporte moderado (62% para el análisis de parsimonia y 74% para el de máxima verosimilitud) que incluye a los ejemplares asignados a las subespecies *bicinctus*, *striaticollis* y *stoicus* sin diferenciación entre ellas; las dos muestras de la subespecie *ruficollis* (Zulia) secuenciadas para este gen no se incluyen en dicho clado; el clado se soporta por una única sustitución nucleotídica. Sin embargo, la filogenia basada en ADNmt muestra dos clados con buen soporte de bootstrap (99% y 100% en el caso de máxima parsimonia y 82% y 95% para máxima verosimilitud). Un clado incluye todas las muestras de *stoicus* secuenciadas (n=4) y el otro agrupa a todas las formas de continente (*bicinctus*, *striaticollis*, *ruficollis*, *decolor* y *coloratus*), incluyendo muestras desde Delta Amacuro hasta Zulia, sin presentar ninguna estructura filogenética. Aunque sin soporte estadístico, las muestras del Zulia pertenecientes a una sola localidad (Grano de Oro), colectadas en diferentes salidas de campo, presentan una sustitución nucleotídica en común. Adicionalmente, el clado que define a *stoicus* presentó cierta estructura, diferenciándose las muestras del oeste de las del este de la isla con un soporte de rama de 87% (Fig.61).

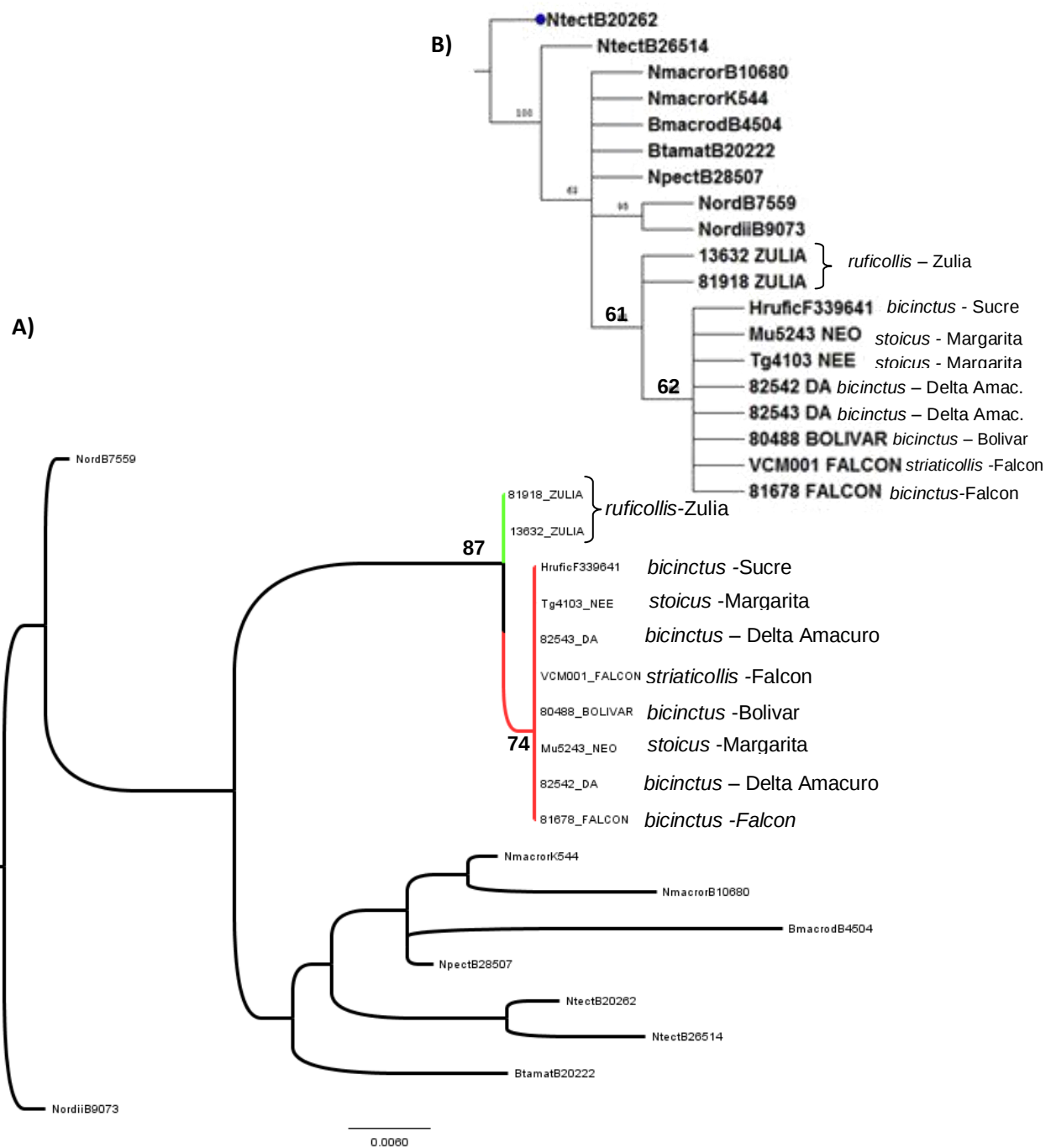


Figura 60. Hipótesis filogenética del género *Hypnelus* basada en el gen nuclear AK1. A) Máxima Verosimilitud; B) Máxima Parsimonia (L= 83, Ci= 73 y Ri=76). En ambos casos los valores de los nodos representan los porcentajes de probabilidad no paramétrica bootstrap con igual peso de caracteres. El ejemplar codificado como HruficF339641 representa una muestra de Sucre (Venezuela).

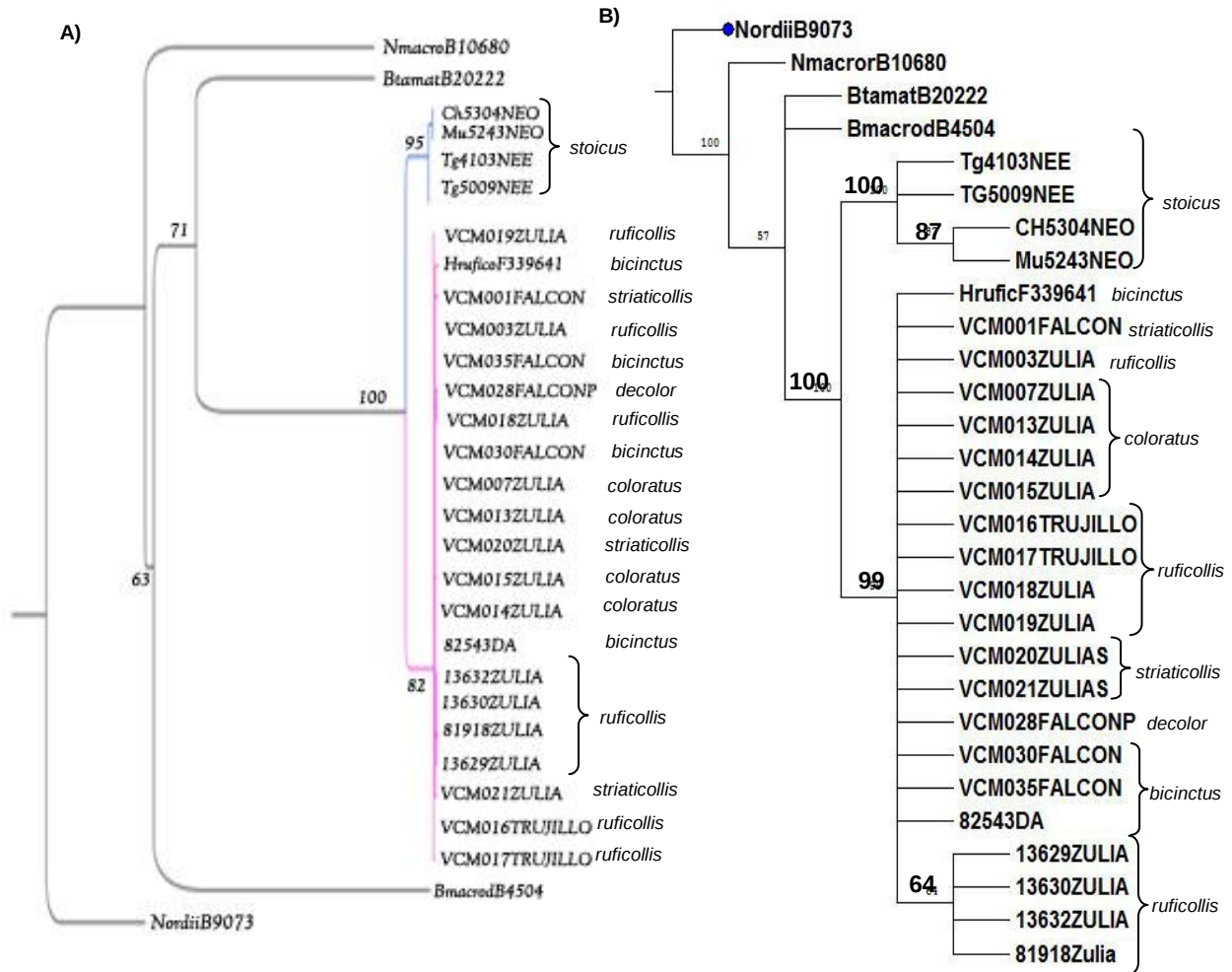


Figura 61. Hipótesis filogenética del género *Hypnelus* basada en genes mitocondriales (Cyt b y ND2). A) Máxima Verosimilitud; B) Máxima Parsimonia (L= 487, Ci= 80 y Ri=77). En ambos casos los valores de los nodos representan los porcentajes de soporte de bootstrap. Las ramas de colores representan los dos clados definidos para el género *Hypnelus*. El ejemplar codificado como HruficF339641 representa una muestra de Sucre (Venezuela).

La selección de modelos de sustitución molecular permitió ajustar el modelo TrN+I+G (Tamura Nei con distribución gamma y porcentaje de sitios invariantes) para ambos genes mitocondriales (Cyt b y Nd2) y el modelo HKY+I (Hasegawa, Kishino y Yano con porcentaje de sitios invariantes) para el gen nuclear.

b) Red de Haplotipos

La red de haplotipos del gen nuclear (gen AK1) mostró dos haplotipos diferenciados por un único paso mutacional (Fig. 62), mientras que los datos mitocondriales (Cyt b + ND2) produjeron una red consistente con la topología obtenida en los análisis filogenéticos: dos grupos de haplotipos no conectados (debido al número de diferencias entre ellos). Uno de los grupos, que incluye las muestras correspondientes a *stoicus* presentó dos haplotipos diferenciados por tres pasos mutacionales, mientras que el otro incluyó 11 haplotipos pero poco diferenciados entre sí. En este grupo se incluyen muestras de individuos colectados en zonas geográficas distantes, como por ejemplo Zulia y Sucre, con apenas dos sustituciones nucleotídicas diferenciándolos (Fig. 63).

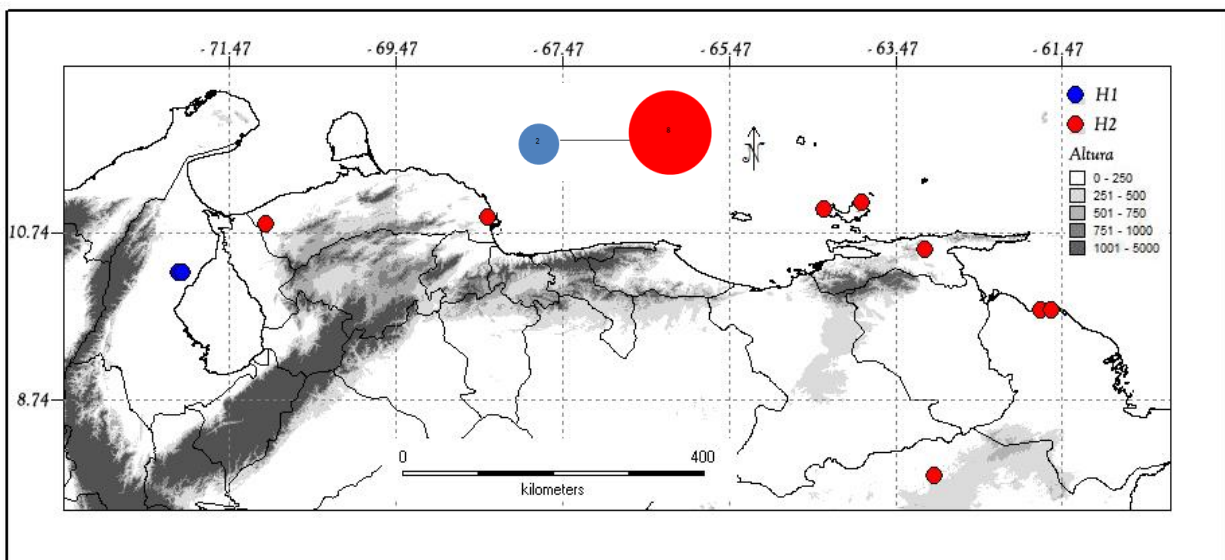
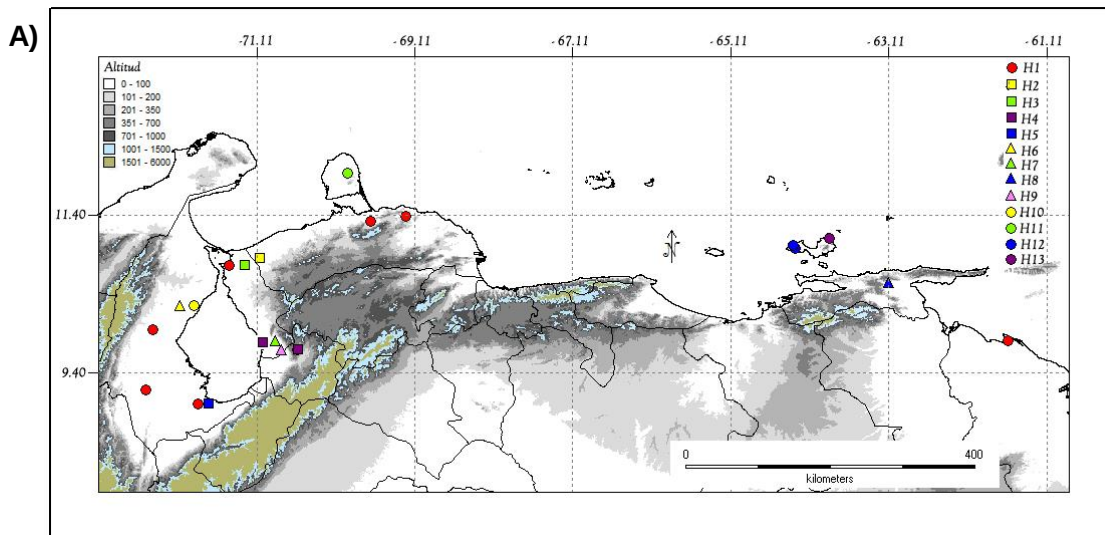


Figura 62. Red de Haplotipos y mapa con distribución del gen nuclear AK1 presentes en las muestras de *Hypnelus* analizadas en este estudio. El tamaño de los círculos se corresponde con la cantidad de individuos que presenta un determinado haplotipo. La línea representa un único paso mutacional.



B)

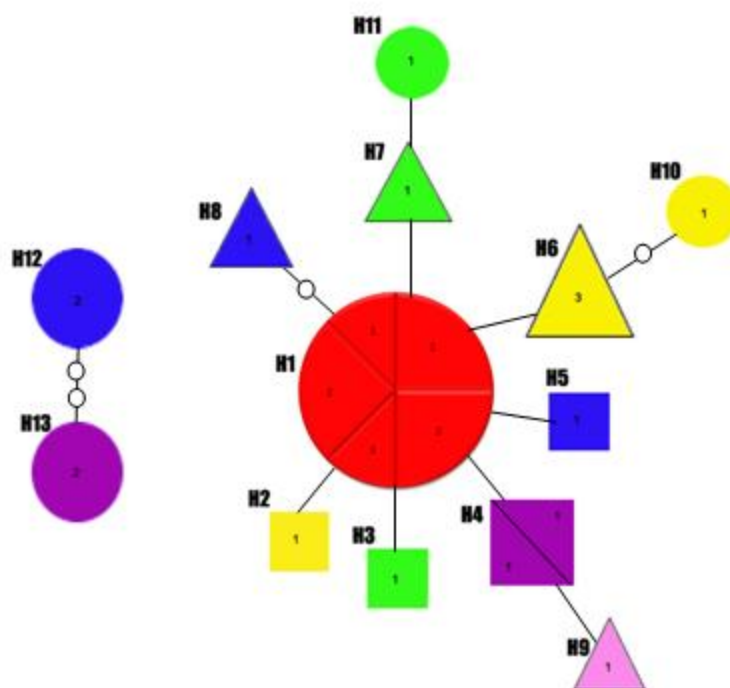


Figura 63. A) Mapa con distribución de Haplotipos y B) Red de haplotipos de los genes mitocondriales (Cyt b y ND2) presentes en *Hypnelus*. La línea representa un único paso mutacional, los pequeños círculos blancos representan un paso mutacional extra al que representa la línea. Las divisiones dentro de H1 representan: *coloratus* (n = 2, Zulia), *ruficollis* (n = 2, Zulia), *striaticollis* (n = 1, Zulia), Falcón oriental (n = 2) y *bicinctus* (n = 1, Delta Amacuro); las divisiones dentro de H4 representan: *ruficollis* (n = 2, Trujillo y Zulia). Los números representan el número de muestras por localidad.

c) Diversidad genética.

La diversidad nucleotídica media dentro de las poblaciones fue baja. Para el gen Cyt b fue de 0,001 (+/-0,000), mientras que para los genes ND2 y AK1 fue de 0,000 (+/- 0,000). En el caso de los linajes obtenidos con el gen nuclear la diversidad nucleotídica interpoblacional fue de 0,001, mientras que en el caso de los linajes obtenidos con la combinación de genes mitocondriales (Cyt b + ND2) la diversidad nucleotídica interpoblacional fue de 0,003 (+/- 0,001). La divergencia dentro de los clados obtenidos de los genes mitocondriales (Cyt b + ND2) fue de 0,001 (+/- 0,001), mientras que la divergencia entre los grupos fue de 1,2% (+/- 0.5). La divergencia dentro de los grupos para los linajes obtenidos del gen nuclear fue de 0,000 en ambos, mientras que la divergencia entre los grupos fue de 0,003. Al analizar un solo clado que incluye todas las muestras de continente incluyendo solo el gen Cyt b, éste se caracterizó por presentar 13 haplotipos con un total de 11 sitios polimórficos (S), un promedio del número de diferencias nucleotídicas (k) de 1,021, una diversidad nucleotídica (π) de 0,001, y una diversidad haplotípica (H_d) de 0.698 con varianza de 0,006.

d) Demografía histórica.

Las pruebas de neutralidad (D de Tajima y F_s de Fu) y la distribución de frecuencias de diferencias pareadas se realizaron con 37 secuencias de Cyt b de 1019pb (evitando incluir sitios en los que no se pudo determinar el tipo de base nitrogenada). Estas pruebas se realizaron solo con el clado que incluía las muestras del continente, ya que el clado definido por muestras de *stoicus*, el cual diverge significativamente de éste, presentaba un tamaño muestral bajo ($n=4$). Los valores de los estadísticos D de Tajima y F_s de Fu fueron ambos negativos y significativamente diferentes de cero ($D = -1,887$, $p < 0,05$; $F_s = -11,236$, $p = 0,00$).

Valores negativos de estos parámetros sugieren algún tipo de selección actuando sobre el marcador, o algún evento de expansión poblacional ocurrido en el pasado reciente.

La distribución de frecuencias de diferencias pareadas entre haplotipos en la población considerada (excluyendo a *stoicus*) presentó una distribución unimodal (Fig. 64). El estadístico de Ramos-Onsins y Rozas, ($R^2 = 0,0461$) fue significativo ($p(R^2 \leq 0,0461) = 0,00001$), lo que indica que la población no está en equilibrio, y sugiere un evento de expansión poblacional.

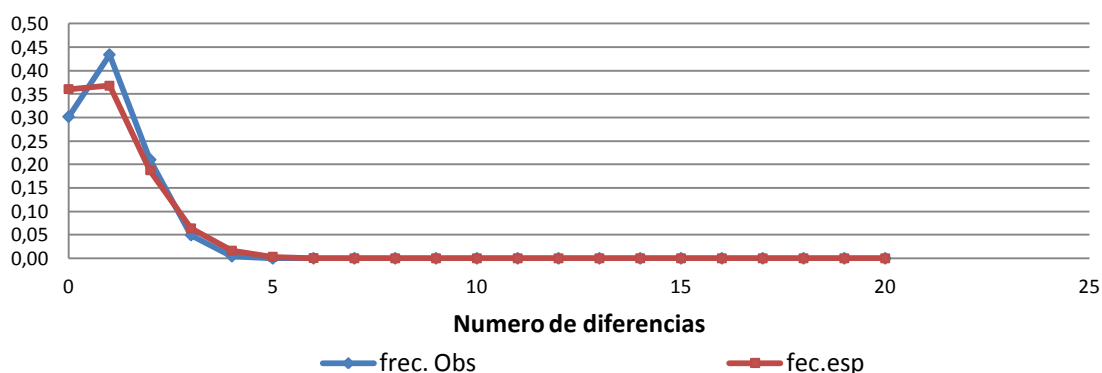


Figura 64. Distribución de frecuencias de diferencias pareadas en *Hypnelus*. La línea roja indica los valores esperados en una población en crecimiento. En azul se observan las distribuciones de diferencias pareadas registradas en la muestra.

La prueba de McDonald-Kreitman fue significativa (Prueba exacta de Fisher's p (dos colas) = 0,000452). Se detectaron 16 diferencias fijadas entre *stoicus* y el grupo que contenía a todos los ejemplares del continente y 3 sitios polimórficos en las sustituciones sinónimas, mientras que se observaron 2 diferencias fijadas entre *stoicus* y el grupo que contenía a todos los ejemplares de continente y 10 sitios polimórficos en las sustituciones no sinónimas.

e) Reloj Molecular (Homogeneidad de tasas de sustitución) y tiempo de divergencia

Un modelo que incorpora homogeneidad en tasas de sustitución molecular entre ramas fue rechazado, pero solo marginalmente, por una prueba de cociente de verosimilitud ($\Delta LTR = 46,486$; $0,01 < p < 0,05$). Debido a este resultado, y con el objetivo de generar un marco temporal de diversificación para la discusión de los resultados de este estudio, se estimó la divergencia temporal entre los dos linajes (clados) encontrados en los análisis filogenéticos con genes mitocondriales. La divergencia de *stoicus* del resto de las muestras, con base en los resultados con el gen citocromo b (del cual provienen los estimados del reloj molecular) fue de 1,2%, lo que equivale a 570000 años aproximadamente (al utilizar una tasa de 2,1% de divergencia) y de 360000 años aproximadamente (al utilizar una tasa de 3,3% de divergencia estimada para Piciformes).



Discusión

Las hipótesis taxonómicas actuales del género *Hypnelus* se debaten en considerar dos morfotipos distinguibles por coloración del plumaje, *ruficollis* y *bicinctus*, como especies o subespecies. La presencia de un fenotipo “intermedio”, *striaticollis*, dificulta la toma de decisiones taxonómicas. En este estudio se describieron los patrones de variación geográfica, tanto morfológicos (morfométricos y de coloración) como moleculares (mitocondriales y nucleares), con el fin de proveer la mayor cantidad de información posible que permita generar una hipótesis taxonómica y biogeográfica del género *Hypnelus*.

Variación geográfica de las características morfológicas del género *Hypnelus*.

Se puede resumir la variación encontrada en los patrones de coloración en el género *Hypnelus* en dos patrones generales, el primero incluye presencia de la banda de la garganta, garganta color arena a pardo claro y vientre color pardo claro a medio, encontrado al este de la Cordillera de los Andes y el segundo ausencia de la banda de la garganta, garganta color pardo claro a pardo oscuro y vientre color arena a pardo claro, encontrado al oeste de la Cordillera de los Andes. Aunque conseguimos estos dos patrones de coloración en zonas geográficas separadas por la barrera de la Cordillera de los Andes, si nos ubicamos en la región nor-este de la Cuenca del Lago de Maracaibo y Falcón, donde no existe esta barrera, conseguimos una intergradación en varios caracteres asociados al patrón conseguido al este y al oeste de la Cordillera de los Andes respectivamente; la presencia de la banda de la garganta utilizada como carácter diagnóstico para los taxa del género, se presenta variable, observándose desde la ausencia de la banda pasando por banda clara en los ejemplares al oeste hasta encontrar una banda oscura en los ejemplares al este y al sur de Falcón (con variabilidad de la característica incluso dentro de una misma localidad en el estado Falcón), por lo que lo consideramos un gradiente variable. Los resultados obtenidos en esta zona son consistentes a lo esperado en una zona de contacto secundario, en donde se esperaría observar una mayor variación morfológica dentro de algunas localidades en comparación a lo conseguido en localidades donde solo se consigue la presencia de uno de los taxa evaluados.

Analizando los caracteres morfométricos no se encontraron distinciones de grupos geográficos ni taxonómicos, pero sí se encuentran extremos de la variación morfométrica. Los ejemplares de la Isla de Margarita (*stoicus*) son los ejemplares de mayor tamaño y los ejemplares de Falcón, Carabobo y Yaracuy los de menor tamaño. Como hay mucho solapamiento de medidas entre individuos de las diferentes localidades estos caracteres no aportan mucho a nivel multivariado; sin embargo, al trabajar los datos a nivel univariado las medias de cada carácter

difieren significativamente entre los taxa actualmente reconocidos, pero al utilizar la prueba de diagnosticabilidad no es posible diagnosticar a ningún taxa. Esto se puede deber a las restricciones que pone la prueba, que exige que el 75% de la variación de la población debe estar fuera del 99% de variación de la población con quien se compara.

Desde la descripción de *Hypnelus ruficollis* e *H. bicinctus* se han descrito seis subespecies, tres de las cuales se encuentran en la Cuenca del Lago de Maracaibo (oeste de la Cordillera de los Andes), y dos de ellas, las subespecies *ruficollis* y *decolor* presentan poblaciones disyuntas a ambos lados de la cuenca. La presencia de esas tres subespecies cuyas características diagnósticas son las variaciones en la intensidad de color en la garganta y en el vientre, en un intervalo geográfico reducido en comparación con la presencia de una sola subespecie de *ruficollis* con poca variación en patrones de coloración en el resto de la distribución al oeste de la Cordillera de los Andes, genera interrogantes de si éstas variaciones de color son respuesta a las condiciones ambientales presentes en la región.

En este orden de ideas, al evaluar la respuesta de las variables de color a la humedad en los ejemplares de la Cuenca del Lago de Maracaibo, encontramos una correlación positiva: se encontró un gradiente de intensidad de color en las variables garganta, vientre y de la mancha que separa mejilla y nuca en respuesta a la humedad. Conseguimos que localidades distantes con humedad promedio anual similares alojan ejemplares con intensidades de color similares; localidades con humedad promedio anual bajas alojan ejemplares con tonalidades de color claras en comparación con ejemplares que habitan en localidades con humedad promedio anual elevadas. El primero en generalizar este patrón fue Gloger (1833), quien propuso que formas en ambientes húmedos tienden a estar más fuertemente pigmentadas que aquellas en ambientes secos. Beebe (1907) realizó una serie de experimentos del efecto de la humedad en aves, en especial con *Scardafella* (hoy *Columbina*), encontrando que los individuos responden a la humedad aumentando la cantidad de pigmentación. Generalmente, los sistemáticos

reconocen estas variaciones de color a nivel específico o subespecífico, ya sea cuando existen barreras que aíslan las poblaciones de zonas húmedas e incluso cuando existe una intergradación continua de zonas de menor humedad a zonas de mayor humedad; cada variación de color extrema es diferenciada y ocasionalmente las variaciones centrales también son diferenciadas. Pero Beebe se preguntaba si las variaciones en el color observadas en un mismo individuo a lo largo de un período deberían considerarse razas geográficas (como reflejo de variación de la evolución) o como parte del mismo organismo en presencia de plasticidad fenotípica. Los resultados de este estudio muestran una respuesta de los patrones de coloración al efecto de la humedad, por lo que nosotros cuestionamos la validez de estas subespecies (*decolor*, *coloratus* y *ruficollis*) (en la Cuenca del Lago de Maracaibo). De manera constante, *ruficollis* en Colombia no presenta la misma respuesta a la humedad en su distribución al oeste de la Cordillera de Perijá. Igualmente, en la región Zulia-Falcón no conseguimos respuesta a la humedad de ninguna de las variables, pero dicho resultado podría estar afectado por el bajo número de muestras en la región ($n = 10$). En dicha región, solo se consiguió respuesta de las variables cachete y la banda del pecho a la humedad al evaluar las poblaciones de *bicinctus*. Las diferentes respuestas de estas poblaciones al ambiente deben explorarse en el futuro, evaluando el papel de la plasticidad fenotípica en este género y las aves en general.

¿*H. ruficollis* e *H. bicinctus*, una o dos especies?

Las características morfológicas evaluadas en esta investigación y ejercicios preliminares de canto realizados durante las salidas de campo sugieren que estas formas han evolucionado de manera independiente. Los resultados obtenidos en los análisis morfológicos señalan que es posible diferenciar a *H. ruficollis* (con distribución al oeste de la Cordillera de los Andes y la Península de Paraguaná) de *H. bicinctus* (con distribución al este de la Cordillera de los Andes

y la Isla de Margarita), con base en los patrones de coloración, ya que difieren en varias características claramente reconocibles. *Hypnelus bicinctus* presenta banda de la garganta, el moteado claro en el dorso, corona y nuca es abundante, la garganta con tonalidades arena a pardo claro, banda superior a la banda del pecho color pardo claro a oscuro y vientre color pardo claro; por otra parte, *ruficollis* no presenta banda de la garganta, el moteado del dorso es moderado, el moteado de la corona y nuca es de ausente a moderado, la garganta tiene tonalidades de pardo claro a pardo oscuro, la banda sobre la banda del pecho es blanca o arena y el vientre es arena a pardo claro. Hay que resaltar que los juveniles de ambas especies muestran el mismo patrón presente en los adultos, los juveniles de *ruficollis* la ausencia de la banda de la garganta y los juveniles de *bicinctus* presentan la banda de la garganta; esta temprana diferenciación de los patrones de coloración, diagnósticos de cada taxa, durante el desarrollo postnatal, también apoya hipótesis de la evolución independiente de cada taxón.

Aunque *H. ruficollis* e *H. bicinctus* se diferencian en los patrones de coloración en la mayor parte de su distribución, en la región del nor-este de Zulia hasta el este de Falcón, existe un gradiente en la presencia de la banda de la garganta ya mencionado. Los resultados obtenidos en esta zona son consistentes a lo esperado en una zona de contacto secundario dado que no existe respuesta a la humedad del carácter diagnóstico (banda de la garganta). En esta zona se observa una mayor variación morfológica en este carácter y no se pueden diferenciar claramente las dos “especies”.

En lo relativo al canto hay que señalar, que los individuos en la Cuenca del Lago de Maracaibo y Falcón mostraron una respuesta diferente a los ejercicios de “playback” realizados. En el oeste de la Cuenca del Lago de Maracaibo se obtuvo respuesta en el 100% (10/10) de las veces que se les colocó el canto de ejemplares de *Hypnelus ruficollis* grabados en Colombia pero no respondieron ninguna vez al canto de *bicinctus* grabado en el estado Bolívar (5/5). Eran aves activas, que cantaban durante el día. En cambio, en el nor-este de la Cuenca del

Lago de Maracaibo (cercanías de Quisiro y de Ancón de Iturre) y Falcón no respondieron a ninguno de los cantos, los cuales se colocaron un total de 48 veces cada uno considerando todas las salidas de campo, eran poco activos y solo cantaban entre las 6 am - 8 am y entre las 4pm - 6pm y 2 ó 3 veces. La comunicación vocal suele funcionar para asegurar el apareamiento selectivo y el aislamiento reproductivo (Sattler y col., 2007), por lo que los resultados de los ejercicios de “playback” sugieren cierto aislamiento o la falta de respuesta de los ejemplares en Falcón, debido a una mezcla vocal, que usualmente ocurre donde poblaciones diferenciadas o especies de aves se encuentran (zona de hibridización) (Sattler y col., 2007).

Las relaciones filogenéticas encontradas no son concordantes con la morfología. El patrón genético esperado según los resultados de la morfología sería dos clados bien definidos, uno que incluyera a *Hypnelus ruficollis* (*decolor*, *ruficollis* y *coloratus*) y otro que incluyera *H. bicinctus* (*stoicus* y *bicinctus*). Los resultados de los análisis filogenéticos de los genes mitocondriales (ND2 y Cyt b) recobraron solo dos grupos: uno que incluye ejemplares de las subespecie *stoicus* (Isla de Margarita) y el otro que incluye a los ejemplares de continente (desde Delta Amacuro a Zulia), con valores de divergencia entre los grupos de 1.2% para el gen Cyt b; la distancia entre nodos para el grupo de continente fue corta. En cuanto a la red de haplotipos, la diversidad genética (a pesar de haber varios haplotipos, la diversidad nucleotídica fue baja) y los análisis demográficos señalan a una barrida selectiva de un haplotipo mitocondrial (selección positiva, “mecanismo evolutivo mediante el cual los mutantes poseen adecuaciones mayores que el promedio de la población y las frecuencias de dichos mutantes se incrementan en la siguiente generaciones” (Eguiarte y col., 2007)) como posible mecanismo generador del patrón molecular encontrado.

Los resultados del intron del gen nuclear muestran menor variación que el gen mitocondrial, debido a su baja tasa de mutación (Moore, 1995). Sin embargo, *stoicus* y *striaticollis* no se

diferencian de *bicinctus* y la subespecie *H. r. ruficollis* presenta al menos una diferencia nucleotídica con la especie *H. bicinctus* (*bicinctus* y *stoicus*), que representa un patrón diferente al encontrado con el ADNmt, pero es congruente con el árbol de especies esperado.

La diferencia entre los patrones obtenidos con el ADNmt y el ADNn y la corta distancia internodo para el grupo de continente en la hipótesis filogenética reconstruida con el ADNmt, se puede deber a un contacto secundario que ha facilitado el flujo de genes y la introgresión del gen mitocondrial de alguno de los taxa (Moore, 1995), pero se han retenido algunos de los polimorfismos en el ADNn que surgieron durante la divergencia entre ambos taxa. Aunque el ADNmt no tendría resolución suficiente para la construcción de hipótesis filogenéticas, no invalida los resultados que pueda proporcionar, y esta poca resolución del ADNmt se podría solucionar al contrastar las hipótesis filogenéticas resultado de varios genes nucleares (Moore, 1995). Sin embargo, la hipótesis filogenética proporcionada por el ADNmt sugiere una dinámica de introgresión que debe ser examinada con mayor profundidad en futuros estudios.

En este estudio no se encontró una concordancia de los resultados morfológicos y genéticos al evaluar los ejemplares colectados desde Delta Amacuro hasta Zulia (*H. ruficollis* e *H. bicinctus*). Un patrón similar lo obtuvieron Irwin y col. (2009) cuando trabajaron con *Emberiza citrinella* y *E. leucocephalos*. Estos autores contrastaron la divergencia fenotípica, canto y distribución geográfica de esas especies con los resultados genéticos de su trabajo, pero obtuvieron que no se diferenciaban genéticamente en el ADNmt, encontrando muy poca variación con muchos haplotipos compartidos contrario a lo esperado. Otro caso en el cual la variación morfológica no coincidió con los resultados de la variación genética registrada fue el estudio del género *Tympanuchus* (Ellsworth y col., 1994), en el cual obtuvieron predominantemente haplotipos compartidos por todos los taxa. Zink y Barrowclough (2008) señalan que es posible que exista variación morfológica sin encontrar estructura en el ADNmt porque los rasgos morfológicos son

poligénicos, a menudo bajo selección, y pueden evolucionar más rápidamente que los marcadores neutrales del ADNmt.

La no concordancia de los resultados morfológicos y genéticos podría sugerir varios escenarios: 1) La separación de ambas taxa no ha sido de suficiente duración para que ocurriera un aislamiento reproductivo y genético (y como resultado surgiera divergencia genética), por lo que una reciente introgresión del ADNmt entre las unidades evolutivas divergentes, producto de una hibridación, pudo haber introducido el ADNmt de una unidad evolutiva en la otra; 2) ambas unidades evolutivas tienen un ancestro común y la diferenciación de las características morfológicas y biológicas puede ocurrir más rápidamente que la selección sobre el ADNmt, como resultado de una fuerte selección natural. En nuestro caso los resultados apoyan la primera opción, ya que la variación tanto morfológica como genética señalan que ocurre hibridización con introgresión y selección positiva del ADNmt.

El concepto biológico de especie señala que una especie es un grupo de poblaciones naturales en la que puede ocurrir reproducción real o potencialmente y que están aisladas genéticamente de otros grupos en la naturaleza (Mayr, 1969; Bock, 2004). Johnson y col. (1999) proponen un concepto biológico de especie, en el cual consideran que “una especie de ave es un sistema de poblaciones que representan un grupo monofilético esencialmente, genéticamente cohesivo, y un linaje genealógicamente concordante de individuos que comparten un sistema de fertilización común a través del tiempo y el espacio, representa una trayectoria evolutivamente independiente, y demuestra esencialmente pero no necesariamente un completo aislamiento reproductivo de otros sistemas”. Con los resultados obtenidos en este estudio, podríamos suponer que *H. ruficollis* y *H. bicinctus* son dos especies hermanas, que han retenido la capacidad de al menos una reproducción limitada, pero aun falta recabar más información para apoyar esta aseveración.

¿Hypnelus bicinctus stoicus, es una especie diferente o una subespecie?

La subespecie *stoicus*, fue descrita con base en una diferencia en los patrones de coloración al compararlo con *bicinctus*, siendo *stoicus* más claro en intensidad de color de la región dorsal y ventral. Dicha subespecie fue descrita utilizando solo nueve ejemplares de la Isla de Margarita y nueve ejemplares de continente, por lo que en la comparación se subestimó la variabilidad de *bicinctus*. Los resultados de este estudio señalan que los ejemplares de *stoicus* son muy similares en los patrones de color a la subespecie *bicinctus*, pero son significativamente diferentes en tamaño, aunque no es diagnosticable por la regla del 75%, debido a la superposición de valores de medidas con poblaciones de continente; también son genéticamente diferentes al resto de los ejemplares evaluados de *Hypnelus* al utilizar el ADNmt (1,2% de divergencia).

Los análisis genéticos de poblaciones alopátricas permiten la determinación cuantitativa y explícita de los niveles de divergencia, otorgando evidencia del estatus de especie (Johnson y col., 1999). En nuestro caso las poblaciones de *stoicus* no presentan porcentajes de divergencia elevados, tanto morfológicos como genéticos, por lo que no hay evidencia para asignar el estatus de especie. La categoría subespecie tradicionalmente ha sido definida como una subdivisión de la categoría especie como resultado de la subdivisión geográfica (Bock, 1986 en Bock, 2004), la cual puede ser asignada a *stoicus*.

Hipótesis biogeográficas y/o evolutivas

Según Witt (2004) el nodo que representa el ancestro común de *Hypnelus* y *Nystactes* se formó hace aproximadamente 7,2 millones de años, por lo que podríamos considerar que la divergencia que llegó a formar estos linajes ocurrió aproximadamente en ese marco temporal. Hace aproximadamente 4 a 10 millones de años ocurre el levantamiento de los Andes del norte, ocurriendo el levantamiento de la Cordillera de Perijá en el mismo marco temporal (Bermúdez y col., 2011); los estudios geológicos señalan que en ese momento lo que hoy correspondería geográficamente a Falcón se encontraba sumergido (Esparis y Hernández, 2005). Asumiendo que la distribución de *Hypnelus* era similar a la de hoy en día, quedaron aisladas una población al este de los Andes, y otra al oeste de la Cordillera de los Andes, generando diferenciación en alopatria, por lo que pudiera haber comenzado la divergencia entre la población al este de la Cordillera de los Andes (dando origen al linaje reconocido como *H. bicinctus*) y la población al oeste de la Cordillera de los Andes (dando origen al linaje reconocido como *H. ruficollis*).

La colonización de la Isla de Margarita ha sido discutida por varios investigadores para distintos grupos de animales. Algunos sugieren una colonización debida a la unión de la Isla de Margarita con la Península de Araya ocasionada por un descenso del nivel del mar en el último glaciar (Moscarella y col., 2003 (venado de Margarita *Odocoileus virginianus margaritae*); Gutiérrez, 2004 (Murciélago *Pteronotus parnellii fuscus*)) y otros sugieren una colonización debida a la formación de una cresta montañosa continuamente emergida desde lo que ahora es Cabo Codera, recorriendo el primitivo banco de Cubagua, hasta llegar a la Península de Macanao (Margarita occidental) y posteriormente a Paraguachoa (Margarita oriental) (Molinari, 2007 (Venado de Margarita)). La interpretación de los tiempos geológicos propuesta por Molinari coincide con la divergencia encontrada entre *H. b. stoicus* y los ejemplares continentales. Este autor propone que la cresta montañosa debe haber sido la única conexión

de Margarita con tierra firme, desde hace 5 millones de años hasta antes del inicio del último máximo glacial (20.000 años aproximadamente). Además, la colonización de la Isla de Margarita por la conexión por Cabo Codera por parte de *Hypnelus* se ve favorecida por las condiciones climáticas y de vegetación propuestas para la cadena montañosa, que sugieren un parecido a las actuales penínsulas de Macanao y Araya, lo cual podría haber facilitado la colonización de *Hypnelus*, dado que no se han registrado vuelos largos o migraciones para los individuos de este género (Rasmunssen y Collar, 2002). Mientras que el escenario climático para la conexión con la Península de Araya, sugiere que dicha zona sería muy árida y como no hay registros de individuos de *Hypnelus* en zonas de aridez extrema (distribución actualizada), esta segunda conexión con el continente no habría favorecido una segunda colonización por lo que se considerarían aisladas dichas poblaciones, lo cual justificaría la ausencia de este género en las Islas de Coche y Cubagua que quedaron sobre el nivel del mar en el Pleistoceno. En el continente continuó la diferenciación de cada unidad evolutiva que se vio interrumpida por un reciente contacto entre ambas, que se dio en lo que ahora se reconoce como Falcón. La cuenca de Falcón comenzó a sedimentarse en el Mioceno Medio a Tardío continuando en el Plioceno (Esparis y Hernández, 2005) y como potencialmente estas poblaciones no presentaban aislamiento reproductivo, la conexión geográfica permitió la hibridación entre estos linajes que evolucionaban de manera independiente hasta ese momento.

Propuesta taxonómica

La hipótesis 1 propuesta inicialmente en este estudio plantea, que *striaticollis*, *coloratus*, *decolor* y *ruficollis* conforman un grupo monofilético, es decir, un linaje evolutivo independiente de las poblaciones de *bicinctus* y *stoicus*, ya sea que se reconozca a *striaticollis* o que se considere a *striaticollis* una variación de la subespecie *decolor*. La hipótesis 2 plantea que las subespecies *striaticollis*, *bicinctus* y *stoicus*, conforman un grupo monofilético, es decir, un linaje

evolutivo independiente de las poblaciones de *coloratus*, *decolor* y *ruficollis*, reconociendo a *striaticollis* como una forma diferente. En este sentido, los resultados morfológicos y genéticos obtenidos no reflejan que *striaticollis* forme un grupo monofilético con *coloratus*, *decolor* y *ruficollis*, independiente de *bicinctus* y *stoicus* o que *striaticollis*, *bicinctus* y *stoicus* conformen un grupo monofilético, ya que, los análisis mitocondriales solo lograron agrupar a *stoicus* en un grupo y al resto de las subespecies en otro, mientras que los resultados en el ADNn señalan que *striaticollis* comparte el mismo haplotipo con *bicinctus* y *stoicus*, diferente a *ruficollis*.

Los resultados de este estudio se asemejan a lo esperado en la hipótesis 3, la cual plantea, que las poblaciones de *Hypnelus r. striaticollis* son un híbrido entre las poblaciones de *Hypnelus bicinctus* y las poblaciones de *H. ruficollis*, en el nor-oeste de Venezuela. Esta hipótesis se basa en que las poblaciones de *striaticollis* no se diferencian de manera clara de las otras poblaciones, ni morfológica ni genéticamente. Se espera obtener mayor variación morfológica en las zonas de contacto (debido a la posible introgresión de caracteres entre *ruficollis* y *bicinctus*) e incongruencias en la relación filogenética de los haplotipos asociados a esta subespecie dependiendo del marcador molecular utilizado (mitocondrial o nuclear). En este orden de ideas, a pesar de que los resultados se asemejan a esta hipótesis, la falta de resolución en las hipótesis filogenéticas hace imposible tomar decisiones taxonómicas con respecto a *coloratus*, *decolor*, *ruficollis*, *bicinctus* y *stoicus*. La única decisión que podemos tomar, es no reconocer a *striaticollis*, por considerarlo la forma híbrida entre *bicinctus* y *ruficollis*.



Conclusiones

- El género *Hypnelus* conforma un grupo monofilético.
- Los resultados morfológicos (patrones de coloración) y genéticos (ADNn) sugieren que *H. ruficollis* e *H. bicinctus* en el pasado reciente formaban dos unidades evolutivas discretas, pero los resultados del ADNmt señalan que hubo un contacto reciente e hibridación y selección positiva de los genes mitocondriales.
- La subespecie *striaticollis* no se considera válida y representa la variación geográfica esperada en una zona de contacto secundario (a nivel morfológico y genético)
- La subespecie *stoicus* mostró diferenciación genética y morfométrica en comparación a los ejemplares del continente, lo cual es congruente con la presencia de barreras geográficas efectivas, por lo que su distribución geográfica restringida a la Isla de Margarita parece haber sido una barrera efectiva para evitar el flujo génico, considerándose una subespecie válida.
- La correlación positiva de la intensidad de color de las variables garganta y vientre con la humedad encontrada en los ejemplares de la Cuenca del Lago de Maracaibo sugiere una respuesta de dichas variables a la humedad, por lo que se cuestiona la validez de las tres subespecies en la Cuenca del Lago de Maracaibo (*ruficollis*, *decolor* y *coloratus*).
- Se propone mantener la taxonomía actual del género *Hypnelus*, hasta tener más evidencias para tomar una decisión taxonómica.



Recomendaciones

Con el fin de aportar nueva información para la taxonomía e historia evolutiva del género, se recomienda:

- Incluir en los análisis genéticos muestras de *Hypnelus* de Colombia, ya que los ejemplares de Colombia podrían retener información genética importante para entender los patrones filogeográficos y biogeográficos del género.
- Aumentar el número de muestras en los análisis genéticos que correspondan a *Hypnelus bicinctus*, ya que los ejemplares de *bicinctus* incluidos podrían representar nuevos haplotipos.
- Incluir en los análisis genéticos más muestras de Falcón, ya que los ejemplares de Falcón podrían aportar más información de la zona de contacto.
- Aumentar el número de muestras en los análisis genéticos de ambos lados de la Isla de Margarita, para completar el análisis genético, ya que éstos podrían ser informativos con relación a la divergencia encontrada entre estas poblaciones.
- Incluir otros genes nucleares al estudio genético que podrían aclarar las relaciones evolutivas que el ADNmt no ha podido aclarar en este estudio.
- Realizar estudios de respuestas de los individuos al canto, ya que, la falta de respuesta al “playback”, con controles adecuados, puede ayudar en la determinación de los límites de especies (McKittrick y Zink, 1988).



Referencias bibliográficas

Atwood, J.L. 1988. Speciation and geographic variation in Black-Tailed Gnatcatchers. *Ornithological Monographs*. **42**: 1-74.

Baker, A. J. 1985. Museum collections and the study of geographic variation. Museum Collections: Their Roles and Future in Biological Research. E.H.Miller (Ed.). *Occasional Papers of the British Columbia Provincial Museum*. **25**: 55-77

Baldwin, S. P., Oberholser, H. C. y Worley, L. G. 1931. Measurements of birds. *Scientific.Pub. Cleveland Mus. Nat. Hist.* **2**:1-169.

Ball, R.M Jr., Freeman, S., James, F.C., Bermingham, E. y Avise, J.C. 1988. Phylogeographic population structure of Red-winged Blackbirds assessed by mitochondrial DNA. *Evolution* **85**: 1558-1562.

Barrowclough, F. y Sibley, F. C. 1980. Feather pigmentation and abrasion-test of a hypothesis. *Auk*. **97**:881-883

Beebe, C.W. 1907. Geographic variation in birds with especial reference to the effects of humidity. *Zoologica: N. Y. Zool. Soc.***1**: 1-41.

Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihren Grösse. *Göttinger Studien*, **1**:595–708.

Bermúdez, M., van der Beek, P. y Bernet, M. 2011. Asynchronous Miocene-Pliocene exhumation of the central Venezuelan Andes. *Geological Society of America*. **39**(2): 139-142.

Bevilacqua, M., L. Cárdenas, A.L. Flores, L. Hernández, E. Lares B., M. Miranda, J. Ochoa G., M. Rodríguez y E. Seling. 2002. The state of Venezuela's forest: with a focus on the Guayana region. Global Forest Watch and Fundación Polar. Caracas, Venezuela.

Bock, W.J. 1992. Methodology in avian macrosystematics. *Bull. Brit. Orn. Club*. **112A**: 53-72.

Bock, W.J. 2004. Species: the concept, category and taxon. *J. Zool. Syst. Evol. Research* **42**: 178-190.

Boesman, P. 1999. Aves de Venezuela/Birds of Venezuela. CD-ROM con fotografías, sonidos y distribuciones. Bird Songs International BV, Wierengastraat 42, NL-9969 **PD** Westernieland, Holanda.

Cabanis, J. y Heine, F. 1862—1863. Museum Heineanum. Part IV, pp. 143.

Clement, M., Posada, D. y Crandall, K. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*. **9**: 1657-1660.

Cory, C. B. 1919. Catalogue of birds of the Americas and the adjacent island in Field Museum of Natural History. Part II. *Field Museum of Natural History. Publication 203. Zool. Series*. **13**: 317-606

Cottrel, G. W. 1968. The genera of puffbirds (Bucconidae). *Breviora*. **285**: 1-5.

de Schauensee, R. M. 1966. The species of birds of South America and their distribution. *Livingston Publ. Co.*, Narberth, Pennsylvania, E.U.A.

de Schauensee, R. M. 1970. A guide to the birds of South America. *Livingston Publ. Co.*, Wynnewood, Pennsylvania, E.U.A.

de Schauensee, R. M. y Phelps, Jr. 1978. A guide to the birds of Venezuela. Princeton University Press. Princeton. E.U.A.

Dos Santos, H. 1993. Conducta Alimentaria del Bobito Mirasol (*Chelidoptera tenebrosa*). Tesis de Licenciatura. Universidad Simon Bolívar. Sartenejas, Venezuela.

Eguiarte L.E., Souza, V. y Aguirre, Y X. (Compiladores). 2007. Ecología molecular. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Ellsworth, D., Honeycutt, R., Silvy, N., Rittenhouse, K. y Smith, M. 1994. Mitochondrial-DNA and nuclear-gene differentiation in North American Prairie grouse (genus *Tympanuchus*). *Auk* **111**: 661-671.

Esparis, E. y Hernández, O. 2005. Integración y actualización geológica del área comprendida entre las poblaciones de Churuguara y Piedra Grande, Estados Falcón y Lara. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

Foster, J. B. 1964 The evolution of mammals on islands. *Nature* **202**: 234–235.

Fry, A. y Zink, R. 1998. Geographic analysis of nucleotide diversity and song sparrow (Aves: Emberizidae) population history. *Molecular Ecology*, **7**:1303-1313.

Fu, Y. 1997. Statistical test of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**: 915-925

Fu, y., Li, W. 1993. Statistical test of neutrality of mutations. *Genetics* **133**: 693-709.

Gloger, C.L. 1883. Das Abändern der Vogel durch Einfluss des Klimas. A. Schulz, Breslau, Germany.

Goloboff, P. 1999. NONA (NO NAME) ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina.

Gould, J. 1836. Characters of some new species of birds belonging to the genera *Tamatia* and *Cursorius*. *Proc. Zool. Soc. London* 1836(4):80-81

Gutierrez, E. 2004. Morfometría de los murciélagos de la familia Mormoopidae en Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 206 pp.

Hackett, S.J.1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanager in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**: 368-382.

Hammer, Ø., Haeper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4(1)**: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html. [Consulta 31 de Julio de 2012].

Hernández-Baños, B.E., Honey-Escandón, M. Cortés-Rodríguez, M.N. y García Deras, G. 2007. Filogeografía de aves mexicanas. Págs. 467-498 en: Eguiarte L.E., Souza, V., Aguirre, Y X. (Compiladores). Ecología molecular. Secretaría de MedioAmbiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978.

Hilty, S.L. y Brown, W.L. 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, E.U.A.

Hilty, S.L. 2003. Birds of Venezuela. Princeton Univ. Press. Princeton, E.U.A.

Howard, R. y Moore, A. 2003. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Dickinson, E. C. (ed.). Tercera Edición Christopher Helm, London, England.

Irwin, D.E., Rubtsov, A.S. y Panov, E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes). *Biol. J. Linn. Soci.* **98**: 422–438.

Johnson, N.K. y Marten, J.A. 1992. Macrogeographic patterns of morphometric and genetic variation in the Sage Sparrow Complex. *Condor*. **94**: 1-19.

Johnston, R.F. 1994. Geographic variation of size in Feral Piegons. *Auk* **111**: 398-404.

Johnson, N.K., Remsen Jr., J.V. y Cicero, C. 1999. Resolution of the debate over species concepts in ornithology: a new comprehensive biologic species concept. In: Adams, N.J. y Slotow, R.H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1470- 1482. Johannesburg: BirdLife South Africa.

Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Pääbo S., Villablanca F.X. y Wilson A.C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc.Natl. Acad. Sci.* **86**: 6196–6200.

Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Segunda Edición, Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.

Lepage, D. 2010. Avibase – The World Birds Database [en línea]. <http://avibase.bsc-eoc.org/avibase.jsp?lang=ES&pg=home>. [Consulta: 20 de julio de 2010]

McDonald, J. y Kreitman, M. 1991. Adaptive protein evolution at *adh* locus in *Drosophila*. *Nature* **351**:652-654.

Mayr E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: Mcgraw-Hill, pp. 316.

Molinari, J. 2007. Variación geográfica en los venados de cola blanca (Cervidae, *Odocoileus*) de Venezuela, con énfasis en *O. margaritae*, la especie enana de la Isla de Margarita. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* **167**: 29-72

Moore, W. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene trees versus nucleae-gene trees. *Evolution* **49**: 718-726.

Morrison, M.L. 1983. Analysis of geographic variation in the Townsend's Warbler. *Condor* **85**: 385-391.

Moscarella, R. A., Aguilera, M. y Escalante, A. 2003. Phylogeography, population structure, and implications for conservation of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* **84**: 1300-1315.

Nei, M. y Kumar, S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press, New York, E.U.A.

Nei, M. y Li, W. 1979. Mathematical models for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **76**: 5269-5273

Newton, I. 2003. The Speciation and Biogeography of Birds. Academic Press, Amsterdam, Netherlands.

Nixon, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY.

Noguera Solano, R. y Hernández Marroquín, V. R. "Variación: el universo infinito de las entidades biológicas". Revista Digital Universitaria [en línea]. 10 de junio 2009. **10(6)**<http://www.revista.unam.mx/vol.10/num6/art35/int35.htm>. [Consultada: 6 de junio de 2010].

Ortiz-Crespo, F. 1972. A new method to separate immature and adult hummingbirds. *Auk* **89**: 851-857

Patten, M.A. y Unitt, P. 2002. Diagnosability versus mean differences of sage sparrow subspecies. *Auk* **119**: 26-35.

Peters, J. L. 1948. Family Bucconidae. En: Check List of Birds of the World. Harvard Univ. Press, y Mus. Comp. Zool., Harvard Univ., Cambridge, MA. **7**:10-23.

Phelps, W. H. Jr. y de Schauensee, R. M. de. 1979. Una Guía de las Aves de Venezuela. Talleres de Gráficas Armitano, C.A, Caracas, Venezuela.

Phelps, W. H. Jr., y de Schauensee, R. M. de. 1994. Una Guía de las Aves de Venezuela. Editorial ExLibris, Segunda Edición, Caracas, Venezuela.

Phelps, W. H. y Phelps, W. H. Jr. 1958. Descriptions of two new Venezuelan birds and distributional notes. *Proc. Biol. Soc. Washington*. **71**:121-123.

Pohland, G. 2006. Spectral data of Avian Plumage. Tesis doctoral, Universidad de Bonn Rheinischen Friedrich-Wilhelms, Alemania.

Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Mol. Biol. Evol.* **25**: 1253-1256.

Ramos-Onsins, S.E. y Rozas, J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Mol. Biol. Evol.* **19**: 2092–2100.

Rasmussen, P. C. y Collar, N. J. 2002. Family Bucconidae (Puffbirds). Pp. 102-138 En: delHoyo, J.; Elliott, A. y Sargatal, J. Eds. Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Remsen, J. V., Jr., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Pérez-Emán, J., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. y Zimmer, K. J. 2012. Version [24 de abril de 2012]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>. [Consultada: 4 de mayo de 2012].

Restall, R., Rodner, C. y Lentino, M. 2007. Birds of Northern South America an Identification Guide. Yale Univ. Press, New Haven, E.U.A.

Rhymer, J.M., Williams, M.J., Braun, M.J. 1994. Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand Mallards (*Anas platyrhynchos*) and Grey Ducks (*A. superciliosa*). *Auk* **111**:970-978

Ridgway, R 1914. The birds of North and Middle America. Part VI: Families Picidae, Capitonidae, Ramphastidae, Bucconidae, Galbulidae, Alcedinidae, Todidae, Momotidae, Caprimulgidae, Nyctibiidae, Tytonidae and Bubonidae. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, **50**: 380-385.

Rogers, A.R., Harpending, H. 1992. Population Growth Makes Waves in the Distribution of Pairwise Genetic Differences. *Mol. Biol. Evol.* **9**: 552-569.

Rohwer, S., Bermingham, E. y Wood, C. 2001 Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*. **55**: 405–422.

Rozas, J., Sanchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X. y Rozas, R. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analysis by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* **19**: 2496–2497.

Sattler, G., Sawaya, P. y Braun, M. 2007. An assessment of song admixture as an indicator of hybridization in Black-Capped Chickadees (*Poecile atricapillus*) y Carolina Chickadees (*P. carolinensis*). *Auk* **124**:926-944.

Sclater, P. L. 1882. A Monograph of the Jacamars and Puffbirds, R. H. Porter. London, England.

Sclater, P. L. y Shelley, G. E. 1891. Catalogue of the Picariae in the collection of the British Museum. Scansores and Coccozyges. **19**. London, England.

Sibley, C. y Monroe, B. L. 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale Univ. Press. New Haven, E.U.A.

Skutch, A. 1948. Life history of the Golden-naped Woodpecker. *Auk* **65**: 225-260.

Smithe, F B 1975. Naturalist's color guide. The American Museum of Natural History, New York, E.U.A.

Sorenson, M. D. 2003. Avian mtDNA primers. Boston University, E.U.A.

Stamatakis, A., Hoover, P. y Rougemont, J. 2008. A fast bootstrapping algorithm for the RAxML Web-Servers. *Syst. Biol.* **57**: 758-771.

Sutherst R.W., Maywald G.F. y Kriticos D.J. 2007. CLIMEX Version 3: User's Guide. Hearne Scientific Software Pty Ltd (www.Hearne.com.au).

Swofford, D. L. 2002. PAUP*.Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods).Version 4.0b10.Sinauer Associates, Sunderland, MA., E.U.A.

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. **123**: 585–595.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Biol. Evol.* **28**: 2731-2739.

Thompson, J. D., Higgins, D. G. y Gibson, T. J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* **22**: 4673-4680

Todd, W.E.C. y Carriker, M. Jr. 1922. Birds of Santa Marta Region, Colombia. *Annals of the Carnegie Mus.* **14**: 228-229.

VanderWerf, E. 2011. Ecogeographic patterns of morphological variation in Elepaios (*Chasiempis spp*): Bergmann's, Allen's , and Gloger's rules in a Microcosm. *Ornithological Monographs*. **73**: 1-34.

Wagler, J.G. 1829. Beytrage und Bemerkungen zu dem ersten Bande seines Systema Avium. Isis von Oken oder Encyclopaedische Zeitung von Oken **6**: 645–664.

Weir, J.T. y Schluter, D. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Mol. Ecol.* **17**: 2321–2328

Wetmore, A. 1939. Five new races of birds from Venezuela. *Smith. Misc. Coll.* **98**:1-7.

Winker, K. 1998. Suggestions for measuring external characters of birds. *Ornitologia Neotropical.* **9**: 23-30.

Witt, C. C. 2004. Rates of molecular evolution and their application to Neotropical avian biogeography. Tesis Doctoral, Universidad Estatal de Louisiana y Colegio de Agricultura y Mecánica, Louisiana, E.U.A.

Zink, R.M. 1986. Patterns and evolutionary significance of geographic variation in the Schistacea group of the Fox Sparrow (*Passerella iliaca*). *Ornithological Monographs.* **40**: 1-119.

Zink, R.M. 2005. Natural selection on mitochondrial DNA in *Parus* and its relevance for phylogeographic studies. *Proc. R. Soc. B.* **272**: 71–78.

Zink, R. M. y Remsen, J. V. Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology.* **4**: 1-69.

Zink, R. M., Rootes, W.L. y Dittmann, D.L. 1991. Mitochondrial DNA variation, population structure, and evolution of the common grackle (*Quiscalus quiscula*). *Condor* **93**: 318-329.



Localidades visitadas en este estudio con el objetivo de obtener muestras de *Hypnelus*.

ESTADO	LOCALIDAD	LAT	LON	OBSERVACION
Falcón	Fundo del señor Oswaldo via san Felix	10.7816	-71.0368	No avistamiento
Falcón	Norte de San Felix	10.9399	-71.1868	No avistamiento
Falcón	Mene de Mauroa	10.6735	-71.0162	No avistamiento
Falcón	Via casigua antes del poblado las crucecitas	10.8586	-71.0345	Avistamiento
Falcón	Nor este de Casigua	11.0248	-70.9960	No avistamiento
Falcón	Dabajuro el Mamito, Tierra de Samuel Lopez	10.9481	-70.6433	No avistamiento
Falcón	Via casigua antes del poblado las crucecitas	10.8586	-71.0345	Colecta
Falcón	Via pedregal, cercanias de Urumaco	11.1886	-70.2466	No avistamiento
Falcón	EL Isiro, cerrcanias de Coro	11.3469	-69.6557	No avistamiento
Falcón	Embalse el Isiro, cercanias de Coro	11.3470	-69.6429	Avistamiento
Falcón	Carretera Moron Coro antes de llegar a la entrada para ir a Moturo	11.4032	-69.2026	Avistamiento
Falcón	Sector la Luz, Vía San Jose, Pueblo Nuevo	11.9353	-69.9591	Colecta
Falcón	Sector Rio Seco a 3 km de la represa Isiro	11.3294	-69.6692	Colecta
Falcón	Moturo cerca del Pueblo	11.4034	-69.2364	Colecta
Falcón	Moturo cerca de la cienega	11.3953	-69.2287	Colecta
Falcón	Al lado de la represa el Mamito, Dabajuro	10.9481	-70.6433	No avistamiento
Falcón	Urumaco	11.2093	-70.2498	No avistamiento
Falcón	Fundo Santa Clara carretera coro-Moron	11.1977	-68.8100	No avistamiento
Falcón	Fundo Palo Amargo, via Jacura	11.1718	-68.8378	No avistamiento
Falcón	Maicillal – Jacura	11.0333	-68.8667	Transecto
Falcón	de Yaracal 30Km hacia Agua Salada	11.0079	-68.6021	Transecto
Falcón	REPRESA la Agua cerca de la finca San Ignacio, PUEBLO NUEVO, Paraguaná	11.9268	-69.9502	Avistamiento
Falcón	De dabajuro a la represa EL MAMITO	10.9500	-10.6434	Transecto
Zulia	Hacienda Monterrey, San Jose, Calle Larga	9.9560	-72.4193	Colecta
Zulia	Campo Rosario Sector Aguas Negras	9.1768	-72.5112	Colecta
Zulia	Puente río Apón, Machiques	10.0786	-72.4921	Colecta
Zulia	Cerro Mirador Municipio Maria Semprun	8.6059	-72.5302	Colecta
Zulia	Caño la maroma, 10km al este-NE de Santa Barbara, Sector la Maroma	9.0168	-71.8472	Colecta
Zulia	La Linea Km 7.5 entre Mene Grande y San Timoteo	9.8003	-71.0100	Colecta
Zulia	Finca Los Chaguaramos, Sector Los Oliva, Parroquia San Jose, Municipio Miranda	10.7682	-71.4535	Colecta
Trujillo	Tierra Santa finca de la familia Rojas	9.4793	-70.4348	No avistamiento
Trujillo	Trujillito, justo antes de la frontera con Zulia	9.7094	-70.7538	Colecta



Lista de todos los ejemplares del género *Hypnelus* utilizados en los análisis morfológicos, sus números de catálogo, museo al cual pertenecen y la información de la localidad.

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
71	MHNLS	VZLA	Sucre	Cariaco
84	MHNLS	VZLA	Sucre	Cariaco
1254	MHNLS	VZLA	Miranda	Santa Teresa del Tuy
1921	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	El Robledal
1922	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	San Francisco de Macanao
1923	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Cerro Matasiete
1924	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Hacienda ochenta
1925	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	El Robledal
1926	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Hacienda ochenta
1927	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	San francisco de macanao
1928	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Cerro copey
1929	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Cerro matasiete
1930	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Macanao
2521	MHNLS	VZLA	Monagas	Barrancas
2670	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Cerro matasiete
2671	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Tacarigua adentro
2672	MHNLS	VZLA	Nueva Esparta	Cerro copey
2839	MHNLS	VZLA	Carabobo	Hacienda mozanga
3408	MHNLS	VZLA	Guárico	Santa Maria de Ipire
3909	MHNLS	VZLA	Trujillo	Sabana Mendoza
3910	MHNLS	VZLA	Trujillo	Sabana Mendoza
4746	MHNLS	VZLA	Guárico	Calabozo - San Fernando
5684	MHNLS	VZLA	Anzoategui	Pekin abajo
5685	MHNLS	VZLA	Anzoategui	Pekin abajo
6369	MHNLS	VZLA	Bolívar	Presa Guri
6856	MHNLS	VZLA	Yaracuy	Agua negra
6857	MHNLS	VZLA	Yaracuy	Agua negra
6986	MHNLS	VZLA	Yaracuy	Agua negra
6987	MHNLS	VZLA	Yaracuy	Agua negra
7120	MHNLS	VZLA	Distrito capital	Suapo
7298	MHNLS	VZLA	Aragua	Punta de Tunquen
8247	MHNLS	VZLA	Guárico	Rio Guariquito
8284	MHNLS	VZLA	Cojedes	Carretera Tinaco- el Baul
196	MBLUZ	VZLA	Falcón	Caño Boca La Vieja
9101	MHNLS	VZLA	Anzoategui	Mamo
9359	MHNLS	VZLA	Zulia	Caño rosalba, distrito Catatumbo
9491	MHNLS	VZLA	Anzoategui	Campo petrolero Zumo
9845	MHNLS	VZLA	Apure	Caño la Guardia; río Capanaparo
9846	MHNLS	VZLA	Apure	Caño la Guardia; río Capanaparo
694	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
11820	MHNLS	VZLA	Bolívar	Paso Caruachi
12239	MHNLS	VZLA	Bolívar	Cerro Altamira
13013	MHNLS	VZLA	Monagas	Sector Guanipa
1769	PONS	VZLA	Zulia	Machiques
1771	PONS	VZLA	Zulia	Conuco Trinidad, distrito Mara
1772	PONS	VZLA	Zulia	Ciénaga de Tule, Perija
1773	PONS	VZLA	Zulia	Ciénaga de tule, Perija
1774	PONS	VZLA	Zulia	San Salvador, río Piche
1775	PONS	VZLA	Zulia	Machiques
1776	PONS	VZLA	Zulia	Rio Escalante, distrito Colon

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
1777	PONS	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
1778	PONS	VZLA	Zulia	Cienaga de Tule, Perija
1779	PONS	VZLA	Zulia	Santa Barbara del zulua
1780	PONS	VZLA	Zulia	Santa Barbara del zulua
1781	PONS	VZLA	Zulia	Cienaga de tule, perija
1782	PONS	VZLA	Zulia	Maracaibo
1783	PONS	VZLA	Zulia	Maracaibo
1784	PONS	VZLA	Zulia	Machiques
1785	PONS	VZLA	Zulia	Machiques
1786	PONS	VZLA	Zulia	Los Albarico, distrito Colon
1787	PONS	VZLA	Zulia	Los Albarico, distrito Colon
13540	MHNLS	VZLA	Zulia	Cuenca baja río Palmar
13629	MHNLS	VZLA	Zulia	Cuenca baja río Palmar
13630	MHNLS	VZLA	Zulia	Cuenca baja río Palmar
13632	MHNLS	VZLA	Zulia	Cuenca baja río Palmar
13636	MHNLS	VZLA	Zulia	Cuenca baja río Palmar
314	EBRG	VZLA	Aragua	Rancho Grande
315	EBRG	VZLA	Carabobo	San Rafael
961	EBRG	VZLA	Nueva Esparta	San Francisco de Macanao
1471	EBRG	VZLA	Aragua	Turiamo
2973	EBRG	VZLA	Aragua	Ocumare de la Costa
4357	EBRG	VZLA	Cojedes	Hato el Milagro
4462	EBRG	VZLA	Aragua	Estacion de piscicultura el Limon
4743	EBRG	VZLA	Zulia	Calle Larga
4776	EBRG	VZLA	Zulia	Calle Larga
4778	EBRG	VZLA	Zulia	Calle Larga
4779	EBRG	VZLA	Zulia	Calle Larga
4780	EBRG	VZLA	Zulia	Calle Larga
5074	EBRG	VZLA	Zulia	Guarero - Carretal
5075	EBRG	VZLA	Zulia	Guarero – Carretal
5424	EBRG	VZLA	Cojedes	Laya
6942	EBRG	VZLA	Merida	Estanques
695	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
696	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
697	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
8778	EBRG	VZLA	Delta Amacuro	Caño Araguaio
8816	EBRG	VZLA	Zulia	Lagunillas
8817	EBRG	VZLA	Zulia	Río Socuy "playa bonita"
8818	EBRG	VZLA	Zulia	Carrasquero
9369	EBRG	VZLA	Zulia	Río Bravo, dtto Catatumbo
9437	EBRG	VZLA	Zulia	Campamento el Rosario distrito Catatumbo
9545	EBRG	VZLA	Zulia	Laguna olonga distrito Catatumbo
9657	EBRG	VZLA	Nueva esparta	San Francisco de Macanao
9658	EBRG	VZLA	Nueva esparta	San Francisco de macanao
9682	EBRG	VZLA	Nueva esparta	Santa Ana; cerro el Tamoco
9745	EBRG	VZLA	Nueva esparta	Robledal Península de Macanao
698	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
10629	EBRG	VZLA	Bolívar	Caño Copei; o de San Isidro
11002	EBRG	VZLA	Sucre	Reserva Forestal Guarapiche
11204	EBRG	VZLA	Sucre	Sur Laguna Chacopata
11785	EBRG	VZLA	Zulia	Las Mentiras Municipio Páez
11795	EBRG	VZLA	Zulia	Las Mentiras Municipio Páez

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
699	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
12064	EBRG	VZLA	Aragua	Fundo paso del medio río Guarico
12083	EBRG	VZLA	Nueva esparta	San Francisco de Macanao
12246	EBRG	VZLA	Nueva esparta	San Francisco de Macanao
12880	EBRG	VZLA	Aragua	Cata
13102	EBRG	VZLA	Aragua	El Limon
13130	EBRG	VZLA	Aragua	El Limon
13551	EBRG	VZLA	Delta Amacuro	Caño Guapoa
700	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
104	MBLUZ	VZLA	Zulia	Carretera via Kasmera
121	MBLUZ	VZLA	Zulia	Carretera que via de la intercomunal Bachaquero-Lagunillas a la Lara-Zulia
701	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná, Santa Ana
207	MBLUZ	VZLA	Trujillo	Embalse de Agua Viva
306	MBLUZ	VZLA	Zulia	Hacienda Las Garcitas a orillas de río Santa Ana
294	MBUCV	VZLA	Monagas	El Guamito, Maturin
339	MBUCV	VZLA	Zulia	Bobure, Municipio Páez
2467	MBUCV	VZLA	Anzoategui	Río Caris; cuenca Orinoco.
2594	MBUCV	VZLA	Miranda	Estacion experimental de Río Negro; u.s.r.
2595	MBUCV	VZLA	Miranda	Estacion experimental de Río Negro; u.s.r.
1552	MCN	VZLA	Aragua	Zuata
1680	MCN	VZLA	Sucre	Guaragunos
2885	MCN	VZLA	Portuguesa	Agua Blanca
2206	MCN	VZLA	Apure	Puerto Páez
834	MCN	VZLA	Guárico	San Juan de los Morros
879	MCN	VZLA	Aragua	La Villa
1473	MCN	VZLA	Aragua	Quebrada Maletero
2120	MCN	VZLA	Miranda	Agua Negra
2579	MCN	VZLA	Lara	Cieneguita, Carora, Distrito Torres
2599	MCN	VZLA	Lara	Río Tocuyo, Distrito Torres
2883	MCN	VZLA	Portuguesa	Agua Blanca
2884	MCN	VZLA	Portuguesa	Agua Blanca
3069	MCN	VZLA	Aragua	Ocumare de la Costa
3077	MCN	VZLA	Aragua	San Francisco de Cara
3232	MCN	VZLA	Nueva Esparta	San Francisco de Macanao
5475	MCN	VZLA	Carabobo	El Palito
382	MCN	VZLA	Zulia	Maracaibo
2119	MCN	VZLA	Miranda	Agua Negra
2410	MCN	VZLA	Portuguesa	Piritu
3578	MCN	VZLA	Carabobo	El Palito
5372	MCN	VZLA	Guárico	Estación Biológica de Los Llanos Calabozo
5374	MCN	VZLA	Delta Amacuro	Sacupana
702	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
5377	MCN	VZLA	Miranda	El Jabillo
5378	MCN	VZLA	Miranda	Montaña de Curupao
703	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
704	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
705	COP	VZLA	Falcón	Cumarebo; Quiuragua
244	COP	VZLA	Zulia	Maracaibo
706	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Buena Vista
707	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
708	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy
709	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Moruy

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
710	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná, Cerro Santa Ana
5373	MCN	VZLA	Falcón	Campo Elías
5375	MCN	VZLA	Falcón	El Jobo
5376	MCN	VZLA	Falcón	Campo Elías
7430	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
7431	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
7433	COP	VZLA	Falcón	Casigua
7434	COP	VZLA	Falcón	Casigua
7435	COP	VZLA	Falcón	Casigua
7436	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
7437	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
1289	COP	VZLA	Delta Amacuro	Río toro; el raudal
1290	COP	VZLA	Bolívar	San Felix
1819	COP	VZLA	Guárico	Rio Unare, Zaraza
1918	COP	VZLA	Miranda	San Antonio de Yare
2344	COP	VZLA	Cojedes	El Baul
2345	COP	VZLA	Cojedes	El Baul
2346	COP	VZLA	Cojedes	El Baul
2347	COP	VZLA	Portuguesa	Guanare
2348	COP	VZLA	Portuguesa	Guanare
2349	COP	VZLA	Guárico	Camaguan
2350	COP	VZLA	Guárico	Palenque
2351	COP	VZLA	Apure	Guasdualito
2352	COP	VZLA	Apure	Guasdualito
2353	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
2354	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
2355	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
3795	COP	VZLA	Nueva esparta	Ochenta
3797	COP	VZLA	Nueva esparta	Ochenta
3799	COP	VZLA	Nueva esparta	Ochenta
3800	COP	VZLA	Nueva esparta	Ochenta
3801	COP	VZLA	Nueva esparta	San Antonio
3802	COP	VZLA	Nueva esparta	San Antonio
3803	COP	VZLA	Nueva esparta	El Cafetal, Margarita
5330	COP	VZLA	Yaracuy	Hacienda Panchito
6363	COP	VZLA	Zulia	Perija; Machiques
6364	COP	VZLA	Zulia	Perija; Machiques
6365	COP	VZLA	Zulia	Perija; Machiques
6366	COP	VZLA	Zulia	Perija; Machiques
6367	COP	VZLA	Zulia	Perija; Machiques
6368	COP	VZLA	Zulia	Río Palmar; Hacienda Las Mucuras
6369	COP	VZLA	Zulia	Perija, Sierra de; Rio Negro; La Sierra
6370	COP	VZLA	Zulia	Villa del Rosario
6371	COP	VZLA	Zulia	Villa del Rosario
6372	COP	VZLA	Zulia	Villa del Rosario
6373	COP	VZLA	Zulia	Villa del Rosario
7375	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7376	COP	VZLA	Zulia	Santa Cruz de Mara, Peninsula Goajira
7377	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7378	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7379	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7380	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7381	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
7382	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7383	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de La; Paraguaipoa
7384	COP	VZLA	Zulia	Goajira, Peninsula de; Cojoro
7438	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
7441	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro
7432	COP	VZLA	Zulia	Quisiro
7552	EBRG	VZLA	Falcón	Cuare 10km o Chichiriviche
7571	EBRG	VZLA	Falcón	Maria Diaz
7572	EBRG	VZLA	Falcón	Maria Diaz
8763	MHNLS	VZLA	Falcón	Tacuato; Paraguaná
9951	EBRG	VZLA	Falcón	Cerro Santa Ana
10280	MHNLS	VZLA	Falcón	Paraguaná; Pueblo Nuevo
11878	EBRG	VZLA	Falcón	Campechano
13224	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
7442	COP	VZLA	Trujillo	Dividive
7443	COP	VZLA	Trujillo	Dividive
7444	COP	VZLA	Trujillo	Dividive
7445	COP	VZLA	Zulia	Cabimas
7446	COP	VZLA	Zulia	Cabimas
8460	COP	VZLA	Miranda	Carenero
8461	COP	VZLA	Miranda	Carenero
9769	COP	VZLA	Merida	Vigia, El
10010	COP	VZLA	Merida	Vigia, El
10011	COP	VZLA	Merida	Vigia, El
10218	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10219	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10221	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10222	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10223	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10224	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10225	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10226	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
10227	COP	VZLA	Zulia	Santa Barbara del Zulia
12369	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12370	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12371	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12372	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12373	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12374	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
12375	COP	VZLA	Barinas	Ciudad Bolivia
13225	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13226	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13227	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13228	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13229	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13230	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13231	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13232	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13233	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13234	COP	VZLA	Falcón	Paraguaná; Adicora
13584	EBRG	VZLA	Falcón	Cerro Santa Ana
13647	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13648	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
13649	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13650	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13651	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13652	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13653	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13654	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13655	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13656	COP	VZLA	Zulia	Mene Grande
13975	COP	VZLA	Carabobo	Urama
13976	COP	VZLA	Carabobo	Urama
13977	COP	VZLA	Carabobo	Urama
13978	COP	VZLA	Carabobo	Urama
13979	COP	VZLA	Carabobo	Urama
14846	COP	VZLA	Anzoategui	Barcelona
14847	COP	VZLA	Anzoategui	Barcelona
14848	COP	VZLA	Anzoategui	Barcelona
16720	COP	VZLA	Bolívar	Ciudad Bolívar; Río Maruanta
16721	COP	VZLA	Bolívar	Ciudad Bolívar; Río Maruanta
16722	COP	VZLA	Bolívar	Ciudad Bolívar; Río Maruanta
16723	COP	VZLA	Bolívar	Ciudad Bolívar; Río Maruanta
16928	COP	VZLA	Bolívar	Tumeremo
17751	COP	VZLA	Bolívar	El Palmar
17755	COP	VZLA	Bolívar	El Palmar
18266	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
18267	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
18268	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
18269	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
18270	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
18271	COP	VZLA	Lara	Carora; Quebrada Arriba
20528	COP	VZLA	Yaracuy	San Felipe; Maporita
20529	COP	VZLA	Yaracuy	San Felipe; Maporita
20759	COP	VZLA	Amazonas	Cataniapo
20760	COP	VZLA	Amazonas	Cataniapo
20761	COP	VZLA	Amazonas	Cataniapo
23433	COP	VZLA	Sucre	San Antonio del Golfo
23434	COP	VZLA	Sucre	San Antonio del Golfo
23733	COP	VZLA	Anzoategui	Puerto La Cruz
23734	COP	VZLA	Sucre	Cumana
23735	COP	VZLA	Sucre	Cumana
24020	COP	VZLA	Nueva esparta	Porlamar
24021	COP	VZLA	Nueva esparta	Porlamar
24022	COP	VZLA	Nueva esparta	Valle del espíritu santo, el
25212	COP	VZLA	Bolívar	Santa Rosalia
25213	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero
25214	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero
25215	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero
25216	COP	VZLA	Bolívar	Bajo río Caura; El Cambur
25217	COP	VZLA	Bolívar	Bajo río Caura; El Cambur
28434	COP	VZLA	Tachira	La Fria
31385	COP	VZLA	Guárico	Altagracia de Orituco
31386	COP	VZLA	Guárico	Altagracia de Orituco
31387	COP	VZLA	Guárico	Altagracia de Orituco
31388	COP	VZLA	Guárico	Altagracia de Orituco

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
31389	COP	VZLA	Guárico	Altagracia de Orituco
33244	COP	VZLA	Miranda	Tacarigua de Mamporal
35112	COP	VZLA	Bolívar	Ciudad Bolívar; Río Maruanta
35261	COP	VZLA	Bolívar	Caicara; Pan de Azúcar
35262	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
35263	COP	VZLA	Bolívar	Caicara; Pan de Azúcar
35264	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
35265	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
35266	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
35267	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
35268	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
36774	COP	VZLA	Apure	Guasdualito
36775	COP	VZLA	Apure	Guasdualito
36776	COP	VZLA	Apure	Guasdualito
37506	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
37507	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
38829	COP	VZLA	Guárico	Santa Rita
39951	COP	VZLA	Guárico	Santa María de Ipire
42365	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero; Raudal Alto
42366	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero; Raudal Alto
42367	COP	VZLA	Bolívar	Río Cuchivero; Raudal Alto
45523	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
45524	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
45525	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua
45526	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua; Mata Ardita
45719	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
45720	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
45721	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
45722	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
45723	COP	VZLA	Bolívar	Caicara
48023	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
48485	COP	VZLA	Nueva Esparta	San Francisco de Macanao
48486	COP	VZLA	Nueva Esparta	San Francisco de Macanao
48487	COP	VZLA	Nueva Esparta	Macanao, península de; boca de río
48488	COP	VZLA	Nueva Esparta	Macanao, península de; boca de río
48489	COP	VZLA	Nueva Esparta	Macanao, península de; boca de río
48490	COP	VZLA	Nueva Esparta	Macanao, península de; boca de río
48739	COP	VZLA	Zulia	Sucuy, Río; El Aral
49567	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
49568	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
49569	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
49570	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
49571	COP	VZLA	Delta Amacuro	Araguaimujo, misión
51130	COP	VZLA	Lara	Carora
51131	COP	VZLA	Lara	Carora
52345	COP	VZLA	Amazonas	San Juan de Manapiare
53666	COP	VZLA	Monagas	Maturín
53667	COP	VZLA	Monagas	San Vicente
53669	COP	VZLA	Monagas	La Cruz de La Paloma
53670	COP	VZLA	Monagas	Punta de Mata
53671	COP	VZLA	Monagas	Punta de Mata
56107	COP	VZLA	Aragua	La Victoria
56108	COP	VZLA	Aragua	La Victoria

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
56109	COP	VZLA	Aragua	La Victoria
61826	COP	VZLA	Zulia	Aurare, Rio; Palmarejo
61827	COP	VZLA	Zulia	Aurare, Rio; Palmarejo
61828	COP	VZLA	Zulia	Aurare, Rio; Palmarejo
61829	COP	VZLA	Zulia	Aurare, Rio; Palmarejo
61830	COP	VZLA	Zulia	Aurare, Rio; Palmarejo
63611	COP	VZLA	Falcón	San Juan de Los Cayos
65602	COP	VZLA	Guárico	Estación Biológica de Los Llanos calabozo
66236	COP	VZLA	Apure	Puerto Páez
66237	COP	VZLA	Apure	Puerto Páez
66238	COP	VZLA	Apure	Alto Rio Meta; Cararabo
66239	COP	VZLA	Apure	Alto Rio Meta; Cararabo
66472	COP	VZLA	Apure	Alto Rio Meta; Cararabo
66768	COP	VZLA	Guárico	Rio Zuata; Hato Barrancas
66769	COP	VZLA	Anzoategui	Rio Zuata
66770	COP	VZLA	Anzoategui	Rio Zuata
67458	COP	VZLA	Delta Amacuro	Capure
67459	COP	VZLA	Delta Amacuro	Capure
67460	COP	VZLA	Delta Amacuro	Capure
67461	COP	VZLA	Delta Amacuro	Capure
68947	COP	VZLA	Delta Amacuro	Tucupita
68948	COP	VZLA	Delta Amacuro	Tucupita
68949	COP	VZLA	Delta Amacuro	Tucupita
68950	COP	VZLA	Delta Amacuro	Tucupita
68951	COP	VZLA	Delta Amacuro	Tucupita
73400	COP	VZLA	Nueva esparta	Cerro Copey
73401	COP	VZLA	Nueva esparta	Cerro Copey
74725	COP	VZLA	Zulia	Casigua el Cubo; Cerro El Carmelo
74726	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo Sur
74727	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo Sur
74728	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo Sur
75096	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75097	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75098	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75099	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75100	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75101	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75102	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75103	COP	VZLA	Zulia	Casigua; Rio Socuavo
75668	COP	VZLA	Sucre	Chacopata, Carretera; Guarapo
75980	COP	VZLA	Sucre	Guaraunos
76502	COP	VZLA	Sucre	Caimancito
76503	COP	VZLA	Sucre	Caimancito
76504	COP	VZLA	Sucre	Caimancito
76505	COP	VZLA	Sucre	Caimancito
76506	COP	VZLA	Sucre	Caimancito
76507	COP	VZLA	Sucre	Guaragunos
77029	COP	VZLA	Bolívar	Upata
77030	COP	VZLA	Bolívar	Upata
77031	COP	VZLA	Bolívar	Upata
77032	COP	VZLA	Bolívar	Rio Caroni; Rio Claro
77033	COP	VZLA	Bolívar	Rio Caroni; Rio Claro
7429a	COP	VZLA	Falcón	Dabajuro

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
80012	COP	VZLA	Portuguesa	Acarigua; Finca Chaira
80348	COP	VZLA	Bolívar	Rio Caroni; Isla Tigrera
80488	COP	VZLA	Bolívar	Rio Caroni; Isla Tigrera
81678	COP	VZLA	Falcón	Cuare, Casa de, Refugio de Fauna
81679	COP	VZLA	Falcón	Cuare, Casa de, Refugio de Fauna
81918	COP	VZLA	Zulia	Campo Boscan
81919	COP	VZLA	Zulia	Campo Boscan
82542	COP	VZLA	Delta Amacuro	Macareo; punta pescador
82543	COP	VZLA	Delta Amacuro	Macareo; punta pescador
VCM001	Este estudio	VZLA	Falcón	Las Crucecitas
VCM002	Este estudio	VZLA	Falcón	Las Crucecitas
VCM003	Este estudio	VZLA	Zulia	Calle Larga
VCM004	Este estudio	VZLA	Zulia	Calle Larga
VCM005	Este estudio	VZLA	Zulia	Fundo Barí, Campo Rosario.
VCM006	Este estudio	VZLA	Zulia	Fundo Barí, Campo Rosario.
VCM007	Este estudio	VZLA	Zulia	Fundo Barí, Campo Rosario.
VCM008	Este estudio	VZLA	Zulia	Fundo Barí, Campo Rosario.
VCM009	Este estudio	VZLA	Zulia	Puente río Apon, Machiques
VCM010	Este estudio	VZLA	Zulia	Cerro Mirador Municipio Maria Semprun
VCM011	Este estudio	VZLA	Zulia	Cerro Mirador Municipio Maria Semprun
VCM012	Este estudio	VZLA	Zulia	Santa Barbara, Sector la Maroma
VCM013	Este estudio	VZLA	Zulia	Santa Barbara, Sector la Maroma
VCM014	Este estudio	VZLA	Zulia	Santa Barbara, Sector la Maroma
VCM015	Este estudio	VZLA	Zulia	Santa Barbara, Sector la Maroma
VCM016	Este estudio	VZLA	Trujillo	Caserio Trujillito, Frontera con Zulia
VCM017	Este estudio	VZLA	Trujillo	Caserio Trujillito, Frontera con Zulia
VCM018	Este estudio	VZLA	Zulia	Entre Mene Grande y San Timoteo
VCM019	Este estudio	VZLA	Zulia	Entre Mene Grande y San Timoteo
VCM020	Este estudio	VZLA	Zulia	Sector Los Oliva, Parroquia San Jose
VCM021	Este estudio	VZLA	Zulia	Sector Los Oliva, Parroquia San Jose
VCM028	Este estudio	VZLA	Falcón	Paraguaná, Pueblo Nuevo
VCM029	Este estudio	VZLA	Falcón	Paraguaná, Pueblo Nuevo
VCM030	Este estudio	VZLA	Falcón	Sector Rio Seco
VCM031	Este estudio	VZLA	Falcón	Sector Rio Seco
VCM033	Este estudio	VZLA	Falcón	Moturo cerca del Pueblo
VCM035	Este estudio	VZLA	Falcón	Moturo cerca de la cienega
5104	ICN	COL	Guajira	Municipio Uribia, Calonka
5105	ICN	COL	Guajira	Municipio Uribia, Calonka
14415	ICN	COL	Guajira	Municipio Manaure, Mayapo
23924	ICN	COL	Guajira	Municipio Uribia, Nazareth
3959	ICN	COL	Guajira	Municipio Maicao, Maicao
3960	ICN	COL	Guajira	Municipio riohacha, Riohacha
27039	ICN	COL	Boyaca	Municipio Puerto Boyacá; Laguna Palagua
27045	ICN	COL	Boyaca	Municipio Puerto Boyacá; Laguna Palagua
27046	ICN	COL	Boyaca	Municipio Puerto Boyacá; Laguna Palagua
27040	ICN	COL	Boyaca	Municipio Puerto Boyacá; Laguna Palagua
35130	ICN	COL	Sucre	Municipio San Marcos
35118	ICN	COL	Sucre	Municipio San Marcos
33999	ICN	COL	Atlantico	Municipio Sababa Grande
3958	ICN	COL	Atlantico	Municipio Luraco, Los Pedernales
3957	ICN	COL	Atlantico	Municipio Luruaco, Tocaagua
21279	ICN	COL	Cesar	Municipio San Martín, San Andrés
21280	ICN	COL	Cesar	Municipio San Martin, Cienega de Pitas

Nº CAT	Colección	PAIS	ENTIDAD ESTATAL	LOCALIDAD
27090	ICN	COL	Cesar	Municipio San Martin, Aguachica
27636	ICN	COL	Bolívar	Municipio San Jacinto del Cauca, Tenche
27622	ICN	COL	Bolívar	Municipio San Jacinto del Cauca, Tenche
32451	ICN	COL	Magdalena	Municipios de Pivijay y Remolino, El Presidio
17963	ICN	COL	Magdalena	"los cocos" -Isla de Salamanca
17964	ICN	COL	Magdalena	"los cocos" -Isla de Salamanca
25699	ICN	COL	Bolívar	Municipio San Jacinto del Cauca, Tenche
6187	ICN	COL	Bolívar	Municipio San Jacinto del Cauca, Tenche
6188	ICN	COL	Bolívar	Municipio San Jacinto del Cauca, Tenche
6209	ICN	COL	Bolívar	Municipio Cicuco, Yati
6210	ICN	COL	Bolívar	Municipio Cicuco, Yati
25652	ICN	COL	Casanare	Mani, margen derecha, R. Cusiana
24270	ICN	COL	Casanare	Intendencia de Casanare, Tsamani
20953	ICN	COL	Vichada	Vinchada, Pto Carreño
3961	ICN		Norte de Santander	Cúcuta
2752	MLS-orn	COL	Antioquia	Casabe
2753	MLS-orn	COL	Antioquia	Casabe
2754	MLS-orn	COL	Antioquia	Casabe
2756	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Cúcuta
2759	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Cúcuta
2765	MLS-orn	COL	Norte de Santander	La Mucurera, Norte De Cúcuta
2767	MLS-orn	COL	Norte de Santander	La Mucurera, Norte De Cúcuta
2760	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Cúcuta, El Rodeo
2761	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Cúcuta, El Rodeo
2762	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Cúcuta, El Rodeo
2757	MLS-orn	COL	Norte de Santander	La Arenosa, N de Cúcuta
2763	MLS-orn	COL	Norte de Santander	La Arenosa, N de Cúcuta
2764	MLS-orn	COL	Norte de Santander	La Arenosa, N de Cúcuta
2766	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Zulia, Rio, Oeste de Cúcuta
2769	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Zulia, Rio 60 KM N de Cúcuta
2770	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Zulia, Rio 60 KM N de Cúcuta
2768	MLS-orn	COL	Norte de Santander	Astillero, Rio Zulia
499	IAvH	COL	Vichada	Tuparro
6597	IAvH	COL	Cundinamarca	Parate bueno
2692	IAvH	COL	Magdalena	Sta Marta Tayrona
5879	IAvH	COL	Guajira	Macuira
15187	IAvH	COL	Sucre	Corregimiento santiago apostol
15180	IAvH	COL	Sucre	Corregimiento santiago apostol
7014	IAvH	COL	Bolívar	Mun Sambrano, Monterrey Forestal
7540	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca
127	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
45	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
47	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
46	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
4713	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
827	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
720	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7
729	IAvH	COL	Magdalena	Isla Salamanca KM 7



Lista de todos los ejemplares del género *Hypnelus* utilizados en los análisis genéticos, sus números de catálogo, museo al cual pertenecen y la localidad. Todas las muestras son de Venezuela. Los genes secuenciados de indican con un punto negro: genes mitocondriales ND2 y Cyt b e intron 5 del gen nuclear AK1.

# CATALOGO/ CAMPO	COLECCION	ESTADO	LOCALIDAD	Tipo de muestra.	ND2	Cyt b	AK1
VCM001	Este estudio	Falcon	Las Crucecitas	Músculo	•	•	
VCM002	Este estudio	Falcon	Las Crucecitas	Músculo	•	•	
VCM003	Este estudio	Zulia	Calle Larga	Músculo		•	
VCM004	Este estudio	Zulia	Calle Larga	Músculo	•	•	•
VCM005	Este estudio	Zulia	Fundo Bari, Campo Rosario	Músculo		•	•
VCM006	Este estudio	Zulia	Fundo Bari, Campo Rosario	Músculo		•	
VCM007	Este estudio	Zulia	Fundo Bari, Campo Rosario	Músculo		•	
VCM008	Este estudio	Zulia	Fundo Bari, Campo Rosario	Músculo		•	
VCM009	Este estudio	Zulia	Machiques	Músculo		•	
VCM010	Este estudio	Zulia	Cerro Mirador	Músculo		•	
VCM011	Este estudio	Zulia	Cerro Mirador	Músculo		•	
VCM012	Este estudio	Zulia	Santa Barbara	Músculo		•	
VCM013	Este estudio	Zulia	Santa Barbara	Músculo		•	
VCM014	Este estudio	Zulia	Santa Barbara	Músculo		•	
VCM015	Este estudio	Zulia	Santa Barbara	Músculo		•	
VCM016	Este estudio	Trujillo	Trujillito	Músculo		•	
VCM017	Este estudio	Trujillo	Trujillito	Músculo	•	•	
VCM018	Este estudio	Zulia	Mene grande-San Timoteo	Músculo	•	•	
VCM019	Este estudio	Zulia	Mene grande-San Timoteo	Músculo	•	•	
VCM020	Este estudio	Zulia	Sector los Oliva	Músculo	•	•	
VCM021	Este estudio	Zulia	Sector los Oliva	Músculo	•	•	
VCM028	Este estudio	Falcon	Pueblo Nuevo Paraguaná	Músculo	•	•	
VCM029	Este estudio	Falcon	Pueblo Nuevo Paraguaná	Músculo		•	
VCM030	Este estudio	Falcon	Sector río Seco	Músculo	•	•	
VCM031	Este estudio	Falcon	Sector río Seco	Músculo		•	
VCM033	Este estudio	Falcon	Moturo	Músculo		•	
VCM035	Este estudio	Falcon	Moturo	Músculo	•	•	
13629	MHNLS	ZULIA	Grano de Oro	Músculo	•	•	•
13630	MHNLS	ZULIA	Grano de Oro	Músculo	•	•	
13632	MHNLS	ZULIA	Grano de Oro	Músculo	•	•	•
13636	MHNLS	ZULIA	Grano de Oro	Músculo	•	•	
13540	MHNLS (tejido COP)	ZULIA	Grano de Oro	Músculo	•	•	

Continuación de la lista.

CATALOGO	COLECCION	ESTADO	LOCALIDAD	Obs.	ND2	Cyt b	AK1
80348	COP	Bolivar	Río Caroni	Músculo	•		
80488	COP	Bolivar	Río caroni	Músculo			•
81678	COP	Falcon	Cuare	Músculo		•	•
81679	COP	Falcon	Cuare	Músculo		•	
81918	COP	Zulia	Grano de oro	Músculo		•	
81919	COP	Zulia	Grano de Oro	Músculo		•	•
82542	COP	Delta Amacuro	Macareo Punta Pescador	Músculo	•	•	•
82543	COP	Delta Amacuro	Macareo Punta Pescador	Músculo		•	•
Ch5304	virginia sanz	Nueva Esparta	Chacaracual	Sangre	•	•	
Mu5243	virginia sanz	Nueva Esparta	Murrion	Plumas	•	•	•
Tg5009	virginia sanz	Nueva Esparta	Tragaplata	Sangre	•	•	
Tg4103	virginia sanz	Nueva Esparta	Tragaplata	Plumas	•	•	•