

COMENTARIO

Biogeografía de aves en el neotrópico: jerarquías conceptuales y perspectivas para futuras investigaciones*

Biogeography of neotropical birds: conceptual hierarchies and prospects for future research

FRANÇOIS VUILLEUMIER

Department of Ornithology, American Museum of Natural History,
Central Park West at 79th Street New York, New York 10024, USA

RESUMEN

La Región Neotropical es definida aquí como la región que incluye a México aproximadamente desde el Trópico de Cáncer, toda América Central hasta Panamá, América del Sur hasta el archipiélago del Cabo de Hornos, y los archipiélagos de las Antillas y Galápagos. Una revisión de la literatura biogeográfica existente sobre la avifauna neotropical, es llevada a cabo por medio de un análisis de varios elementos faunísticos como un intento de detectar sus orígenes en el tiempo y el espacio. Sin embargo, en el presente trabajo, esta literatura es revisada en un contexto más bien conceptual que histórico, de jerarquías de niveles de análisis y de jerarquías de niveles de percepción espacial. Después de resumir la base de datos (paleontológicos, taxonómicos, distribucionales y ecológicos) que apoyan los estudios biogeográficos sobre las aves del Neotrópico, tres escenarios conceptuales son descritos. El primero, organiza una muestra de la literatura de biogeografía ornitológica neotropical en tres niveles: histórico, ecológico y teórico. En el segundo esquema, unidades conceptuales son integradas en cuatro niveles espacio-temporales que corresponden a cuatro dominios de la biogeografía: el equilibrio no-interactivo, el equilibrio post-interactivo, el equilibrio evolutivo y de especiación, y el equilibrio paleontológico o paleobiogeográfico. El tercer cuadro posee una jerarquía de cinco niveles de percepción espacial de los fenómenos biogeográficos: la estación, el biótomo, el sector, la región y el continente. Dos ejemplos extraídos de estudios en los biomas del páramo y de la puna de los altos Andes de América del Sur, sirven para ilustrar gráfica y concretamente el proceso jerárquico. Finalmente, se proponen estudios a largo plazo, factibles por investigadores residentes trabajando en centros (laboratorios, institutos, museos, etc.) ubicados en la Región Neotropical. La jerarquía espacial de cinco niveles de percepción sugerida aquí permite a la vez estudios locales a gran escala o investigaciones más globales a pequeña escala, la realización de todas dependerá de los recursos (en personal, fondos y material técnico) disponibles de cada centro. Al mismo tiempo, la organización jerarquizada permite la integración entre los problemas analizados a varios niveles. Los investigadores que trabajan en varias escalas pueden entonces, si lo quieren, integrar sus proyectos, pero al mismo tiempo pueden mantener la singularidad de cada proyecto.

Palabras claves: Biogeografía, Región Neotropical, aves, jerarquías.

ABSTRACT

The Neotropical Region is defined here as the area from about the Tropic of Cancer in Mexico south through Central America to Panamá, the whole of South America south to the Cape Horn archipelago, and the archipelagos of the West Indies and Galápagos. The ornithological literature on the neotropical fauna could be reviewed in order to analyze the various elements of the fauna and to trace their respective origins in time and space. However, in the present paper this literature is reviewed instead from the point of view of hierarchic levels of analysis and of hierarchic levels of perception. After a summary of the data base used for biogeographic studies on neotropical birds (paleontological, taxonomical, distributional, and ecological data), three conceptual frameworks are described. The first organizes biogeography into three levels: historical, ecological, and theoretical. In the second scheme conceptual units are integrated into four spatio-temporal levels which correspond to four domains of biogeography: non-interactive equilibrium, assortative equilibrium, evolutionary or speciation equilibrium, and paleontological or paleobiogeographic equilibrium. The third framework contains a hierarchy of five levels of spatial perception of biogeographic phenomena: the station, the biotope, the sector, the region, and the continent. Two examples taken from studies in the high Andean páramo and puna biomes illustrate graphically and concretely the hierarchic nature of biogeographic processes. Finally, a research program is proposed for long-term projects feasible from research centers located in the Neotropical Region and manned by resident personnel. The five-level spatial hierarchy permits one to carry out local studies at a large map scale as well as more global projects at a smaller map scale. The choice of project and of level(s) of approach must be dictated by the personnel, financial and technical resources available to a given research center. Such a hierarchic organization should permit cross-fertilization between and among various levels (and of course between and among the various questions asked at each level). Consequently, investigators working at different levels should be able to integrate their studies yet maintain the uniqueness of their project.

Key words: Biogeography, Neotropical Region, birds, hierarchies.

* Dedicado a la memoria de mi padre, Willy Vuilleumier

(Recibido el 18 de noviembre de 1992; aceptado el 25 de enero de 1993.)

INTRODUCCION

La biogeografía moderna presenta varias ópticas de investigación y, desde luego, varios métodos. Esta ciencia puede ser practicada a nivel de unidades taxonómicas (familia, género, especie, subespecie), a nivel de comunidades de especies (por ejemplo, "guilds" o gremios), o a nivel de la fauna o flora de una zona o región del mundo (sobre el concepto de unidades biogeográficas, véase Ghiselin 1980). Para algunos la biogeografía se deriva de la sistemática o taxonomía, pero para otros, es más bien derivada de la geografía. Para algunos investigadores la biogeografía es una ciencia con raíces en la ecología y la biología de poblaciones (MacArthur 1972), pero para otros es una ciencia que trata de determinar la historia distribucional de los seres orgánicos extinguidos o vivos (biogeografía histórica: Wiley 1981, 1988). Esta gran variabilidad de puntos de vista ha sido explicada en los trabajos de Ball (1976), Vuilleumier (1975, 1978, 1985a), Keast (1977, 1991), Blondel (1979), Blondel & Choisy (1983), Rosen (1978), Platnick & Nelson (1978), Nelson & Platnick (1980), Croizat-Chaley (1976), Simpson (1980: 191-255), Cracraft (1982), Endler (1982a, 1982b), Simberloff (1983) y Llorente & Espinosa (1991).

Una discusión crítica de la validez relativa de tal o cual punto de vista o método, aunque interesantísima, está fuera del tema de mi ensayo. Tampoco puedo discutir aquí el problema de la interfase entre la filosofía de la ciencia y la biogeografía, o la cuestión del reemplazo de paradigmas en biogeografía. Simberloff (1983) sugirió que las dificultades conceptuales de la biogeografía moderna podrían ser resueltas por el empleo de métodos de refutación de hipótesis, según las proposiciones del filósofo de la ciencia Popper (véase Popper 1972). Con esta afirmación no estoy enteramente de acuerdo, pues me parece que la refutación puede llevarse a cabo solamente en las ciencias experimentales como la física, y no en las ciencias históricas como la biogeografía o la evolución. No creo que necesitemos (o quizás podemos) verdaderamente refutar hipótesis en biogeografía, pero tenemos que presentar nuestras conclusiones claramente y proponer hipótesis que uno pueda

poner a prueba, y, según el caso, rechazar o aceptar.

Creo útil indicar al lector, que personalmente prefiero métodos múltiples adaptados a los múltiples problemas biogeográficos que un método único y aparentemente sencillo supuestamente diseñado para contestar preguntas muy generales basadas en la noción de un patrón universal. Creo que la multiplicidad de enfoques y de métodos disponibles para la solución de problemas biogeográficos reflejan la complejidad distribucional del mundo biológico. En consecuencia, estoy más de acuerdo con biogeógrafos como Keast (1977), Simpson (1980: 191), McDowall (1980) o Endler (1982a: 353), y menos con otros como Croizat-Chaley (1976), Ball (1980), Cracraft (1982) o Nelson & Platnick (1980).

Esta revisión sobre biogeografía de aves en el Neotrópico tiene tres objetivos: (1) Organizar una serie de trabajos biogeográficos según varios cuadros conceptuales y jerárquicos, descritos en la ornitología por Vuilleumier (1975, 1978) y Blondel (1979, Blondel & Choisy 1983). (2) Clasificar una muestra de estudios biogeográficos, según el esquema espacio-ecológico de Long (1969, 1974) y Blondel (1979, Blondel & Choisy 1983) adaptado aquí para la Región Neotropical. (3) Proponer un programa de investigaciones concretas para el futuro. En un ensayo estimulante Reig (1991) trató de proponer varias maneras de mejorar el estudio de la biodiversidad en América Latina. Aquí trato de estimular especialmente los estudios de biogeografía de las aves de esta parte del mundo.

DEFINICION DE LA REGION NEOTROPICAL

La Región Neotropical es considerada aquí como la zona geográfica comprendida entre México (aproximadamente desde el Trópico de Cáncer) y el extremo sur de América del Sur en Chile y Argentina, e incluyendo el archipiélago del Cabo de Hornos (Fig. 1). En esta amplia zona queda incluida la parte tropical de México, toda América Central, América del Sur tropical y América del Sur templada al sur del Trópico de Capricornio. Las Islas Antillas, las Galápagos y las Malvinas

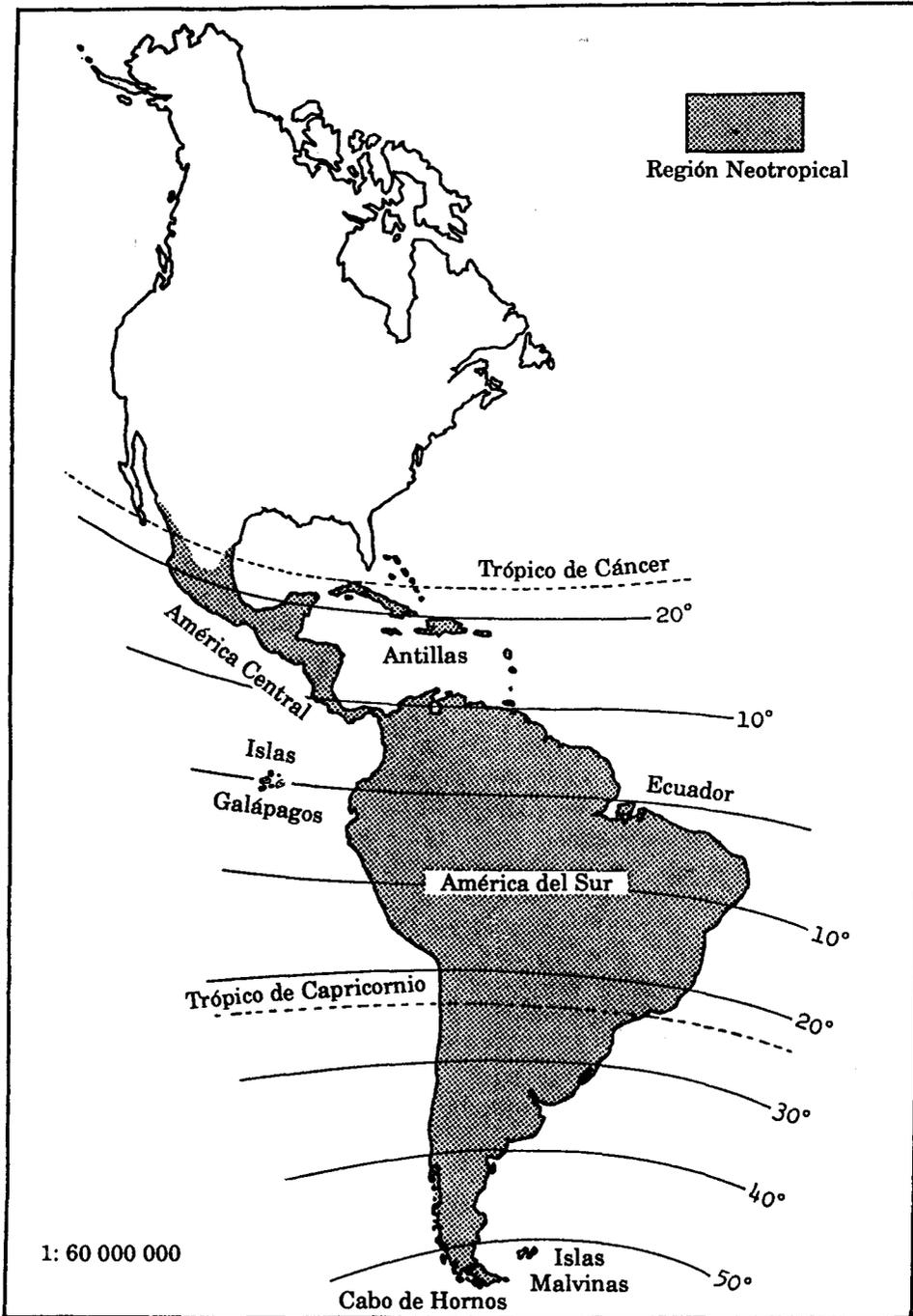


Fig. 1: La Región Neotropical (incluyendo las Antillas, las Galápagos y las Malvinas).

The Neotropical Region (including the West Indies, the Galápagos, and the Falkland Islands).

también son incluidas, así como todas las islas continentales cercanas a la zona delimitada (Fig. 1). La península de Baja California y algunas islas mexicanas (Revilla Gigedo) no son incluidas.

La definición utilizada aquí corresponde a la definición de otros biogeógrafos como Darlington (1957) y Mayr (1964a). Problemas de definición más precisos de los límites de la región, o de la delimitación de subregiones

dentro del Neotrópico (véase Rapaport 1968, Smith 1983) no son considerados aquí.

DATOS BASICOS PARA ESTUDIOS
BIOGEOGRAFICOS EN EL NEOTROPICO

LITERATURA CONSULTADA

Como la literatura perteneciente a la biogeografía de las aves neotropicales es muy rica, en este ensayo hice una selección de ciertos trabajos, elegidos para ilustrar los conceptos jerárquicos discutidos.

El libro de Rappole *et al.* (1983) contiene una lista parcial de más de 3.000 trabajos (pero no todos pertenecen a la Región Neotropical o son biogeográficos). Sin embargo, esta lista constituye una útil introducción a la literatura ornitológica/biogeográfica neotropical. Una lista bibliográfica fue publicada por Haffer (1974b) y algunos de los capítulos del libro "Neotropical Ornithology" (editado por Buckley *et al.* 1985) contienen muy buenas listas de referencias. Sin embargo, parecería muy útil recopilar una bibliografía anotada completa de los trabajos de biogeografía de las aves neotropicales, pues desgraciadamente muchas de las bibliotecas en los países de la Región Neotropical son insuficientes para realizar trabajos bibliográficos adecuados.

Datos paleontológicos

La lista de aves fósiles terrestres del continente sudamericano contiene aproximadamente 60 familias, 190 géneros y 280 especies (Vuilleumier 1984c, 1985b, 1985d, según datos en Brodkorb 1963, 1964, 1967, 1971, 1978 y otros trabajos más recientes, especialmente Campbell 1976, 1979, Tonni 1980 y Cuello 1988). El importante artículo sintético de Rich (1979) da una visión panorámica de las localidades con registro de aves fósiles en América del Sur (Fig. 2). Para las aves fósiles de las Antillas, véase entre otros, a Olson (1978), Olson & Hilgartner (1982), Pregill & Olson (1981) y Pregill (1981). Steadman (1981) publicó un trabajo preliminar sobre aves fósiles en las Galápagos. Vuilleumier & Andors (en prensa) analizaron las avifaunas fósiles de América del Sur y de Africa.

La Tabla 1 indica los números de taxones en faunas de América del Sur. Se ve, por ejemplo, que en el registro del Eoceno, del Oligoceno, del Mioceno y en el registro Huayqueriense del Plioceno, todos los géne-

TABLA 1

Números de familias, géneros y especies de no-passeriformes fósiles en América del Sur¹

Number of families, genera and species of fossil non-passeriformes in South America¹

Fauna	Familias		Géneros		Especies	
	Nº Total	Nº Extinguidas	Nº Total	Nº Extinguidas	Nº Total	Nº Extinguidas
1. Holoceno (Venezuela)	12	0	16	0	18	0
2. Holoceno (Argentina)	13	0	18	0	18	0
3. Pleistoceno tardío/ Holoceno (Brasil)	41	0	78	1	95	2
4. Pleistoceno tardío (Ecuador)	15	0	37	3	51	10
5. Pleistoceno tardío (Perú)	22	0	67	6	87	22
6. Pleistoceno, Lujaniense (Argentina)	6	0	7	3	11	9
7. Pleistoceno, Ensenadense (Argentina)	4	0	4	1	4	3
8. Plioceno, Montehermosano (Argentina)	6	2	8	6	10	10
9. Plioceno, Huayqueriense (Argentina)	4	4	5	5	5	5
10. Mioceno	10	2	15	15	19	19
11. Oligoceno	9	4	15	15	15	15
12. Eoceno	2	2	2	2	3	3

¹ Modificado de Vuilleumier (1985b).

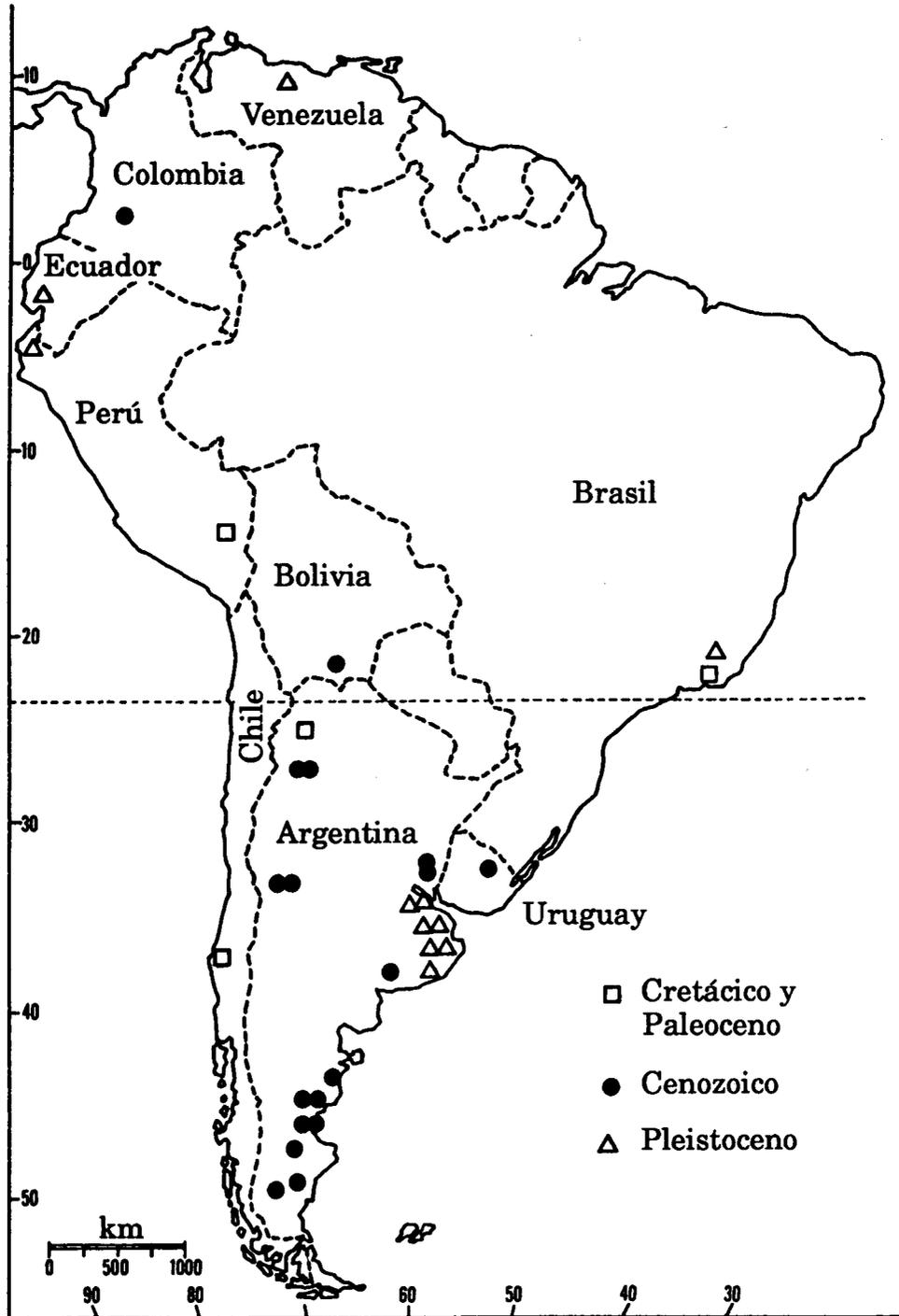


Fig. 2: Sitios con aves fósiles en América del Sur (redibujado de Rich 1979: 327).

Localities with fossil birds in South America (redrawn from Rich 1979: 327).

ros están extinguidos. También se observa que muchas especies del Lujaniense y del Ensenadense están extinguidas. Este tipo de información, mejor documentada y con-

firmada (véase Vuilleumier 1987), permitirá una reevaluación de la tasa de reemplazo y de la longevidad mediana de géneros y especies (véase Vuilleumier 1985d). La Tabla 2

TABLA 2

Número de familias y géneros de no-passeriformes fósiles en Sudamérica y Norteamérica¹

Number of families and genera of fossil non-passeriformes in South America and North America¹

	Solamente en Sudamérica	En Sudamérica y Norteamérica	Solamente en Norteamérica	Total
Familias				
Extinguidas	5	3	14	22
Vivas	13	29	6	48
Total	18	32	20	70
Géneros				
Extinguidos	49	2	95	146
Vivos	64	63	55	182
Total	113	65	150	328

¹ Datos preliminares de Norteamérica (según Vuilleumier 1985d)

compara de manera preliminar los números de familias y géneros fósiles en Sudamérica y Norteamérica. A nivel genérico, las avifaunas extinguidas de los dos continentes son muy distintas, pues sólo dos géneros del total de 146 están distribuidos en Norte y Sudamérica, sugiriendo que la diferenciación de las dos avifaunas se dio en aislamiento durante el Cenozoico, pero solamente un análisis más detallado permitirá resolver la cuestión. El intercambio faunístico a fines del Terciario ("Great Interchange") posiblemente involucró a los taxones de la Tabla 3.

TABLA 3

Taxones que posiblemente participaron en el intercambio a fines del terciario¹

Taxa that possibly took part in the interchange at the end of the Tertiary¹

Pasaje probable de Norteamérica a Sudamérica	Pasaje probable de Sudamérica a Norteamérica
Phoenicopteridae	Tinamidae
<i>Mergus</i> (Anatidae)	Teratomithidae*
<i>Ciconia</i> (Ciconiidae)	<i>Milvago</i> (Falconidae)
Cathartidae	Phorusrhacidae*
Cracidae	
Odontophorinae (Phasianidae)	
Burhinidae	

¹ Según interpretación preliminar de los datos fósiles (Vuilleumier 1985d).

Datos taxonómicos

Las dos publicaciones que resumen los datos taxonómicos básicos son, para Norteamérica hasta el Istmo de Panamá, la lista distribucional de la American Ornithologists' Union (AOU 1983) y, para América del Sur, la lista de Meyer de Schauensee (1966, véase también su guía de 1982). Se pueden añadir el libro de Blake (1977) y los volúmenes recientes de Peters Check-list editados por Mayr & Cottrell (1979) y Traylor (1979).

Mientras tanto, nuevas especies de aves son descritas cada año en el Neotrópico. En 10 años (1966-1975), 24 especies nuevas fueron descritas para Sudamérica y las Antillas, de las cuales 14-18 fueron consideradas "buenas" especies por Mayr & Vuilleumier (1983). Para 5 años (1976-1980), los números correspondientes son 13 y 10, respectivamente (Vuilleumier & Mayr 1987), y para los años 1981-1990, 21 y 13, respectivamente (Vuilleumier *et al.* 1992). El conocimiento taxonómico de las aves neotropicales comienza con la taxonomía alpha (descripción de nuevas especies, e.g., Rumboll 1974) y continúa con la taxonomía beta (revisión de géneros, e.g., Stiles 1983). Esas revisiones son realizadas con trabajo de museo por medio del estudio de caracteres morfológicos de pieles (color, medidas, etc.; ejemplo: Handford 1983), en el campo con la ayuda de técnicas etológicas (ejemplos: Lanyon 1967, 1978), o en el laboratorio con técnicas bioquímicas (ejemplo: Braun & Parker 1984). A nivel de la clasificación supragenérica, los taxónomos usan técnicas bioquímicas de separación de proteínas (Sibley *et al.* 1968), de hibridación de fragmentos de ADN (Sibley & Ahlquist 1981) o de secuencias de mtDNA (Zink *et al.* 1991), o hacen análisis de caracteres anatómicos (por ejemplo, lengua, Bock 1985; musculatura, Raikow 1978; Siringe, Lanyon 1983, Prum 1992; esqueleto, Feduccia 1974).

Aunque no son publicaciones técnicas, las mejores guías de campo reflejan el alcance taxonómico y distribucional del día (ejemplos: Ridgely 1976, Phelps & Meyer de Schauensee 1979, Bond 1980, Voous 1983, Sick 1984, Hilty & Brown 1986 y Fjeldsá & Krabbe 1991). Esas guías y otras en preparación resultan en parte del extenso conocimiento taxonómico y de campo de sus autores, quie-

nes muchas veces han publicado revisiones taxonómicas o estudios biogeográficos. Solamente hay un pequeño número de guías en español o portugués: Rand y Traylor (1954), Koepcke (1964), Olrog (1968), Phelps & Meyer de Schauensee (1979), Venegas & Jory (1979), Nores & Yzurieta (1980), Sick (1984), Araya y Millie (1986) y Clark (1986).

En un interesante artículo, Prance (1979) confeccionó la lista de herbarios en América del Sur. Una comparable, pero preliminar, recopilación de las colecciones ornitológicas en el Neotrópico es la de Escalante & Vuilleumier (1989) y también hay una lista para Norteamérica (Banks *et al.* 1973). La lista de los recursos museológicos en la Región Neotropical de Escalante & Vuilleumier (1989) incluye el nombre y la dirección de la colección, el nombre del conservador, el número de pieles y de especímenes anatómicos, la representación taxonómica y geográfica, la modalidad de préstamo, la biblioteca, etc. Durante mis viajes en el Neotrópico he encontrado estudiantes que ignoraban hasta la existencia de colecciones de referencia en su propio país, o quienes creían que la colección X o Y era inaccesible para estudios. Hay ricas colecciones en Argentina, Chile, Colombia, Brasil, México, Perú, Uruguay, Venezuela y otros países. Además sé, por experiencia personal, que algunas de estas colecciones no son mantenidas siempre en buen estado. La tarea de conservar, aumentar de manera razonable y valorizar este precioso material no-renovable es importantísima.

A pesar de la riqueza en museos de la Región Neotropical, el más rico material museológico para las aves del Neotrópico (incluyendo la mayoría de los tipos) se encuentra en Europa (especialmente en museos como los de Tring [Museo británico], Estocolmo, París, Bonn, Merseyside, Leiden y otros) y en los EE.UU. (especialmente en: el Museo Americano de Nueva York, el Museo Field de Chicago, el Museo Carnegie de Pittsburgh, el Museo de Zoología de la Universidad del Estado de Louisiana, la Colección Moore en Los Angeles, el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, el Museo Nacional de la Smithsonian Institution en Washington, la Academia de Ciencias Naturales de Philadelphia, entre otros). Estudiantes de América latina deberían estudiar este material en estos

centros y museos. Existen fondos para ayuda financiera parcial, como el Frank M. Chapman Fund del Museo Americano de Nueva York. En las décadas futuras es de esperar que el desarrollo de la ornitología en América Latina conducirá a más estudios taxonómicos básicos de parte de los mismos latinos. Este trabajo podría ser facilitado por la publicación de una lista de aves neotropicales en español y portugués, incluyendo indicaciones básicas sobre problemas de distribución, de ecología y de taxonomía todavía no resueltos.

Datos distribucionales

La obtención de datos sobre la distribución geográfica de las aves no es independiente de la obtención de datos taxonómicos. Durante estudios de campo en los que se recolectan muestras de pieles o de tejidos de especies, automáticamente se obtiene la información sobre su distribución. Datos distribucionales también se obtienen en trabajos museológicos, en los cuales pieles ya existentes son utilizadas, junto con los datos de la literatura (catálogo de C.E. Hellmayr en particular) para preparar mapas de distribución. Estudios faunísticos basados en extensos trabajos personales de campo y de museo incluyen los de Miller (1947, 1963), Slud (1964), Sick (1965, 1966), Wetmore (1965, 1968, 1972), Mayr & Phelps (1967), Haffer (1975), Roig & Contreras (1975), Short (1975), Willis & Eisenmann (1979), Schuchmann (1980), Belton (1984, 1985c) y Vuilleumier (1985). Importantes revisiones recientes de familias enteras son las de Snow (1973, 1975, 1982), Haffer (1974b), Traylor (1977, 1979), Vaurie (1980) y Short (1982).

Quiero mencionar aquí la diversidad de datos distribucionales en la Región Neotropical por medio de las Figs. 3, 4, 5, 6, 7 y 8, que dan una muestra de la cartografía existente. La Fig. 3 indica la distribución de varios grupos de aves, según autores que publicaron las localidades de recolección o de la observación en un mapa y/o en el texto. Elegidas para esta demostración figuran especies que viven en la selva húmeda baja (en los géneros *Columba* y *Euphonia*) y otras (en los géneros *Pterocnemia* y *Pseudoseisura*) que se encuentran en zonas estépicas o de monte. En cada caso, la distribución "puntual" (localidades) revela discontinuidades, y la distribución generalizada re-

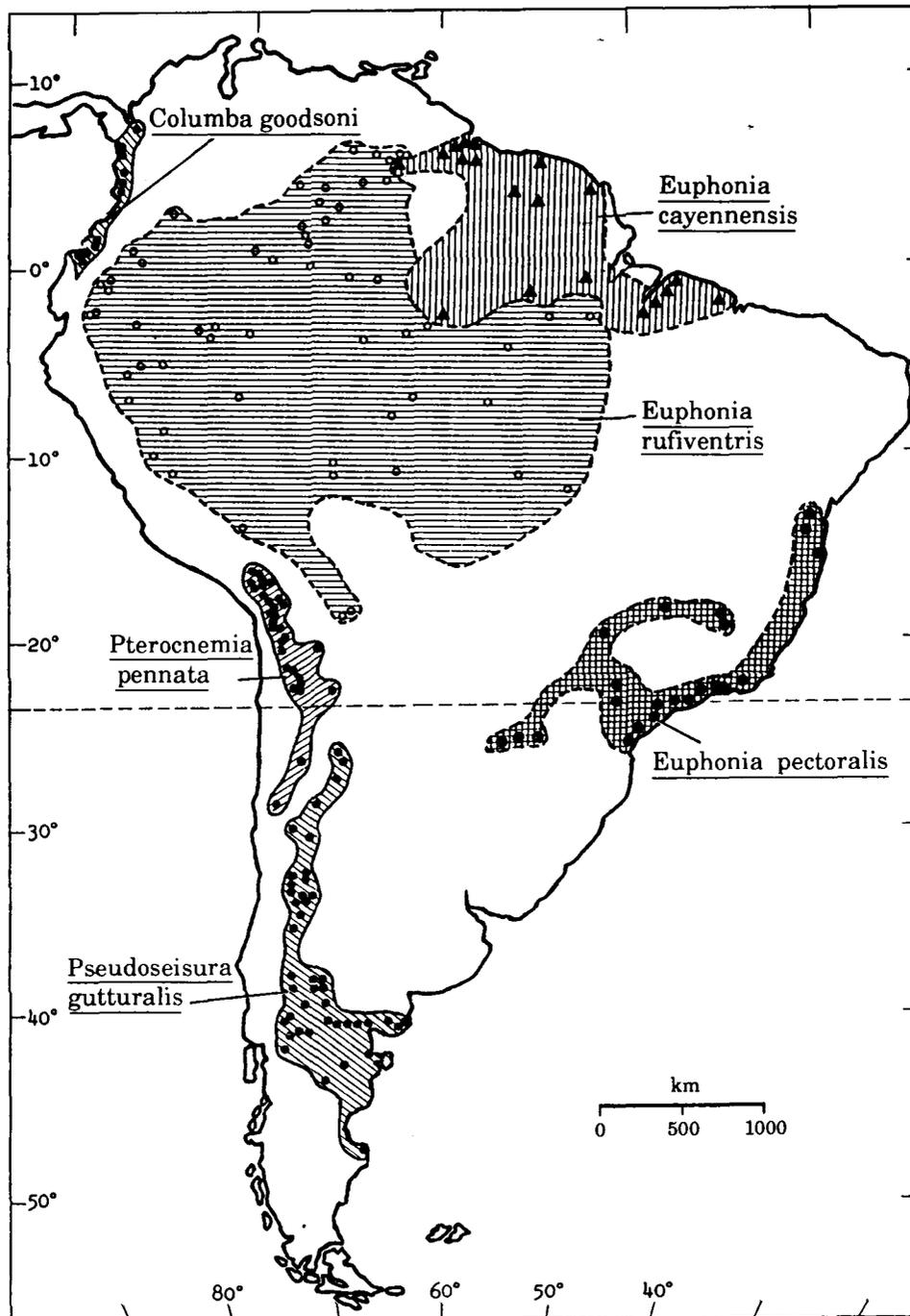


Fig. 3: Distribución de *Columba goodsoni* (redibujado de Haffer 1975, Fig. 21), *Euphonia* [*cayennensis*] superespecie (*E. cayennensis*, *E. rufiventris* y *E. pectoralis*; redibujado de Haffer 1970, Fig. 17), *Pterocnemia pennata* (redibujado de Plenge 1982, Fig. 1), y *Pseudoseisura gutturalis* (redibujado de Contreras 1977, Fig. 1).

Distribution of *Columba goodsoni* (redrawn from Haffer 1975, Fig. 21), *Euphonia* [*cayennensis*] superspecies (*E. cayennensis*, *E. rufiventris* and *E. pectoralis*; redrawn from Haffer 1970, Fig. 17), *Pterocnemia pennata* (redrawn from Plenge 1982, Fig. 1), and *Pseudoseisura gutturalis* (redrawn from Contreras 1977, Fig. 1).

presenta una abstracción de la realidad distribucional en el campo.

En las Figs. 4 y 5 se ilustran dos tipos de distribución en las regiones bajas de Sudamérica, ambas en la familia Ramphastidae. Haffer (1974b) no había sobrepuesto la distribución generalizada de la selva baja, aunque la había publicado en un mapa separado. La correspondencia o, al contrario, la ausencia de correspondencia entre la formación vegetal selva baja y la distribución de las aves es obvia. Aunque este tipo de sobreposición de mapas ecológicos y distribucionales existe para todas las especies y subespecies de la Región Afrotropical (Hall & Moreau 1970, Snow

1978), se nota la marcada ausencia de mapas semejantes para el Neotrópico.

En la Fig. 6 se ilustran relieves de distribución obtenidos después de haber sobrepuesto mapas individuales (una para cada especie) para los Tyrannidae (A) y para 360 especies de aves amazónicas (B). Este tipo de cartografía inmediatamente muestra zonas de alta densidad y zonas de baja densidad de especies, y permite la correlación de tales patrones con variables ambientales (pluviosidad) o de vegetación (biomas). La Fig. 7, dibujada de igual manera, ilustra la distribución de especies restringidas a una extensión espacial muy pequeña en Colombia y Ecuador.

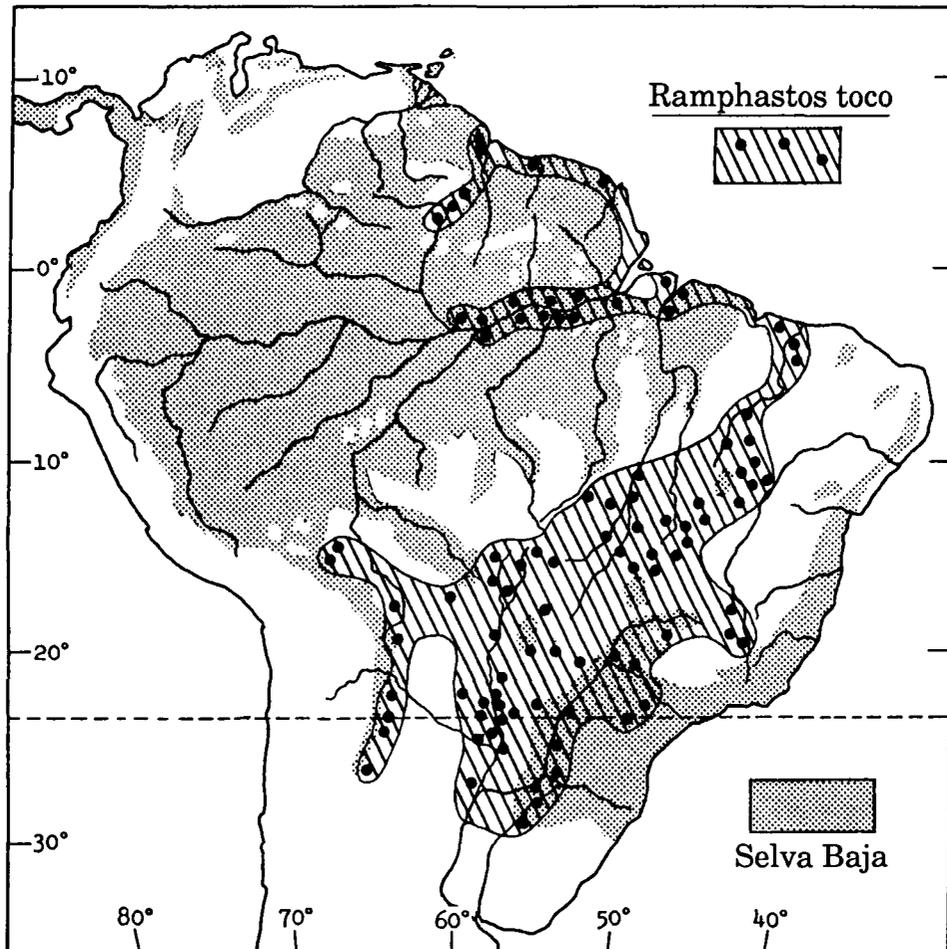


Fig. 4: Distribución de *Ramphastos toco* (Ramphastidae), sobrepuesta a la distribución de selvas húmedas bajas; la especie ocupa regiones no forestadas, o en la zona de selva amazónica, áreas abiertas a lo largo de ríos (redibujado de Haffer 1974b, Figs. 5.1 y 16.36).

Distribution of *Ramphastos toco* (Ramphastidae), superimposed on the distribution of lowland rainforests; the species occupies non-forested regions, or in the Amazonian forest region, open areas along rivers (redrawn from Haffer 1974b, Figs. 5.1 and 16.36).

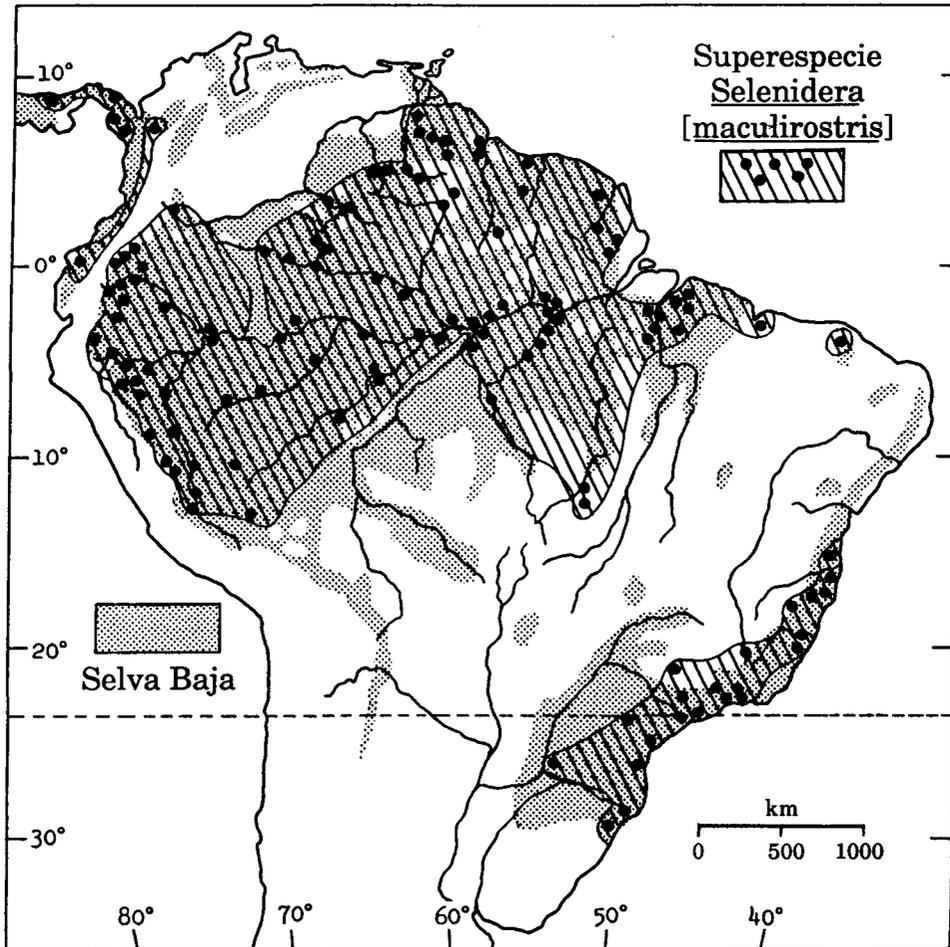


Fig. 5: Distribución de la superespecie *Selenidera* [*maculirostris*] sobrepuesta a la distribución de selvas húmedas bajas; la superespecie ocupa zonas de selva densa (redibujado de Haffer 1974b, Figs. 5.1 y 16.22).

Distribution of the *Selenidera* [*maculirostris*] superspecies superimposed on the distribution of lowland rainforests; the superspecies occupies zones of dense forests (redrawn from Haffer 1974b, Figs. 5.1 and 16.22).

La Fig. 8A está basada sobre la distribución (presencia o ausencia) de especies de Passeriformes en cuadrángulos de 100 x 100 km en Argentina. Como Rabinovich y Rapoport (1975) no publicaron el mapa de las formaciones vegetales en la misma página (o aun a la misma escala), esas zonas son dadas en la Fig. 8B para poder comparar la distribución numérica de las especies de aves y la distribución de la vegetación en este país.

Datos ecológicos

Comparándolos a otras partes del mundo, los datos ecológicos aprovechables para estudios biogeográficos en el Neotrópico son escasos.

Para muchas especies no poseemos más que algunas indicaciones anecdóticas sobre su preferencia ecológica, su abundancia relativa en los varios biótopos de su hábitat, su fenología de nidificación o sus movimientos migratorios. En muchas, quizás la mayoría, de las listas faunísticas publicadas antes de los años 60-70, las indicaciones ecológicas están ausentes o superficiales. La mejor información proviene de investigaciones más recientes, de carácter ecológico, especialmente estudios de campo a medio o largo plazo, como los trabajos de Koepcke (1954) en el Perú, de Lovejoy (1975) y de Novaes (1969, 1970, 1973) en Brasil, de Marchant (1958, 1960) en Ecuador, los numerosos trabajos de Skutch (ejemplo:

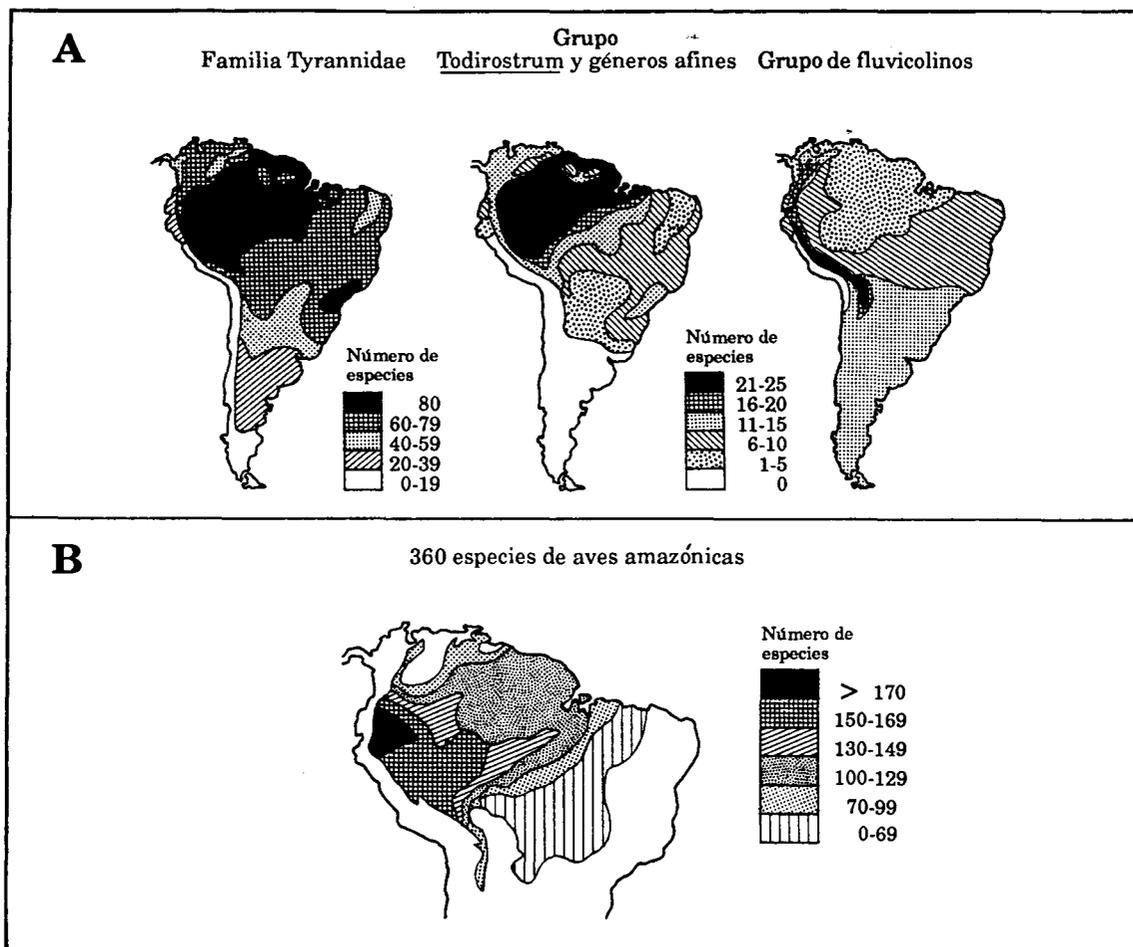


Fig. 6. A: Distribución de la familia Tyrannidae en América del Sur; izquierda: todas las especies; centro: grupo *Todirostrum*; derecha: fluvicolinos (redibujado de Fitzpatrick 1980, Figs. 1 y 2). B: Distribución de 360 especies de aves amazónicas (redibujado de Haffer 1978, Fig. 15).

A: Distribution of the family Tyrannidae in South America; left: all species; center: *Todirostrum* group; right: fluvicolines (redrawn from Fitzpatrick 1980, Figs. 1 and 2). B: Distribution of 360 species of Amazonian birds (redrawn from Haffer 1978, Fig. 15).

1972), los de Snow en Trinidad y otros sitios (por ejemplo: Snow & Snow 1964), de Grant y sus colaboradores en las Galápagos (por ejemplo: Abbott *et al.* 1977), de Terborgh y sus estudiantes en las Antillas (ejemplo: Terborgh *et al.* 1978) y en el Perú amazónico (ejemplo: Terborgh & Weske 1975), de Ramos y sus colaboradores en el sur de México (presentaciones orales en el II Congreso Ibero-Americano de Ornitología en Xalapa, 1983), de varios investigadores en Costa Rica (e.g. Wheelwright 1983, Stiles 1980) o en Panamá (ejemplos: Karr 1982a y Willis 1974 en Barro Colorado), y otros sitios de la Región Neotropical (Silva & Bello Fallavena 1981, Oniki & Willis 1982a, 1982b, 1982c, 1983a, 1983b, en

Brasil; Tostain 1980 en Guyana francesa; Jaksic & Feinsinger 1991 en Chile). Pero no debemos olvidar que, a pesar de toda esa actividad, todavía no tenemos una base ecológica suficiente. Johnston (1975: 237), por ejemplo, indicó claramente la falta de datos ecológicos a largo plazo en las Antillas.

TRES ARMAZONES GENERALES
PARA ESTRUCTURAR ESTUDIOS DE
BIOGEOGRAFIA NEOTROPICAL

Según las revisiones de Vuilleumier (1975, 1978), Ball (1976), Keast (1977), Simpson (1980) y Blondel & Choisy (1983), la biogeografía se ha desarrollado en tres grandes etapas

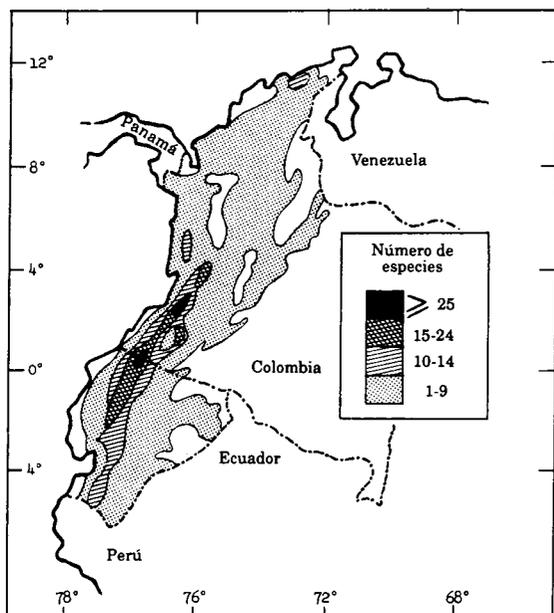


Fig. 7: Distribución de 155 especies de aves en Colombia y Ecuador con área de menos de 50.000 km² (redibujado de Terborgh & Winter 1982, Fig. 32.11).

Distribution of 155 bird species in Colombia and Ecuador with a range of less than 50,000 km² (redrawn from Terborgh & Winter 1982, Fig. 32.11).

históricas: descriptiva (llamada empírica por Ball 1976), analítica (o narrativa) y predictiva (o analítica, Ball 1976). La fase predictiva es más reciente que la fase analítica, y esta última es más reciente que la fase descriptiva. Pero los estudios biogeográficos publicados en los años ochenta y noventa corresponden a cada fase, pues todavía se necesita trabajo descriptivo para ciertos niveles, al mismo tiempo que se hace análisis y predicción a otros niveles. No haré la descripción de la historia de la biogeografía en el Neotrópico desde los orígenes lejanos hasta, por ejemplo, trabajos más recientes, como los de Von Ihering (1927), Reig (1968) y Rapoport (1968). Para un análisis crítico de la historia y del desarrollo de la biogeografía de aves en Norteamérica véase Vuilleumier & Andors (en prensa).

Voy a intentar clasificar algunos trabajos de biogeografía neotropical en términos de los niveles de acercamiento de Vuilleumier (1975: 446-471, Tabla V), luego, clasificaré ciertos trabajos de biogeografía neotropical según la escala espacio-temporal de

Vuilleumier (1978: 46-49), y, finalmente, presentaré los niveles de percepción espacial descritos por Long (1969, 1974) y Blondel (1979: 7-12; Blondel & Choisy 1983: 92-98) y los discutiré con referencia a un ejemplo concreto.

NIVELES DE ACERCAMIENTO Y UNIDADES DE ANALISIS

En 1975 describí seis unidades de análisis biogeográfico y una jerarquía de tres niveles de acercamiento. Esta clasificación será usada, con modificaciones menores, en la presente sección. Las Tablas 4 y 5 muestran, respectivamente, los niveles de acercamiento y las unidades de análisis. En cada tabla, el tipo de problema tradicionalmente preguntado es indicado, y se dan ejemplos neotropicales. Las Tablas 4 y 5 son parecidas a la Tabla V de Vuilleumier (1975: 447), pero con ciertas modificaciones. Además de dar más ejemplos, y solamente ejemplos pertenecientes a la Región Neotropical, la información en las Tablas 4 y 5 se presentan separadamente. En 1975 presenté los niveles y las unidades en una misma tabla, no ocurre lo mismo en esta ocasión. También hay 7 unidades de análisis en el presente trabajo, en vez de las 6 del trabajo anterior. Para señalar la interconexión entre niveles y unidades, algunos ejemplos son citados dos veces, una vez en cada tabla. Notar que los tres niveles adoptados (1: histórico, subdividido en dos: geográfico y ecológico; 2: ecológico y 3: teórico) contienen ejemplos de trabajos anteriormente llamados descriptivos, analíticos y predictivos.

ESCALA ESPACIO-TEMPORAL

La biogeografía puede ser definida como la ciencia de las relaciones de los seres vivos (en nuestro caso las aves) en el espacio y el tiempo. Como subrayó Deevey (1949: 1320), el biogeógrafo trabaja en primer lugar con especies, y el dato básico en biogeografía es un mapa de la distribución geográfica de una especie (concepto espacial). Pero George (1970: 17 et seq.), hablando de la geografía en general, correctamente indicó que el "visible" en geografía está el paisaje (definido como "la

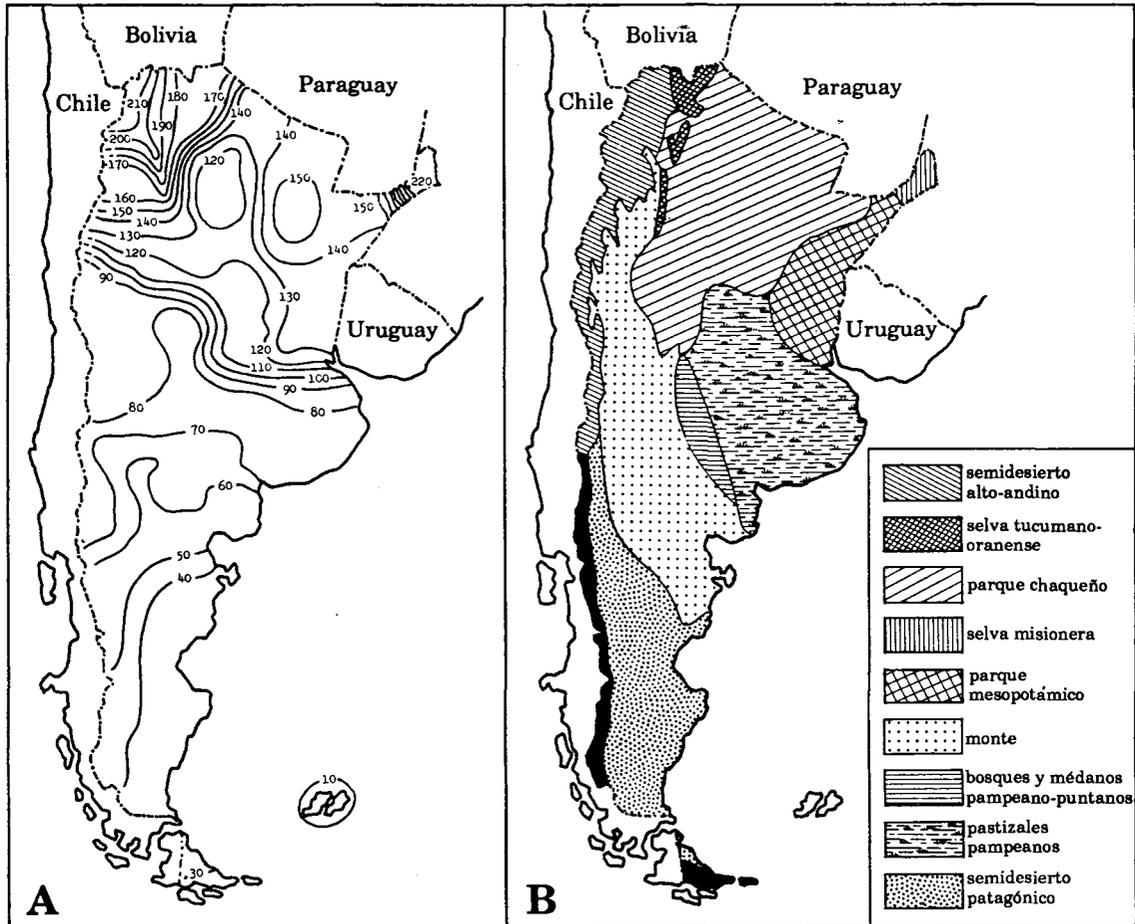


Fig. 8. A: Distribución de las especies de Passeriformes en Argentina. B: Regiones de vegetación de Argentina (mancha negra: selva andino-patagónica) (redibujado de Rabinovich y Rapoport 1975, Figs. 1 y 2).

A: Distribution of the species of Passeriformes in Argentina. B: Vegetation zones of Argentina (black area: Andean-Patagonian forest) (redrawn from Rabinovich and Rapoport 1975, Figs. 1 and 2).

resultante de herencias o de fuerzas pasadas o presentes que, en sí, escapan del dominio del visible, tanto las largas secuencias de eventos geológicos o históricos como los flujos de capitales o las redes de dirección y de decisión ligadas a las estructuras” (George 1970: 20). Entonces, el mapa en geografía es “una representación figurativa y un repertorio a escala convencional de todo lo que es observable en el campo y traducible gráficamente” (George 1970: 22).

Traduciendo los comentarios de George, de la geografía en general a la biogeografía de aves en particular, me parece que el visible en biogeografía es la unidad poblacional local de una especie, y que el mapa de distribución de

esta especie es una representación más o menos abstracta del visible (el “invisible”). Entonces, en biogeografía como en geografía, “raros son los datos... totalmente visibles—hasta cierto punto no existen— pues la explicación del visible siempre debe ser búsqueda en el invisible...” (George 1970: 20).

Las cosas se complican aún más cuando el concepto temporal se sobrepone al concepto espacial, porque la representación biogeográfica (el mapa distribucional de una especie) no es solamente un documento al límite entre el visible y el invisible, también es un documento con raíces históricas, pues la distribución geográfica moderna de las especies siempre tiene antecedentes en el pasado. La

TABLA 4

Niveles de acercamiento para problemas de biogeografía en la Región Neotropical

Levels of perception for biogeographic problems in the Neotropical Region

-
- A. Nivel histórico
1. Acercamiento geográfico
(¿Cuáles son los orígenes de la unidad de estudio elegida para análisis? ¿De dónde vienen los elementos faunísticos que componen una fauna? ¿Cómo se puede explicar la tasa de endemismo observada en una fauna?).
Ejemplos: avifauna del Cerro de la Muerte (Wolf 1976); origen de *Buteo galapagoensis* (Vooou & de Vries 1978); origen de los Geospizinae (Steadman 1982); origen de la avifauna de las Antillas (Berlioz 1959, Bond 1978, 1979); origen de la avifauna de Pantepui (Chapman 1931, Mayr & Phelps 1967, Cook 1974); aves de Guatemala (Griscom 1932); origen de las aves de México (Griscom 1950); diferenciación de la fauna de Sudamérica (Dorst 1976, Cracraft 1973, Von Ihering 1927); avifauna terciaria de las Américas (Mayr 1964b); reemplazo en avifaunas fósiles de América del Sur (Vuilleumier 1984c, 1985b, 1985d).
 2. Acercamiento ecológico
(¿De dónde se originaron las aves de un bioma o de una formación ecológica definida? ¿Cuáles son los elementos faunísticos y sus niveles de endemismo en la avifauna de un hábitat? ¿Cómo se efectúa la especiación inter o intrabioma?).
Ejemplos: origen de aves de páramos y de puna (Dorst 1967, Vuilleumier 1980b, 1984a, 1984b, 1986, Vuilleumier & Simberloff 1980); avifauna de la Cordillera de la Costa de Venezuela (Phelps 1966); origen de la fauna de bosques de *Nothofagus* (Vuilleumier 1985c); especiación y origen de la fauna amazónica (Haffer 1969, 1970a, 1974b, 1978, Beven *et al.* 1984).
- B. Nivel ecológico y acercamiento funcional (o "trófico")
(¿Cuál es el papel de la integración trófica entre las especies que componen una comunidad para la comprensión del origen de esta comunidad? ¿Cuál es el papel de la separación de nichos entre especies en el desarrollo de una comunidad o fauna? ¿Papel respectivo de la divergencia filogenética y de la convergencia en la historia de comunidades?).
Ejemplos: distribución de *Geospiza* (Abbott *et al.* 1977, Connor & Simberloff 1978); colibríes de las Antillas (Schuchmann 1980); avifauna mediterránea de Chile y de otros continentes (Blondel *et al.* 1984); comunidades antillanas (Case *et al.* 1983, Terborgh & Faaborg 1980); avifauna de Chile (Cody 1970); colibríes de Trinidad y Tobago (Feinsinger & Swann 1982, Feinsinger *et al.* 1985); avifaunas selváticas (Karr 1976, 1980); diversificación de los Tyrannidae (Keast 1972); agrupaciones sociales de aves andinas (Moynihan 1979).
- C. Nivel teórico y acercamiento de verificación de hipótesis.
(¿Cómo se integran los procesos fundamentales de biogeografía: colonización y extinción? ¿Cuál es la tasa de reemplazo en avifaunas insulares? ¿Cómo colonizan las aves un biótomo nuevo?).
Ejemplos: verificación de la teoría de refugios en Amazonia (Beven *et al.* 1984, Oren 1982); verificación de la teoría de convergencia (Blondel *et al.* 1984); verificación de patrones insulares en aves antillanas (Gotelli & Abele 1982, Terborgh 1973, Vergara 1988); extinción en Barro Colorado (Karr 1982a, 1982b, Willis 1974); dinamismo avifaunístico en islas de hábitat (Willis 1979, Oren 1982, Leck 1979, Lovejoy 1980); compensación de densidad (MacArthur *et al.* 1972, Terborgh *et al.* 1978); ciclo del taxón (Ricklefs 1970, Ricklefs & Cox 1972, 1978); colonización de biotopos secundarios (Terborgh & Weske 1969); competencia interespecífica en las aves andinas (Terborgh & Weske 1975, Vuilleumier & Simberloff 1980); verificación del concepto de vicarianza (Pregill 1981).
-

biogeografía es una ciencia compleja, en primer lugar porque el documento fundamental está basado en datos provenientes de un nivel ya abstracto (el mapa), y en segundo lugar porque el concepto temporal modifica la interpretación en otra dimensión. Por esas razones, probablemente, tenemos hoy en biogeografía un debate, a veces violento, entre aquellos que trabajan a escalas distintas, sin que las escalas, y luego los documentos fundamentales, se sobrepongan o se acerquen. En otras palabras, y parafraseando a Sautter (1975: 260), quien hablaba sobre geografía en general, hay una biogeografía de base y otra de cumbre. El esquema que propuse en 1978 y que discuto con modificaciones aquí, está diseñado para ordenar varios niveles de investi-

gación en biogeografía neotropical, a varias escalas y para tratar de acercarse a la realidad espacio-temporal.

En la Fig. 9, la escala temporal (en años, eje horizontal) y la escala espacial (en km², eje vertical), sirven para delimitar de manera aproximada varios dominios de la biogeografía contemporánea (A, B, C y D) organizados en una jerarquía (Fig. 10). Las letras A, B, C y D corresponden a uno de cuatro niveles jerárquicos sobrepuestos e interrelacionados, mencionados en términos de los "equilibrios" definidos por Simberloff (1974: 177, Tabla 1; véase también Simberloff & Wilson 1970 y Wilson 1969) y adaptados con ciertas modificaciones aquí. En particular, el equilibrio evolutivo o especiacional y el equilibrio

TABLA 5

Unidades de análisis en estudios de biogeografía en la Región Neotropical

Units of analysis in biogeographic studies in the Neotropical Region

1. Unidad de colonización o de propagación, a nivel de individuos o de una población de una especie (propagulo).
Ejemplos: colonización de aves en Antillas (Terborgh *et al.* 1978); expansión de *Elanus leucurus* (Eisenmann 1971) y *Bubulcus ibis* (Handtke & Mauerberger 1977, Strange 1979); especiación en Geospizidae (Grant 1981); colonización de biótotos secundarios (Terborgh *et al.* 1978).
2. Taxón a nivel de la especie, de la superespecie, o del grupo de especies afines.
Ejemplos: historia de *Zonotrichia capensis* (Chapman 1940, Handford 1983); distribución de *Picoides mixtus* y centros de endemismo (Contreras 1980); zoogeografía de *Penelope albipennis* (Eley 1982); distribución de *Atlapetes schistaceus* (Paynter 1972).
3. Taxón a nivel del género o de la familia.
Ejemplos: distribución de *Momotus* (Chapman 1923); distribución de familias antillanas (Gotelli & Abele 1982); género *Atlapetes* (Paynter 1978); *Myiarchus* en las Antillas (Lanyon 1967); diversificación de Tyrannidae (Keast 1972); origen de los Geospizidae (Steadman 1982); especiación de Ramphastidae y Galbulidae (Haffer 1974b).
4. Agrupación local de especies del mismo nivel trófico o funcional en la comunidad ("guild" o gremio sensu Root 1967).
Ejemplos: colibríes de altura en Colombia (Berlioz 1974); comunidades antillanas (Case *et al.* 1983); colibríes de Trinidad y Tobago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger *et al.* 1985); aves de Mato Grosso (Fry 1970); avifaunas de selva (Karr 1980, Pearson 1977); aves de rapiña y aves acuáticas de Sudamérica (Reichholf 1974, 1975).
5. Avifauna de una unidad de vegetación bien definida.
Ejemplos: avifauna del Chaco (Short 1975, Bucher 1980); avifauna del Cerrado (Sick 1965, 1966); avifauna de bosques de *Nothofagus* (Vuilleumier 1985c); avifauna de sabanas de pinos en Nicaragua (Howell 1971); avifauna de desiertos peruanos (Koeppcke & Koeppcke 1953, Koeppcke 1963); avifauna de zonas abiertas del NO de Sudamérica (Haffer 1967); avifauna de páramos y de puna (Dorst 1967, Vuilleumier 1986).
6. Avifauna regional o de una subdivisión política del Neotrópico.
Ejemplos: distribución de Passeriformes en Argentina (Rabinovich & Rapoport 1975); aves de Mendoza (Roig & Contreras 1975); aves de Guatemala (Griscom 1932); aves de México (Griscom 1950); aves de Chile (Cody 1970); aves del alto Maraño (Dorst 1957).
7. Avifauna de la Región Neotropical o de una subdivisión mayor.
Ejemplos: avifauna de Galápagos (Swarth 1934, Dorst 1959, Harris 1973, Powell 1975); avifauna de América Central (Howell 1969); avifauna de las Antillas (Berlioz 1959, Olson 1978, Pregill 1981, Pregill & Olson 1981); avifauna de América del Sur (Von Ihering 1927, Vuilleumier 1984c, 1985b, 1985d); avifauna de las Américas (Mayr 1964b).

paleogeográfico son poco o no explicados en el trabajo de Simberloff (1974). En la Tabla 6, se ejemplifican trabajos de biogeografía neotropical para varios equilibrios reconocidos.

Es importante notar que la dimensión espacial puede quedarse relativamente invariable aunque el tiempo sea largo (por ejemplo, evolución de la fauna en una isla pequeña, o casi no-dimensional, a lo largo del tiempo geológico). También la dimensión temporal puede ser mantenida más o menos "constante" mientras la dimensión espacial varía. Entonces, las modificaciones de la Fig. 9 pueden ser imaginadas fácilmente. En la próxima sección el espacio está considerado como variable, pero el tiempo invariable en el esquema de escalas de percepción ecológica.

Si el concepto de "equilibrio" es totalmente apropiado o no en biogeografía, está fuera del tema de este ensayo. Es suficiente decir que ciertos autores, como Gilbert (1980), han re-

chazado parcialmente la validez de la teoría de equilibrio de biogeografía insular de MacArthur & Wilson (1967). Ciertos fenómenos, como la "compensación de densidad" (MacArthur *et al.* 1972) y la importancia relativa de la competencia interespecífica también son cuestionados (Jehl & Parkes 1983, Wright 1980, Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger *et al.* 1985). Aquí el término "equilibrio" está usado en el sentido de "steady-state" (estado estacionario).

ESCALAS DE PERCEPCION ESPACIAL

Los evolucionistas hacen esfuerzos para dar una estructura jerárquica a los dominios de la investigación evolutiva (por ejemplo, Mayr 1964c, Lewontin 1970, Darlington 1976, Gould 1982, Salthe 1985, Eldredge 1985, Vrba & Eldredge 1984, Vrba & Gould 1986). De

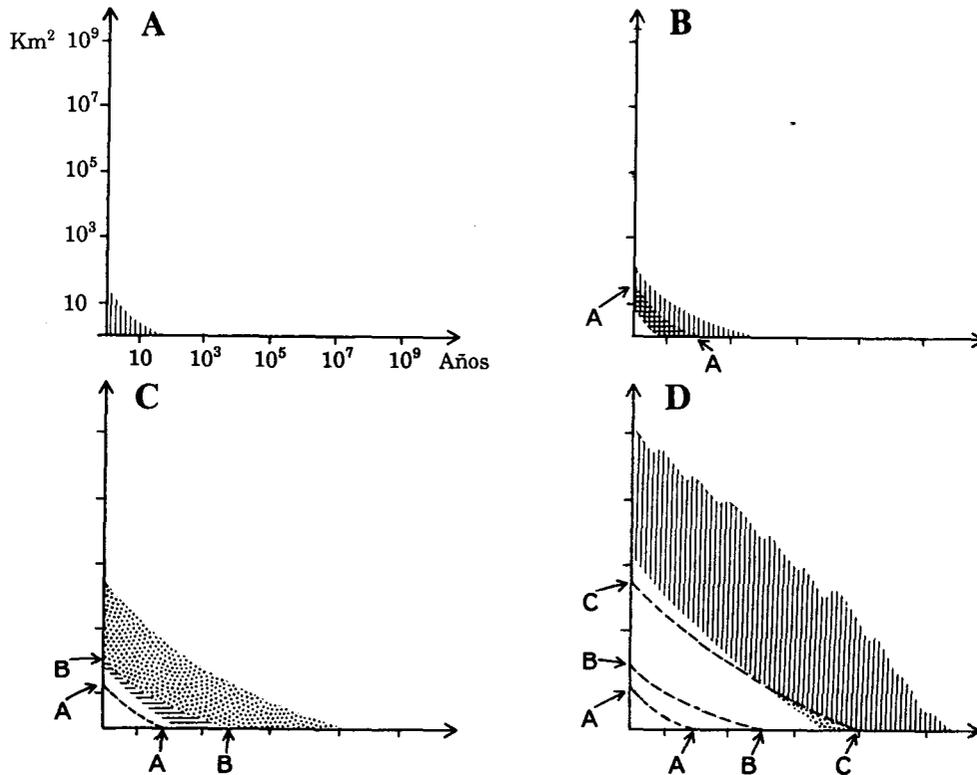


Fig. 9: Escalas espacio-temporales de varios dominios biogeográficos, explicados en una jerarquía en la Fig. 10. Las escalas espacial (en años) y temporal (en km²) están aproximadas (redibujado de Vuilleumier 1978, Fig. 1).

Spatio-temporal scales of various biogeographic domains, explained by way of a hierarchy in Fig. 10. The spatial scale (in years) and temporal scale (in km²) are approximate (redrawn from Vuilleumier 1978, Fig. 1).

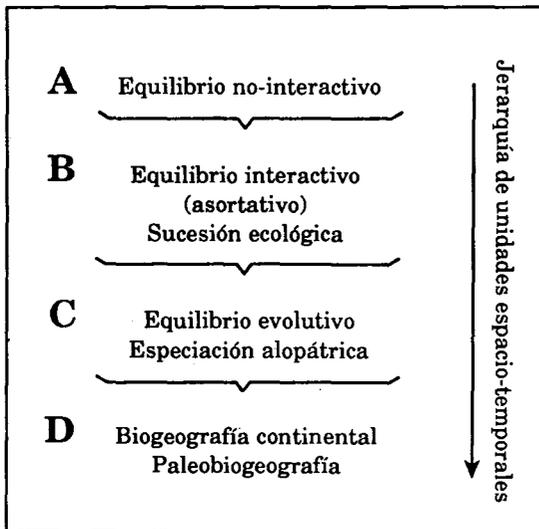


Fig. 10: Jerarquía de cuatro niveles espacio-temporales organizando varios dominios de la biogeografía contemporánea (según Vuilleumier 1978). Para las escalas espacial y temporal, véase Fig. 9.

Hierarchy of four spatio-temporal levels organizing several domains of current biogeography (according to Vuilleumier 1978). For the spatial and temporal scales see Fig. 9.

manera similar, el pensamiento de ciertos ecólogos está dirigido hacia una conceptualización jerárquica (Rowe 1961, Allen & Starr 1982, Kolasa 1989). Los biogeógrafos, sin embargo, parecen haber publicado poco todavía sobre jerarquías en su ciencia: los manuales de Pielou (1979) y de Brown & Gibson (1983), por ejemplo, están organizados más bien de manera temática que jerárquica.

Sin embargo, una estructura jerárquica parece indispensable para clasificar y ordenar racionalmente los trabajos ya hechos, y proponer una vista panorámica de lo que uno podría hacer en investigaciones futuras. Las dos jerarquías conceptuales discutidas en las secciones previas pueden ser útilmente complementadas por una tercera, derivada de los trabajos de Long (1969, 1974) para uso en manejo del paisaje, y aplicada por Blondel (1979: 7-34, Blondel & Choisy 1983) a la biogeografía de las aves.

La Región Neotropical posee una tremenda diversidad ecológica a nivel espacial

TABLA 6

Ejemplos de trabajos de biogeografía neotropical organizados según el esquema espacio-temporal¹
 Examples of neotropical biogeographic studies arranged according to a spatio-temporal framework¹

Nivel espacio-temporal ² y su correspondencia aproximada en Tabla 4	Ejemplos
<p>A. Equilibrio no interactivo³ (biogeografía teórica en Tabla 4) Tiempo ecológico corto Espacio restringido Inmigración, extinción Ambiente en estado estable, sin mayores cambios Parámetros <i>r</i>, <i>K</i>, dimensiones del nicho, dinamismo de la distribución</p>	<p>Expansión de <i>Elanus leucurus</i> (Eisenmann 1971), de <i>Bubulcus ibi</i> (Handtke & Mauersberger 1977, Strange 1979) Aves antillanas (Terborgh 1973, Terborgh & Faaborgh 1980, Terborgh <i>et al.</i> 1978, Johnston 1975) Hábitats secundarios (Terborgh & Weske 1969) Competencia en aves andinas (Terborgh & Weske, 1975) Flamencos andinos (Hurlbert & Keith 1980)</p>
<p>B. Equilibrio interactivo³ o postinteractivo, sucesión ecológica (biogeografía ecológica, B en Tabla 4) Tiempo ecológico largo Espacio relativamente pequeño Coadaptación de agrupaciones de especies colonizadoras Extinción debida a nichos estrechos, papel de la competencia por los recursos Ambiente cambia según procesos anuales y/o sucesionales en la vegetación y la fauna (o gradientes ambientales) Evolución trófica de la fauna o agrupación ("gremio")</p>	<p>Competencia en <i>Geospiza</i> (Abbott <i>et al.</i> 1977) Nicho de <i>Amazilia tobaci</i> y otros colibríes en Trinidad y Tobago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger <i>et al.</i> 1985) Distribución en Mato Grosso (Fry 1970) Avifauna de las Antillas (Gotelli & Abele 1982, Johnston (1975) Avifaunas de Panamá (Karr 1976) Extinción (Karr 1982a, 1982b, Willis 1974, Leck 1979) Gradientes altitudinales (Pearson y Ralph 1978, Terborgh 1971, Schluter 1982) Colibríes de selva (Stiles 1980)</p>
<p>C. Equilibrio evolutivo o de especiación³ (biogeografía histórica, A2 en Tabla 4) Tiempo evolutivo corto Espacio amplio o relativamente amplio Adaptación a condiciones locales, especialización de nichos, coadaptación, competencia y divergencia de caracteres Especiación por fragmentación o colonización (fundador), ciclo del taxón Extinción poblacional o de especies Ambiente en modificación (vegetación)</p>	<p>Aves neotropicales (Müller 1972, 1973, Dorst 1976) Aves de las Antillas (Berlioz 1959, Bond 1978, 1979, Case <i>et al.</i> 1983, Ricklefs 1970, Ricklefs & Cox 1972, 1978) Aves amazónicas (Haffer 1969, 1970a, 1974a, 1974b, Beven <i>et al.</i> 1984, Sick 1967) Convergencia en avifaunas mediterráneas (Blondel <i>et al.</i> 1984) Avifauna del NO de Sudamérica (Campbell 1982) Historia de <i>Zonotrichia capensis</i> (Chapman 1940, Handford 1983) Pantepui (Cook 1974, Mayr & Phelps 1967) Aves altoandinas (Dorst 1967, Vuilleumier 1970, 1979, 1986, Vuilleumier & Simberloff 1980, Moynihan 1979, Haffer 1970c) <i>Penelope albipennis</i> (Eley 1982) Tyrannidae (Keast 1972, Fitzpatrick 1980) Pinzones de Darwin (Grant 1981, Hamilton y Rubinoff 1967) <i>Diglossa</i> (Vuilleumier 1984b, Graves 1982) Avifauna de América Central (Howell 1969) Avifaunas forestales (Karr 1980) Desiertos peruanos (Koepcke & Koepcke 1953, Koepcke 1963) Radiación de Passeriformes (Olrog 1980) Aves de Yucatán (Paynter 1955) Especiación en Picidae (Short 1980)</p>

Nivel espacio-temporal ² y su correspondencia aproximada en Tabla 4	Ejemplos
D. Equilibrio paleogeográfico (biogeografía histórica, A1 en Tabla 4) Tiempo evolutivo largo Espacio amplio o muy amplio Intercambios faunísticos Modificaciones ambientales importantes (vegetación, geomorfología, tectónica) Gradientes históricos	Avifauna de selva amazónica (Amadon 1973) Distribución de <i>Momotus</i> (Chapman 1923) Avifauna de América del Sur (Von Ihering 1927, Dorst 1976, Mayr 1964b, Rich 1979, Vuilleumier 1984c 1985b, 1985d) Avifaunas de las Antillas (Olson 1978, Pregill 1981, Pregill y Olson 1982) Aves fósiles de Argentina (Tonni 1980)

¹ Esquema según Vuilleumier (1978: 46-49).

² Para descripción de los niveles, véase Figs. 9 y 10.

³ Procesos según Simberloff (1974: 177).

y una tremenda diversidad ornitológica a nivel taxonómico (más de 3.000 especies). Me parece que una manera muy concreta de organizar su pensamiento y su investigación, es precisamente por medio de una jerarquía espacial definida en términos ecológicos.

En la primera etapa de la investigación, unas escalas de percepción, pasando del visible al invisible o delimitando el documento fundamental para utilizar la expresión de George (1970), son elegidas para estudio detallado, en el cual el tiempo es mantenido "constante". En una segunda etapa, cuando el mismo nivel espacial es estudiado en dos o más zonas separadas que se deben comparar, o cuando dos o más escalas espaciales deben ser integradas entre ellas, el concepto temporal puede intervenir.

El protocolo de investigación empieza con el estudio local (el nivel estacional) de las poblaciones de una o más especies de aves (el visible) a gran escala geográfica, y "sube" con la abstracción cada vez mayor a lo largo de niveles de escala espacial cada vez más pequeños: el biotopo, el sector, la región y el continente. La Tabla 7 explica de manera detallada las escalas de percepción espacial, y para cada una la escala geográfica aproximada, el nivel de integración biogeográfica, las variables tomadas en cuenta y las cuestiones biogeográficas preguntadas.

Para empezar con ejemplos concretos, las Figs. 11 y 12 y la Tabla 8 ilustran las escalas de percepción espacial para las aves del páramo desértico en los altos Andes de Venezuela

(Fig. 11) y las aves de la puna húmeda en los altos Andes del Perú (Fig. 12). La Tabla 9 y la Fig. 13, basadas en la jerarquía espacial para páramo y puna, se acercan de un problema concreto, la explicación de la diversidad específica o número de especies por unidad biogeográfica.

A nivel de la estación, es decir una porción del espacio visible en la parte 1 de las Figs. 11 y 12, el muestreo en un territorio de aproximadamente 1 há (o en una transecta lineal equivalente) resulta regularmente en un censo de las especies siguientes. En el páramo desértico de Venezuela (altura 4.150 m), cinco especies se encuentran, usualmente *Oxypogon guerinii*, *Cinclodes fuscus*, *Leptasthenura andicola*, *Ochthoeca fumicolor*, y *Phrygilus unicolor*, y en la puna húmeda del norte de Perú (altura 4 100 m), quince especies, usualmente *Buteo poecilochrous*, *Oreotrochilus estella*, *Colaptes rupicola*, *Upucerthia serrana*, *Cinclodes fuscus*, *Leptasthenura andicola*, *Asthenes humilis*, *Xolmis rufipennis*, *Muscisaxicola alpina*, *Ochthoeca oenanthoides*, *Troglodytes aedon*, *Catamenia inornata*, *Phrygilus gayi*, *Phrygilus unicolor*, y *Spinus atratus* (datos tomados de Vuilleumier & Ewert [1978], Vuilleumier & Simberloff [1980], y datos personales no publicados).

A nivel estacional (según el muestreo y sin olvidar que esas listas representan un "promedio"), se puede establecer primero que, a alturas comparables y con estructura de vegetación comparable (dominancia de *Espeletia* spp. de tipo arbóreo en el páramo venezolano, dominancia de *Puya raimondii* de tipo arbóreo

TABLA 7

Niveles de percepción ecológica y ejemplos de problemas biogeográficos¹
adaptados a la biogeografía neotropical

Levels of ecological perception and examples of biogeographic¹ problems adapted to neotropical biogeography

Nivel de percepción	Escala aproximada	Integración biogeográfica	VARIABLES ecológicas	Problemas biogeográficos
Estación (o elemento del biotopo, según Long 1969, 1974) Sitio donde se efectúa el muestreo (1-2 há)	1:1.000 (escala muy grande)	Unidad de colonización, población gremio ("guild")	Elementos de la vegetación, estructura florística o arquitectónica de la vegetación	División del espacio ecológico, dimensiones del nicho, competencia ecológica, estrategias demográficas y adaptativas
Biotopo Unidad homogénea del paisaje en sus caracteres físicos y bióticos	1:10.000 (escala mayor)	Poblaciones, comunidades, o agrupaciones de especies en unidades tróficas o funcionales	Elementos del microclima, del suelo, de la vegetación, y de la topografía	Estructura de la comunidad, dinamismo poblacional, estrategias adaptativas
Sector Conjunto de biotopos en un territorio delimitado por cierta unidad bioclimática y/o geomorfológica	1:100.000 (escala mediana)	Agrupación de comunidades, avifauna local, taxocenosis (comunidad de aves de una misma unidad taxonómica)	Unidades de vegetación en el mosaico ambiental constituyendo el bioma, formación vegetal, factores del clima, suelos y subsuelos (substrato para vegetación)	Procesos de colonización, extinción, y recolonización, selección del hábitat, desarrollo de la fauna, convergencia, o divergencia (divergencia de caracteres)
Región Caracterizada por cierta unidad al nivel del microclima	1:1.000.000 (escala pequeña)	Avifauna de una unidad ecológica, o vegetacional	Factores del macroclima, tipos principales de vegetación (biomas), factores topográficos importantes (barreras)	Semejanzas faunísticas o taxonómicas, gradientes bioclimáticos, estructura de la especie, especiación, endemismo local
Continente Porción importante del continente entero	1:10.000.000 (escala muy pequeña)	Avifauna continental, avifauna de una subdivisión del Neotrópico, avifauna de un archipiélago	Unidades continentales, tectónicas geográficas, y/o geológicas	Delimitación de faunas, intercambio de elementos faunísticos, zonas de endemismo

¹ Tabla adaptada al Neotrópico según la Tabla 1 de Blondel & Choisy (1983: 93).

en el sitio de la puna peruana) la estación del páramo desértico es mucho más pobre en número de especies que la estación de la puna. En segundo lugar, ciertas especies se encuentran en los dos sitios: *Cinclodes fuscus*, *Lep-*

tasthenura andicola y *Phrygilus unicolor*. Además, el colibrí del páramo (*Oxygogon*) tiene un representante ecológico de otro género en la puna (*Oreotrochilus*), y el género *Ochthoeca* está representado por una especie

TABLA 8

Descripción de los niveles de percepción de las figuras 11 y 12 (páramo y puna)

Description of the levels of perception in figures 11 and 12 (páramo and puna)

Nivel de percepción	Escala (censos)	VARIABLES ECOLÓGICAS Y UNIDADES ECOLÓGICAS
Estación	Censo en aprox. 1 há o equivalente lineal (hasta 1 km lineal)	Zona del muestreo es un punto o una línea de 1 km (con puntos a cada 200 metros). En caso de transecto lineal, los puntos hacen pasar del nivel estacional al nivel del biotopo. Suelo, vertiente, orientación, exposición al sol, topografía, cobertura vegetal, altura de vegetación, abundancia relativa de tipos florísticos; cada estación puede representar 1 biotopo distinto.
Biotopo	Serie de censos de aprox. 1 há o equivalentes lineales, hasta 4 km ²	Unidad ecológica definida por cierta homogeneidad: cobertura vegetal, etc. (según datos tomados al nivel de la estación). El "páramo desértico" (Monasterio 1980) y la "puna húmeda" (Troll 1959) son considerados como biotopos; ambos son definidos por el clima: temperatura, insolación, pluviosidad, suelo, etc.
Sector	Aprox. 300 km ² en páramo desértico (aprox. 22 esp.); aprox. 700 km ² en puna (aprox. 45 esp.)	Censos efectuados en todo el páramo central de Venezuela (Mérida); censos efectuados en toda la puna de la Cordillera Blanca. Formaciones geológicas, suelos, formaciones vegetales y clima.
Región	Bioma páramo, aprox. 30.000 km ² ; bioma puna, aprox. 140.000 km ²	Integración de los biomas con los biomas circundantes, gradientes ecotonaes o altitudinales (vegetacionales y climáticos) adentro de un bioma o quizás cortando de un bioma a otro.
Continente	Esc. var., de 150.000 km ² a aprox. 16 x 10 ⁶ km ² ; integr. conjunto páramo y puna en la veget. altoandina (selva nublada, cuencas áridas, etc.) y otra veget. continental (estepa patagónica)	Ubicación del bioma estudiado en el sistema continental.

distinta en cada estación. Estos hechos (lo visible) permiten inmediatamente plantear problemas sobre la división del "espacio ecológico", la dimensión del nicho, el uso de recursos, y las estrategias demográficas. En una comunidad estacional más densamente poblada en especies (Perú), uno puede preguntarse si la densidad total de todos los individuos de todas las especies es semejante a la densidad de la estación venezolana, con

menos especies. La pobreza de la estación venezolana, ubicada en una región insular (Vuilleumier 1970), podría reflejar el efecto de compensación de densidad, aunque hasta la fecha los datos disponibles no lo sugieren (Vuilleumier & Ewert 1978).

A nivel del biotopo (parte 1 de Figs. 11 y 12), en una superficie de 10 há hasta 1 km², se añaden especies en cada sitio (total aproximado 10 especies en el páramo y 25 especies

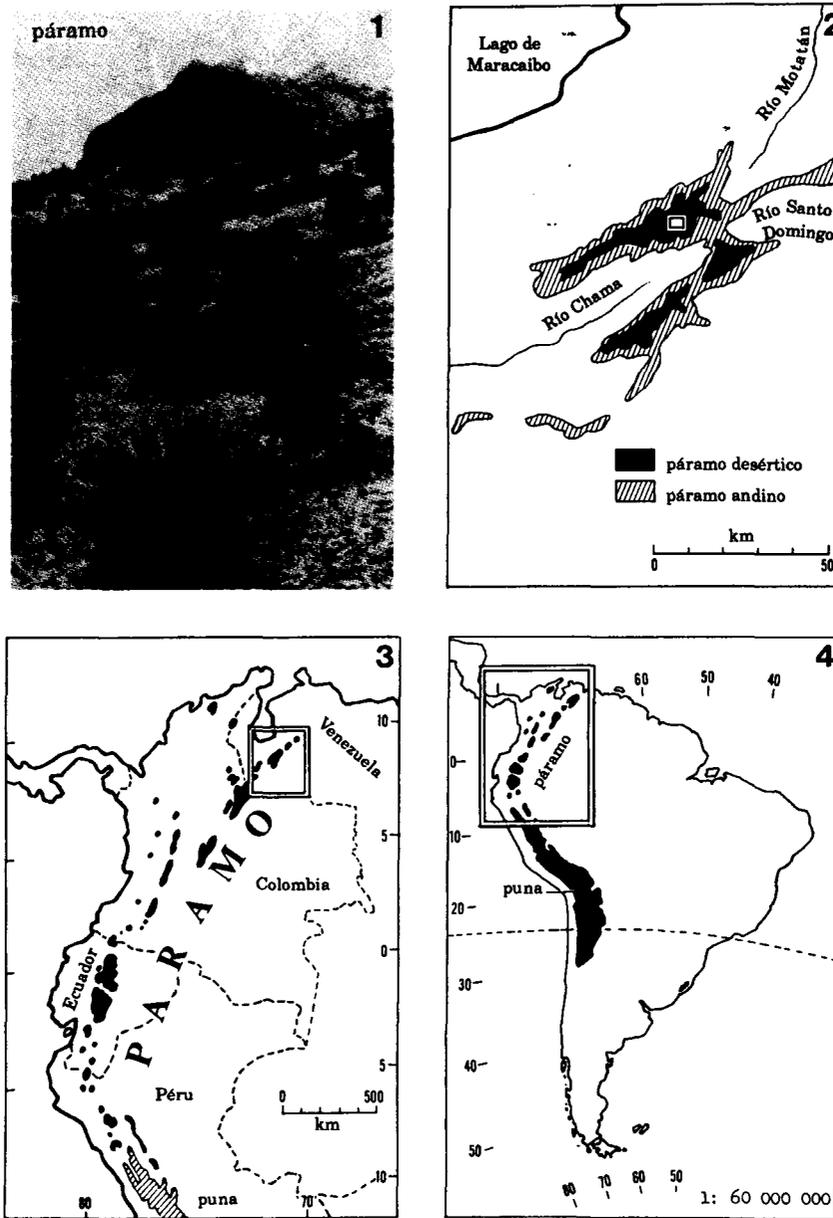


Fig. 11: Cuatro niveles de percepción espacial para estudios biogeográficos en los altos Andes. 1. Nivel del biotopo (el “visible”) en el páramo desértico de los altos Andes de Venezuela (el nivel de la estación, aproximadamente 1 há, está totalmente incluido en el paisaje de la Fig. 11.1). 2. Nivel de sector (extensión total del páramo desértico, en negro, en Venezuela). 3. Nivel de la región (ubicación del páramo desértico en la extensión del bioma páramo en Venezuela, Colombia, Ecuador y norte del Perú). 4. Nivel continental (ubicación de los biomas páramo y puna en el sistema de biomas andinos y extra-andinos continentales). Las escalas de las Figs. 11 y 12 son idénticas para facilitar la comparación directa.

Four levels of spatial perception for biogeographic studies in the High Andes. 1. Biotope level (the “visible”) in the desert páramo of the High Andes of Venezuela (the field site level, about 1 ha, is completely included in the landscape of Fig. 11.1). 2. Sector level (total range of the desert páramo in Venezuela, in black). 3. Regional level (localization of the desert páramo within the páramo biome in Venezuela, Colombia, Ecuador, and Northern Perú). 4. Continental level (localization of the páramo and puna biomes in the system of Andean biomes and of continental extra-Andean biomes). The scales in Figs. 11 and 12 are identical to facilitate direct comparison.

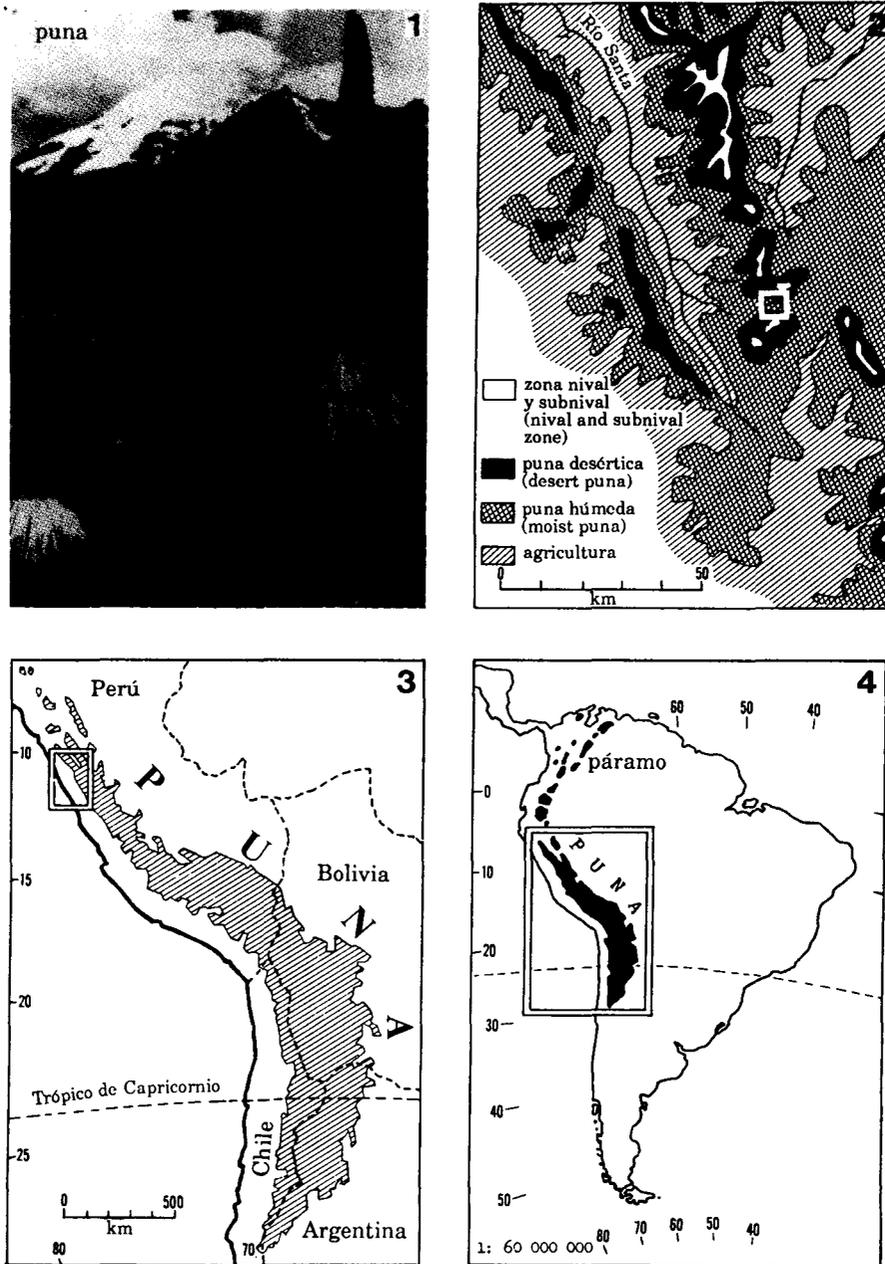


Fig. 12: Cuatro niveles de percepción espacial para estudios biogeográficos en los altos Andes. 1. Nivel del biotopo (el “visible”) en la puna húmeda de los altos Andes del Perú (el nivel de la estación, aproximadamente 1 ha, está totalmente incluido en la Fig. 12.1). 2. Nivel de sector (el mapa indica sólo una parte de la puna húmeda de los Andes peruanos). 3. Nivel de la región (ubicación de la puna húmeda de los Andes del norte de Perú en el bioma puna). 4. Nivel continental (ubicación de los biomas páramo y puna en el sistema de biomas andinos y extra-andinos continentales). Las escalas de las Figs. 11 y 12 son idénticas para facilitar la comparación directa.

Four levels of spatial perception for biogeographic studies in the High Andes. 1. Biotope level (the “visible”) in the humid puna of the High Peruvian Andes (the field site level, about 1 ha, is completely included in Fig. 12.1). 2. Sector level (the map shows only parts of the humid puna of the Peruvian Andes). 3. Regional level (localization of the humid puna of Northern Peru within the puna biome). 4. Continental level (localization of the páramo and puna biomes in the system of Andean biomes and continental extra-Andean biomes). The scales in Figs. 11 and 12 are identical to facilitate direct comparison.

TABLA 9

Número de especies (E) y área o superficie (A) a varios niveles de percepción espacial (véase Figs. 11, 12 y 13 y Tabla 7)¹ (las cifras son aproximadas)

Number of species (E) and area (A) at several levels of spatial perception (see Figs. 11, 12 and 13 and Table 2)¹

	E	$\log_{10} E$	A	$\log_{10} A$
Estación	5 (15) ²	0,70 (1,18) ²	0,01	-2
Biotopo	10 (25) ²	1 (1,40) ²	1	0
Sector	22 (45) ²	1,34 (1,65) ²	300 (700) ²	2,48 (2,85) ²
Región	60 (120) ²	1,78 (2,08) ²	30.000 (140.000) ²	4,48 (5,15) ²
Páramo y puna	170	2,23	170.000	5,23
Venezuela andino	350	2,54	130.000	5,11
Ecuador andino	500	2,70	140.000	5,15
Perú andino	800	2,90	650.000	5,81
Venezuela	1.250	3,10	912.050	5,96
Ecuador	1.300	3,11	270.670	5,43
Perú	1.600	3,20	1.285.215	6,11
América del Sur	2.700	3,43	17.499.050	7,25
Mundo	9.000	3,95	148.400.000	8,10

¹ Según Vuilleumier & Ewert (1978), Vuilleumier & Simberloff (1980), Vuilleumier (inédito), Meyer de Schauensee (1966, 1982), Phelps & Meyer de Schauensee (1979)

² El primer número se refiere al páramo, el segundo (entre paréntesis) a la puna.

en la puna, Tabla 9). En el páramo, característicamente las especies nuevas pertenecen a otros géneros (*Schizoeaca*, *Asthenes*, *Anthus*, y *Carduelis*). En la puna también se añaden a la lista más géneros (como *Phalcoboenus*, *Petrochelidon*, *Anthus* y *Diuca*), pero, más importante aún, las nuevas especies pertenecen a géneros ya presentes a nivel estacional (otra especie del género *Upucerthia*, otro *Asthenes*, otro *Muscisaxicola*, y otro *Phrygilus*). Estas observaciones sugieren que la estructura trófica de la puna es más compleja y/o que los recursos (alimentarios, sitios de nidificación, etc.), son más abundantes en la puna. Entonces, las estructuras de las dos comunidades podrían ser distintas, aunque faunísticamente son relativamente semejantes.

A nivel del sector (2 en las Figs. 11 y 12) se nota la diferencia entre la superficie pequeña del páramo (páramo desértico y páramo andino) en Venezuela, y la superficie mucho más grande de la puna (puna desértica y puna húmeda) en el Perú. La diferencia proporcional en riqueza específica de las aves es notable (Tabla 9). Además, como ya noté arriba, la zona de páramo es insular, mientras que la zona de la puna está integrada en un complejo geográfico y vegetacional mucho más extenso.

Entonces, ¿cuáles son los procesos de colonización y de recolonización en los dos secto-

res? ¿Cuál es la tasa de extinción a nivel de población de las especies locales (sectoriales) en el páramo aislado, o en la puna no-aislada? ¿Cuál es el papel respectivo del reemplazo de recursos a lo largo de ciclos anuales, o de ciclos de amplitud temporal más larga? ¿Cuál es el resultado, a nivel de sector, del dinamismo poblacional que se puede estudiar en detalle a nivel del biotopo? Tales son las preguntas a las cuales el biogeógrafo debe dar respuestas.

A nivel de la región (3 en Figs. 11 y 12), el páramo y la puna pueden ser contrastados en términos diferentes. La distribución de las numerosas especies que componen la unidad páramo a nivel bioma y la unidad puna a nivel bioma, puede ser estudiada con referencia a la distribución espacial continua o discontinua de ciertos biótopos (por ejemplo, *Oreomanes fraseri*, especie especializada en los bosques de *Polylepis* spp. en páramo y puna, Vuilleumier 1984a). El análisis de gradientes altitudinales puede revelar regularidades en la subdivisión espacial de las especies en correlación con los recursos disponibles (Terborgh 1971, Pearson & Ralph 1978, Schluter 1982, DesGranges & Grant 1980). Ciertos aspectos de la distribución pueden ser estudiados desde el punto de vista de la evolución, en el tiempo "evolutivo", y en el cual se manifiestan los resultados de la selección natural (por ejemplo,

desplazamiento de caracteres en pares de especies congénicas y parcialmente alopátricas, como *Cistothorus*, Vuilleumier & Ewert 1978: 83). Pero los efectos de la adaptación local (estudiados en detalle a nivel de sector) deben ser analizados a nivel regional para averiguar si la hipótesis de desplazamiento de caracteres no tienen explicación alternativa (Grant 1972, 1975).

A nivel continental (4 en Figs. 11 y 12) se estudia la historia del complejo biogeográfico "fauna del páramo y de la puna". Reconstrucción de la especiación, de los procesos de colonización y, si es necesario, de radiación adaptativa, tareas para las cuales el análisis está situado, menos a nivel ecológico fino (en los niveles estacional, del biótomo o del sector), y más a nivel de las unidades taxonómicas. Aquí se pueden tomar en cuenta los métodos de análisis filogenético o cladístico (Cracraft 1982; sobre cladismo en biogeografía véase Ashlock 1974), como también otros métodos más clásicos (Vuilleumier 1980).

En la Fig. 13, la curva de aumento del número de especies sigue una inclinación suave desde el nivel estacional hasta el nivel regional. Pero a niveles subcontinentales hasta el nivel continental (Venezuela andino, Ecuador andino, Perú andino; Venezuela, Ecuador, Perú; América del Sur; y mundo), la pendiente de la curva es marcadamente más acentuada. Este resultado corresponde a lo observado por Blondel & Choisy (1983: 94, 96). Como lo mencionan Blondel & Choisy (1983: 96), la ruptura de pendiente es "la traducción de una aceleración del enriquecimiento específico". "Este fenómeno significa que pasamos a otras faunas, es decir, otras provincias biogeográficas, como las entiende la biogeografía wallaceana. A tal nivel, los problemas de especiación y de estructuración de las avifaunas, en correlación con su historia evolutiva, toman el paso sobre consideraciones ecológicas y areográficas"... "Pero la ligazón entre esta biogeografía analítica y el análisis de los patrones de distribución a mayor escala es obvia en nuestra óptica de ida y vuelta entre lo general y lo particular, porque permite fijar el número, el origen y la identidad de los taxones que constituyen el capital en especies o 'carga faunística'... que los numerosos biotopos de un sector tienen que compartirse" (Blondel & Choisy 1983: 96). También pasa-

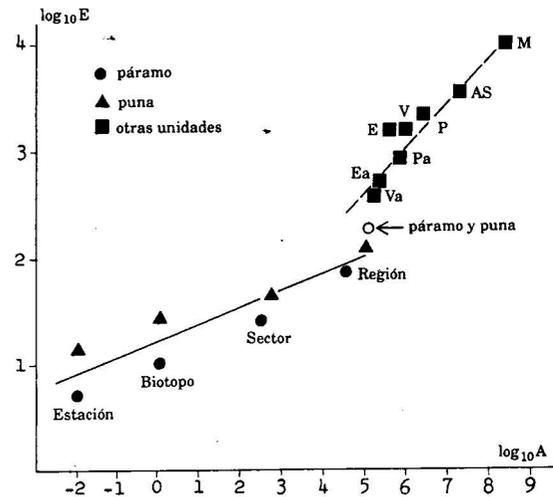


Fig. 13: Correlación entre el número de especies E y el área o superficie A (en km²) a los niveles de percepción espacial definidos en la Tabla 7 e ilustrados en las Figs. 11 y 12. A nivel superior a la región (continental): Ea = Ecuador andino, Va = Venezuela andino, Pa = Perú andino, E = Ecuador, V = Venezuela, P = Perú, AS = América del Sur, M = Mundo. Escalas logarítmicas. Véase Tabla 9 para las cifras.

Correlation between the number of species E and surface area A (in km²) at the levels of spatial perception defined in Table 7 and illustrated in Figs. 11 and 12. At a level above that of the region (continental): Ea = Andean Ecuador, Va = Andean Venezuela, Pa = Andean Peru, E = Ecuador, V = Venezuela, P = Peru, AS = South America, M = World. Logarithmic scales. See Table 9 for numbers.

mos de un bioma o sistema de biomas semejantes (páramo y puna) a otro sistema, que incluye vegetación mucho más compleja en su estructura. La avifauna entonces se enriquece de manera correspondiente.

En la Tabla 10, ejemplos de trabajos biogeográficos en la Región Neotropical son ordenados según el esquema de escalas de percepción espacial expuesto arriba.

PERSPECTIVAS PARA INVESTIGACIONES FUTURAS

En esta sección quiero sugerir investigaciones sobre biogeografía en la Región Neotropical: (1) según el ordenamiento de la primera parte de este ensayo (datos básicos para estudios biogeográficos); (2) según el esquema de niveles de escala espacial, y (3) problemas concretos.

TABLA 10

Ejemplos de trabajos biogeográficos en la Región Neotropical ordenados según el esquema de niveles de percepción

Examples of biogeographic studies in the Neotropical Region arranged according to a framework of levels of perception

Nivel de percepción	Ejemplos
Estación	Colibríes de Trinidad y Tabago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger <i>et al.</i> 1984); aves de Mato Grosso (Fry 1970); <i>Phoenicopterus</i> (Hurlbert & Keith 1979); zambullidores (Fjeldsá 1981)
Biotopo	Expansión de <i>Molothrus bonariensis</i> en las Antillas (Cruz, Manolis, & Wiley, Congr. de Xalapa); Chile (Cody 1970); expansión de <i>Elanus</i> (Einsenmann 1971); colibríes de Trinidad y Tabago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger <i>et al.</i> 1984); aves de Mato Grosso (Fry 1970); pinzones de Darwin (Grant 1981); <i>Phoenicopterus</i> (Hurlbert & Keith 1979); zambullidores (Fjeldsá 1981)
Sector	Expansión de <i>Molothrus</i> (Cruz <i>et al.</i> , Congr. de Xalapa); partes de Chile (Cody 1970); expansión de <i>Elanus</i> (Einsenmann 1971); colibríes de Trinidad y Tabago (Feinsinger & Swarm 1982, Feinsinger <i>et al.</i> 1985); aves de Mato Grosso (Fry 1970); pinzones de Darwin (Grant 1981); <i>Phoenicopterus</i> (Hurlbert & Keith 1979); zambullidores (Fjeldsá 1981)
Región	Colibríes de alta montaña de Colombia (Berlioz 1974); Amazonia: verificación del modelo de refugios (Beven <i>et al.</i> 1984); NO Sudamérica (Campbell 1982); Pantepui (Chapman 1931, Cook 1974); Chile (Cody 1970); altos Andes (Dorst 1967); expansión de <i>Elanus</i> (Einsenmann 1971); especiación en Tyrannidae (Fitzpatrick 1980) y Geospizidae (Grant 1981); especiación en Amazonia (Haffer 1969, 1970a, 1974a, 1974b); zambullidores (Fjeldsá 1981); segregación espacial en granívoros del Chaco (Capurro & Bucher, Congr. de Xalapa, 1983).
Continente	Antillas (Berlioz 1959, Bond 1978, 1979, Case <i>et al.</i> 1983); zonas mediterráneas (Blondel <i>et al.</i> 1984); América del Sur (Cracraft 1973, Dorst 1976, Mayr 1974); especiación en Tyrannidae (Fitzpatrick 1980); <i>Zonotrichia capensis</i> (Handford 1983).

DATOS BASICOS

Datos paleontológicos

Aunque algunos ornitólogos creen que los fósiles de aves son de poca utilidad en paleogeografía, a mi juicio esta afirmación no se justifica. Hay más fósiles de lo que se cree usualmente, pero esos fósiles son relativamente escasos en el campo y en el registro fósil, y además están dispersos en varios museos. En el futuro, el trabajo debería hacerse según tres líneas principales (Vuilleumier, 1987): a) verificación de las identificaciones de numerosos taxones descritos hace ya bastante tiempo, por comparaciones extensivas con material osteológico reciente y con técnicas de estudio más modernas; b) revisión taxonómica de ciertos grupos muy importantes en la historia de las avifaunas extinguidas del Neotrópico (como los *Phorusrhacoidea*); y c) nuevas investigaciones en el campo, para reestudiar ciertos sitios más o menos abandonados, y para investigar nuevos sitios (entre esos se deben estudiar las numerosas aves de ciertos sitios arqueológicos, especialmente en los altos Andes, Wheeler, comunicación personal;

véanse los interesantes resultados obtenidos en el Sahara por Matthiesen, comunicación personal).

Sugerencias específicas incluyen el reestudio de las avifaunas del Pleistoceno-Holoceno de las cuevas de Brasil (Winge 1888), de la avifauna del Pleistoceno-Holoceno de Venezuela (Wetmore 1935), el estudio de la avifauna del Paleoceno de Itaborai (Brasil), la continuación de la redescipción sistemática de los fósiles y el estudio de las aves fósiles del Cretácico (Chiappe 1991, 1992). Entre los grupos con rico material se pueden citar los Accipitriformes. El esfuerzo mayor de algunos paleornitólogos como Arredondo (1976), Tonni (1980), Campbell (1982) y Chiappe (1991), debe ser aplaudido, y debería animar a más ornitólogos en el Neotrópico y a emular la tradición de excelencia de los paleomamólogos latinoamericanos (ejemplos: Reig 1968, Pascual & Ortiz Jaureguizar 1990).

Datos taxonómicos

Ciertas familias y ciertos géneros de aves neotropicales de gran importancia para la comprensión de problemas biogeográficos, y para

los cuales necesitamos revisiones basadas en material museológico y en conocimiento profundizado en el campo, incluyen: Tinamidae, *Buteo* y géneros afines (estudiados en parte por Amadon 1982), *Odontophorus*, *Fulica* (estudiado en parte por Fjeldsá 1983), *Aratinga*, *Pyrrhura*, *Amazona*, *Otus*, Nyctibiidae, *Caprimulgus*, muchos géneros de Trochilidae (Véase Hinkelmann 1990) y *Capito* entre los no-Passeriformes. Entre los Passeriformes, se pueden citar especialmente muchos géneros de Furnariidae (a pesar de la revisión de Vaurie 1980; véase notas de Vuilleumier en Vaurie 1980: 333-342, y la revisión crítica de la monografía de Vaurie por Fitzpatrick 1982), de Formicariidae, ciertos géneros de Tyrannidae (véase Traylor 1977, 1979, Traylor & Fitzpatrick 1982, Fitzpatrick 1980), *Scytalopus*, Troglodytidae, *Turdus*, *Hylophilus*, *Icterus*, *Myioborus*, *Basileuterus*, ciertos géneros de Thraupidae (*Tangara*, *Iridosornis*, *Buthraupis*, *Bangsia* y otros), *Saltator*, *Sporophila* (a pesar de la revisión de Meyer de Schauensee 1952), *Sicalis*, *Poospiza* y *Carduelis*. Muchos problemas de taxonomía a nivel de la especie o del género fueron sugeridos en notas infrapaginales redactadas por el desaparecido Eugene Eisenmann en el libro de Meyer de Schauensee (1966): todavía la mayoría necesitan soluciones.

Los trabajos futuros, además de ser comprensivos desde el punto de vista museológico y de campo, deberían incluir información etológica y datos bioquímicos. Ornitólogos de países neotropicales deben reunir con los especialistas que tienen en su laboratorio el equipo necesario. Para dar un ejemplo, mamólogos en la Universidad Simón Bolívar en Caracas, Venezuela, analizan la especiación por métodos de separación electroforética de proteínas en gel de acrilamido o de amidón. Una colaboración con ornitólogos debería ser posible.

Datos distribucionales

Se pueden considerar dos opiniones. La primera es la manera de mejorar los datos distribucionales para una cartografía más detallada. La segunda, es la consideración de ciertas áreas de la Región Neotropical que más necesitan datos básicos para análisis biográfico ulterior.

a. *Mapas*. La primera parte de este ensayo presentó una serie de mapas y varias maneras de indicar, cartográficamente, el dato fundamental de distribución. Aunque hay numerosos mapas en muchas publicaciones, la mayoría de ellos no son dibujados con gran precisión. En general, los mapas no son hechos con referencia al tipo de vegetación donde la especie mapeada vive. En el Neotrópico necesitamos una cartografía detallada de muchas especies, sobrepuesta a un mapa adecuado de las formaciones vegetales. El problema es que no hay un esquema suficientemente útil para la ornitología. El esquema de Hueck & Seibert (1972) para América del Sur, por ejemplo, tiene el defecto de no representar el pensamiento moderno sobre las formaciones vegetales del continente. La preparación de un Atlas, parecido al Atlas africano elaborado por Hall & Moreau (1970) y por Snow (1978), debería ser una mayor preocupación en el futuro.

Además, según el modelo de los atlas de distribución por cuadrantes, como los ya publicados para las Islas Británicas, Francia, Suiza, otros países europeos y Australia, entre otros, o en preparación para otras regiones del mundo, se debería considerar seriamente la posibilidad de preparar un atlas similar para una región elegida como representativa de la variabilidad ambiental de América neotropical. El problema práctico es el importante número de observadores competentes en el campo necesario para elaborar tal atlas. Sin embargo, cuando se considera que sólo aproximadamente 500 ornitólogos ayudaron a la preparación del atlas francés, no es imposible imaginar un esfuerzo similar en una zona como Costa Rica, parte de Venezuela (los llanos) o parte de Argentina (la Patagonia), por ejemplo. Los ornitólogos deberían ser extraídos de la comunidad internacional, por supuesto, y la organización general debería ser financiada por un organismo internacional. Como reiteró Udvardy (1981) en su análisis crítico de ciertos atlas, los resultados de este tipo de trabajo no solamente tienen valor para las investigaciones de biogeografía pura (véase Blondel & Huc 1978, y Lebreton & Broyer 1981), también tienen un valor inestimable para conocer de manera precisa los recursos aviales de una región para protegerlas, para evaluar de manera concreta los cambios naturales o debidos

al hombre, y las consecuencias de estos cambios en los patrones de distribución de las aves.

Durante el II Congreso Iberoamericano de Ornitología en Xalapa en 1983, las discusiones sobre la factibilidad de preparación de atlas de distribución fueron muy interesantes, pero me pareció que el tema general todavía carecía de orientación general. Yo recomiendo la formación de un grupo de ornitólogos latinoamericanos interesados en discutir y elaborar planes concretos para mapear la distribución de aves neotropicales. La base de datos con los cuales uno podría empezar son los "gazetteers" publicados desde unos años por Paynter, Traylor y colaboradores (Paynter & Caperton 1977, Paynter & Traylor 1972, 1981, Paynter *et al.* 1975, Rand & Paynter 1981, Paynter 1982, 1985, Stephens & Traylor 1983). Distintos atlas han sido publicados en varias partes del mundo, con finalidades distintas. Yo creo que en el Neotrópico, con la avifauna más rica del mundo, pero con un número de ornitólogos residentes sumamente pequeño, se debe en primer lugar estudiar el porqué de la preparación de cualquier atlas antes de iniciar un trabajo que tendrá muchas dificultades.

El método de dibujar la distribución de vegetación y aves en "bloque-diagramas", donde el relieve del terreno está claramente indicado, es poco usado en ornitología (excepciones: Haffer 1970b, Schwartz 1972). Me parece que mucha información importante podría ser presentada en el futuro a través de esta técnica, muy usada en geología.

La presencia, por lo menos para ciertas zonas de América neotropical (Prance 1978), de imágenes satelitales LANDSAT, todavía no ha sido usada mucho en biogeografía de aves neotropicales. Tengo presente el proyecto de verificar ciertas conclusiones publicadas en Vuilleumier & Simberloff (1980) con datos obtenidos por medio de imágenes LANDSAT (para el uso de la técnica, véase, por ejemplo, a Adams, Smith & Adams 1982). La vegetación, precisamente mapeada por imágenes LANDSAT y verificada en cuanto a las unidades botánicas por transectos y muestreos puntuales en el campo, puede ser correlacionada con la distribución de ciertas especies de aves, o con la diversidad de especies en varias zonas, estudiadas en escalas espaciales

antes discutidas. Warner (1983) indicó la utilidad de imágenes LANDSAT para estudios ecológicos en México durante el II Congreso Iberoamericano de Ornitología en Xalapa.

La técnica de digitalización, empleada por Beven *et al.* (1984) para verificar la teoría de refugios en Amazonía, tiene que ser más utilizada en el futuro. Esta técnica podría ser especialmente útil durante la preparación de atlas de distribución.

b. *Zonas del Neotrópico que necesitan estudio.* En las Figs. 14 y 15 se indican varias zonas del Neotrópico donde trabajos biogeográficos fueron llevados a cabo. Aunque parece grande la superficie del Neotrópico así estudiada, no se debe olvidar que ciertas zonas fueron analizadas a una escala espacial, y otras zonas a otras escalas. Los datos presentan, entonces, mucha heterogeneidad. Tampoco se debe olvidar la disparidad en la riqueza específica de ciertas zonas comparadas con otras, o la disparidad de la cobertura de datos distribucionales o taxonómicos. Quizás los estudios más detallados llevados a cabo en los últimos años sobre problemas biogeográficos, a varias escalas espaciales, y con varios énfasis ecológicos, fueron hechos en zonas insulares (Barro Colorado, Galápagos, Antillas) o en zonas continentales de superficie restringida (en Costa Rica o en el Perú, por ejemplo).

Zonas para las cuales carecemos, creo, de datos y por supuesto de análisis biogeográfico, incluyen montañas aisladas como la Sierra de la Macarena en Colombia (Gilliard 1942) o el Cerro Tumaco en Ecuador, zonas áridas como el noroeste de Brasil, zonas de sabanas como los llanos de Colombia o de Venezuela, el monte en Argentina y el pantanal de Mato Grosso (pero para el último véase Dubs 1992).

Datos ecológicos

No hay mejor manera de aumentar el conocimiento ecológico de las especies neotropicales que estudios autecológicos a largo plazo. Pero son tan numerosas las especies y tan escasos los grupos de trabajo, que no se puede esperar más que el estudio de una fracción de las especies. Entonces, el remedio para esta situación urgente es un programa de censos puntuales hechos con un protocolo bien diseñado. Un solo investigador, o trabajando con uno o dos colaboradores, puede, no obstante la falta

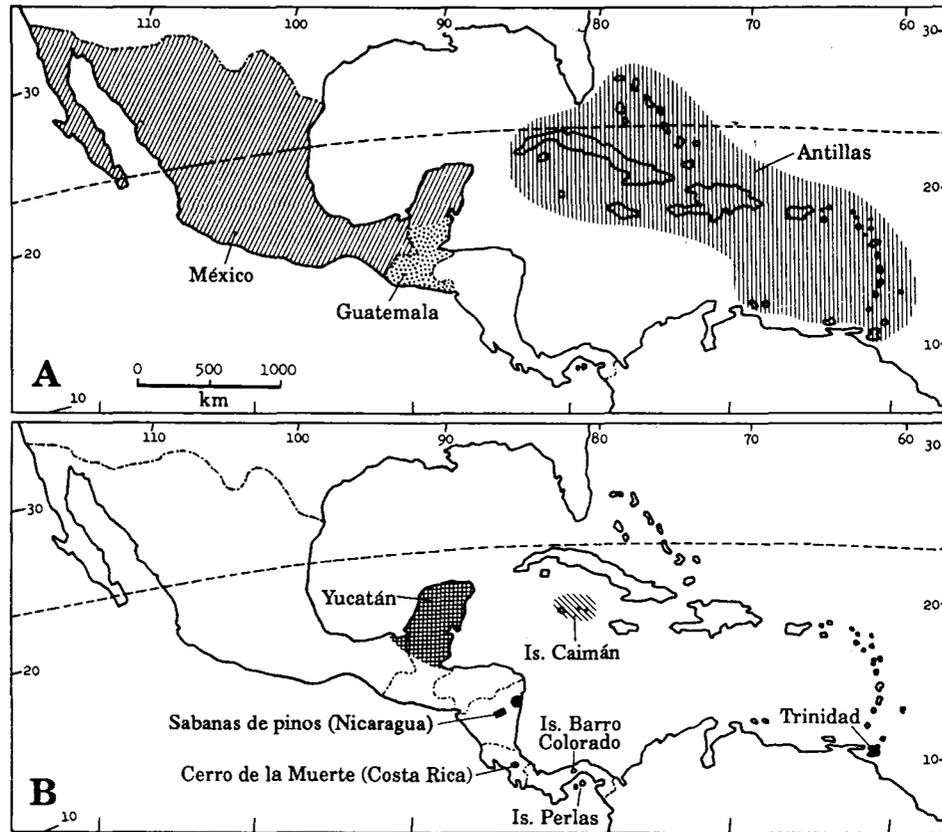


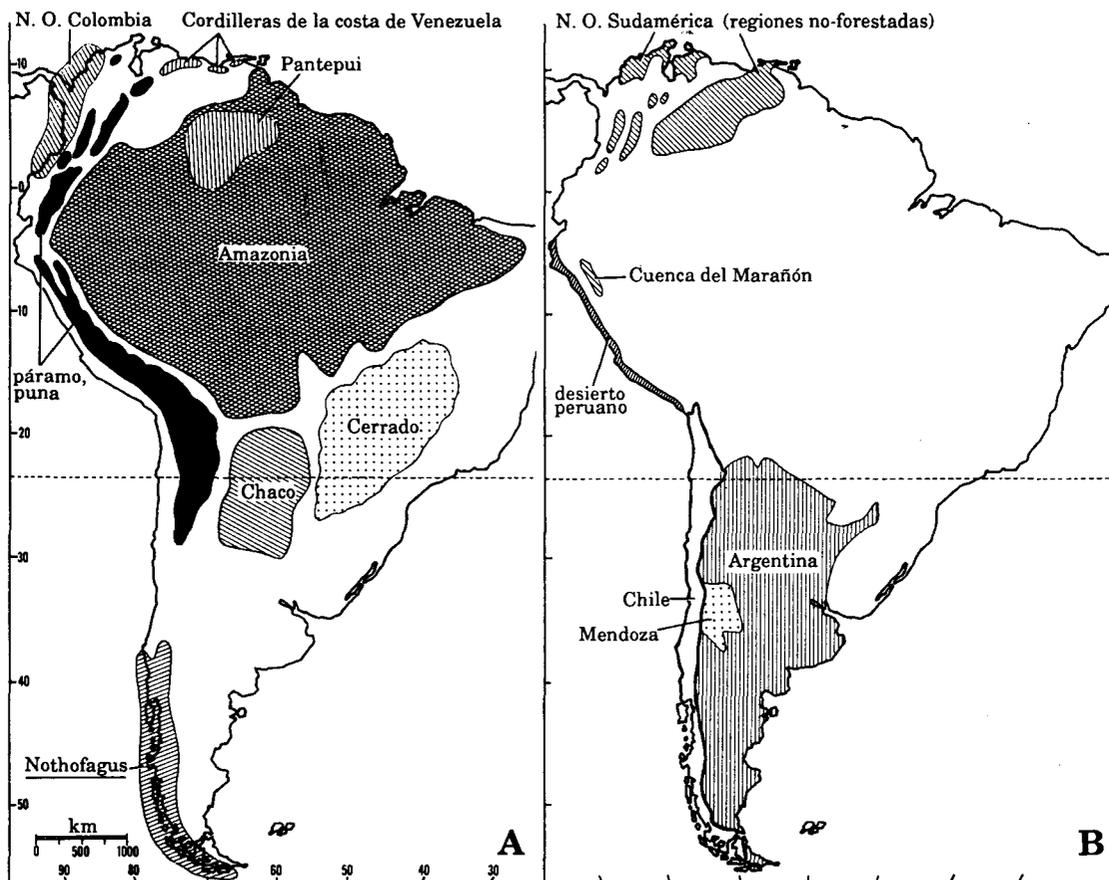
Fig. 14. A y B. Varias zonas de la Región Neotropical (México, América Central, Antillas) para las cuales disponemos de trabajos biogeográficos a una u otra de las escalas de percepción discutidas en el texto e ilustradas con un ejemplo en las Figs. 11 y 12.

A and B: Several areas of the Neotropical Region (Mexico, Central America, West Indies) for which we have biogeographic studies at one or more of the levels of perception discussed in the text and illustrated with an example in Figs. 11 and 12.

de personal, trabajar de manera sumamente eficaz en una zona relativamente larga y obtener buenos datos distribucionales, siempre y cuando tenga los medios económicos necesarios. Las Actas del simposio de Asilomar (editados por Ralph & Scott 1981) deben ser consultadas para leer artículos importantes sobre métodos de censo (véase también Bezzel & Utschick 1979). Para analizar los niveles de vegetación, aparatos como el estratiscoPIO descrito por Blondel & Cuvillier (1977), permiten obtener rápidamente buenos datos cuantitativos.

Es importante subrayar aquí la necesidad para los ornitólogos de trabajar en estrecha colaboración con especialistas de ecología vegetal. Censos de aves deben ser llevados a

cabo en unidades vegetales definidas en primer lugar por botánicos y ecólogos vegetales, no por los ornitólogos mismos, a no ser que ellos posean los conocimientos adecuados. El estudio de la selección del hábitat por las aves es un problema ecológico. La descripción de la vegetación que sirve de biotopo o de "hábitat" a las aves debe estar elaborada por botánicos, o con la ayuda de botánicos, especialmente en zonas de vegetación muy complicada (selva húmeda baja, selva nublada, etc.). Por ejemplo, métodos de campo de tipo puntual con uso del estratiscoPIO (al nivel estacional) pueden ser complementados con estudios de mapas de vegetación (imágenes LANDSAT) a nivel de sector o de la región.



Figs 15. A y B: Varias zonas de la Región Neotropical (América del Sur) para las cuales disponemos de trabajos biogeográficos a una u otra de las escalas de percepción discutidas en el texto e ilustradas con un ejemplo en las Figs. 11 y 12.

A and B: Several areas of the Neotropical Region (South America) for which we have biogeographic studies at one or more of the levels of perception discussed in the text and illustrated with an example in Figs. 11 and 12.

ESCALAS DE PERCEPCION ESPACIAL

Estación

Para la buena comprensión de los procesos biogeográficos fundamentales, el estudio repetido, a lo largo de diversos ciclos anuales (por lo menos 6-10 años consecutivos en zona tropical), de una serie de estaciones establecidas con un buen diseño en varios biotopos de un sector o de una región me parece sumamente importante. Aunque a este nivel de percepción espacial el trabajo es más ecológico que geográfico, los resultados son de importancia capital para la interpretación de patrones biogeográficos a otros niveles de percepción (pasando del visible al invisible según George 1970).

A nivel de la estación, el estudio se lleva a cabo con métodos observacionales y cuasi-experimentales (como captura de aves en redes, anillamiento y recaptura). Los ornitólogos latinoamericanos deben animarse y perseguir o comenzar programas de este tipo de investigación a largo plazo en una serie de regiones del Neotrópico. Pero al empezar la investigación tienen que considerar de manera concreta el último objetivo: proporcionar datos fundamentales para servir a análisis biogeográficos, entre otras cosas.

Biotopo

Una repartición bien diseñada de cierto número de estaciones en una zona puede estar basada en primer lugar en un mapa. Una vez en el

campo, la toma de datos para la elaboración de una lista de biotopos debe ser hecha en colaboración con un botánico o ecólogo vegetal. Después del análisis de los datos botánicos (composición en especies vegetales dominantes, cobertura vegetal del suelo, etc.), los biotopos pueden ser definidos *a posteriori* y sobre una base relativamente objetiva. Hasta la fecha, la mayoría de los biotopos y mosaicos ambientales, llamados hábitat por los ornitólogos, corresponden a unidades de vegetación mal definidas. Esta crítica no quiere decir que estos trabajos deben ser rechazados, solamente que tenemos que mejorar el método en el futuro.

Sector

Un investigador, o un pequeño grupo de investigadores, pueden manejar la escala del sector sin mayor dificultad.

Región

A nivel regional, las dificultades de muestreo empiezan simplemente por la amplitud geográfica del terreno. Aquí, los datos convencionales de distribución basados en la recolecta de ejemplares y la publicación de las localidades, deben ser utilizados a fondo. En zonas de una región donde el muestreo de tipo estacional no puede ser llevado a cabo, visitas de campo hechas solamente como "surveys" rápidos pueden ser, sin embargo, indispensables en el análisis último. Estas visitas de campo deben ser realizadas en las zonas límites entre dos regiones de carácter distinto (en gradientes ambientales, zonas ecotonales entre biomas, o regiones muy complicadas por su vegetación, su topografía, o ambos).

Continente

Aunque a nivel continental el estudio biogeográfico está basado sobre documentos, en gran parte recopilados de las publicaciones de otros autores, el conocimiento detallado del campo y de sus aves es una necesidad. El investigador que trabaja a nivel continental no puede muestrear intensamente en numerosas estaciones a lo largo de varios ciclos anuales. Sin embargo, es necesario que evalúe la diversidad a nivel estacional, para hacer la ida y vuelta entre los varios niveles de percepción, y para no perder

la noción del pasaje entre el visible a nivel estacional o del biotopo (poblaciones de especies) y el invisible a nivel del continente (mapas de distribución). Uno tiene que esperar que algún día una síntesis como la de Moreau (1966) para Africa sea intentada para el Neotrópico.

PROBLEMAS CONCRETOS

Dinamismo distribucional

Se necesitan estudios finos y a largo plazo sobre el "límite" de la distribución de las especies ("range border") y sus fluctuaciones (cf. *Hippolais polyglotta* en Suiza, Landenbergue & Turrian 1982), y sobre el dinamismo poblacional en partes más centrales de la distribución. El dinamismo poblacional en el límite de la distribución parapátrica o contigua de dos especies congénicas afines (especialmente las alo-especies de una superespecie) y en zonas de hibridismo, es todavía muy poco conocido y estudiado (Vuilleumier, en prensa).

Grupos tróficos

Estudios como los de Karr (1980) y de Pearson (1977) pero a escalas o más grandes o más pequeñas, deben ser hechos con el objetivo de hacer comparaciones en el Neotrópico en general.

Gradientes

Muchos gradientes altitudinales deberían ser investigados en el futuro: gradientes en sierras aisladas con vegetación de selva húmeda densa (por ejemplo, Cerro Tumaco en Ecuador, Sierra de la Macarena en Colombia, o Serra do Itatiaia en Brasil), para comparar con la Cordillera Vilcabamba en Perú estudiada por Terborgh (1971); zonas de islas (por ejemplo, en las Antillas, para comparar con las Galápagos, Schluter 1982), y vertientes áridas (para comparar con los gradientes peruanos de Koepcke 1954 y de Pearson y Ralph 1978). Gradientes no-altitudinales incluyen gradientes de diversidad de vegetación como sucesiones o gradientes cuasi-sucesionales (como el gradiente estudiado en Chile por Cody 1970 y reanalizado por Blondel *et al.* 1984).

TABLA 11

Discontinuidad distribucional y especiación en aves altoandinas¹Distributional discontinuity and speciation in high Andean¹ birds

	Especie con distribución	Variación geográfica			Contactos Secundarios	Pertenecen a Superespecies
		Nº var. geográf.	Clinal	Poblaciones aisladas		
Primera muestra ²	Discontinua (19=100%)	11%	32%	58%	11%	32%
	Continua (16=100%)	31%	31%	38%	25%	56%
Segunda muestra ³	Discontinua (27=100%)	15%	37%	48%	19%	41%
	Continua (20=100%)	30%	40%	30%	25%	45%

¹ Según Vuilleumier (1980a: 125, Tabla VII)² Muestra con datos seguros sobre discontinuidad³ Muestra con algunas especies sin datos precisos*Discontinuidades*

Poco estudiadas en sus detalles, las discontinuidades ("range disjunctions") que existen en la distribución de muchas especies de aves neotropicales merecen un análisis intenso en el campo. Ciertos aspectos del fenómeno de discontinuidad en aves altoandinas fueron estudiados por Vuilleumier & Simberloff (1980) y Vuilleumier (1980a, 1980b), en los contextos, respectivamente, del papel de la competición interespecífica y de la posible causalidad entre discontinuidad geográfica y especiación alopátrica (la Tabla II da unos ejemplos según Vuilleumier (1980a: Table VII)). Otros ejemplos de discontinuidad y de su papel durante o como resultado de la especiación son discutidos por Graves (1985). Las correlaciones entre discontinuidades ambientales y discontinuidades en la distribución de las aves son consideradas como más o menos "triviales" por ciertos autores (como Diamond 1975: 364), pero a mi juicio todavía necesitan mejor demostración (negativa o positiva).

Especies raras o de distribución muy restringida

Un estudio sintético como el de Hall & Moreau (1970) para las aves de Africa tropical sería muy útil en el Neotrópico. Terborgh & Winter (1982) empezaron con su análisis de

las especies de Colombia y Ecuador (Fig. 7). Otros estudios sobre especies raras son los de Karr (1977), Sick (1969), Paynter (1967) y Orians *et al.* (1977). El problema de rareza está correlacionado con el problema de discontinuidad y tiene que ver con fenómenos de extinción, los cuales son poco investigados en el Neotrópico (pero véase Willis 1974 y Karr 1982a, 1982b para las aves de Barro Colorado en Panamá, Leck 1979 y Willis 1979 para las aves de parches de selva en Ecuador y en Brasil). Una lista preliminar de las aves raras de la región Neotropical fue recopilada por Mountfort (1988: 67-103).

Diversos efectos topográficos

Se pueden mencionar los efectos insulares en sierras aisladas o parcialmente aisladas. En muchos casos ya existe información faunística y/o análisis biogeográfico (ejemplos: Aconquija, Olrog 1949; Cordillera de la Costa de Venezuela, Phelps 1966; Itatiaia, Holt 1928, Pinto 1954; Macarena, Blake 1962; Santa Marta, Todd & Carriker 1922, Norton 1975; Sierras de Córdoba, Nores & Yzurieta 1983; Pantepui, Chapman 1931, Mayr & Phelps 1967, Cook 1974 Willard *et al.* 1991). Hay que completar la información faunística durante otras expediciones y hacer más análisis.

Efectos peninsulares (véase Simpson 1964, Cook 1969, Emplen 1978, Taylor & Regal

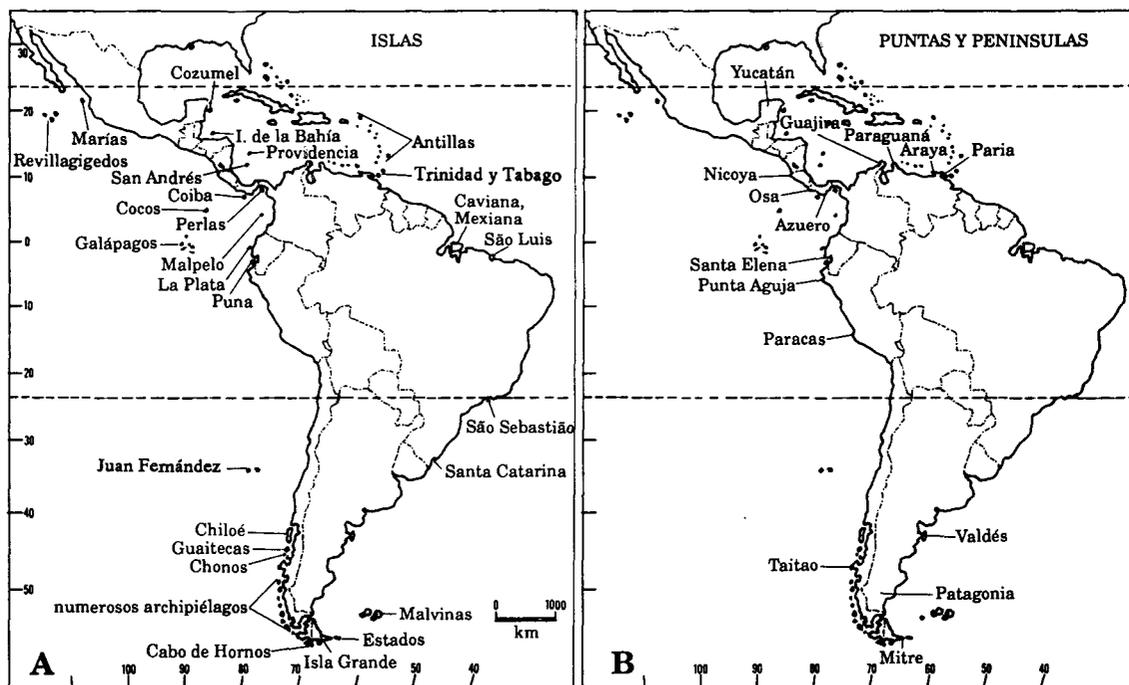


Fig. 16. A: Algunas islas del Neotrópico. Sólo para algunas de estas islas o archipiélagos tenemos estudios biogeográficos detallados (por ejemplo, Antillas, Galápagos y Trinidad). B: Algunas puntas y penínsulas del Neotrópico. Sólo para ciertas penínsulas tenemos datos faunísticos suficientes para un análisis cuantitativo del efecto peninsular (por ejemplo, Yucatán, Azuero, Guajira, Paraganá, Valdez y Patagonia).

A: Some Neotropical islands. For only a few of these islands or archipelagos are there detailed biogeographic studies (for example West Indies, Galapagos, and Trinidad). B: A few capes and peninsulas of the Neotropics. Only for some peninsulas are there sufficient faunistic data for a quantitative analysis of the peninsular effect (for example Yucatan, Azuero, Guajira, Paraguana, Valdez, and Patagonia).

1978 y Seib 1980 para Norteamérica; Ripley 1949 para India; Schall & Pianka 1977 para la Península Ibérica; Massa 1982 para Italia), quedan poco estudiados en el Neotrópico. Hay datos faunísticos para Yucatán (Paynter 1955), Azuero (Aldrich & Bole 1937), Guajira (Haffer 1961), Paraganá (Barnes & Phelps 1940), Santa Elena (Marchant 1958), Valdés (Daciuk, comunicación personal), Patagonia (Olrog 1979) y otras penínsulas.

En la Fig. 16 se indica la posición de ciertas penínsulas (incluyendo puntas y cabos) e islas neotropicales. Interesantísimo sería el estudio extensivo, sistemático y sintético del efecto peninsular y del efecto insular (en islas distintas a las Antillas y Galápagos como Fernando de Noronha: Nacinovic & Teixeira 1989) y en montañas aisladas del Neotrópico.

Especiación alopátrida

Falta una reseña general para la Región Neotropical entera con el fin de orientar a los estudiantes que quieran llevar a cabo estudios en el futuro. Se necesitaría una reseña empírica, basada sobre criterios taxonómicos y geográficos. Reseñas preliminares incluyen las de Vuilleumier (1972, 1980a, 1980b, 1991) y de Haffer (1981, 1982).

Biogeografía de la migración

Después del trabajo pionero de Zimmer (1938) y de la revisión de Sick (1968), importantes reseñas fueron publicadas en los libros de Keast & Morton (1980) y Rappole *et al.* (1983). Especialmente importante sería el estudio de extensiones de distribución

geográfica debidas a la colonización de nuevos territorios por poblaciones migratorias (por ejemplo la nidificación de *Hirundo rustica* en Argentina, Nores, comunicación personal). La relación entre migración y colonización es casi desconocida en el Neotrópico. El concepto de aves migratorias con distribución relictual fue discutido hace muchos años por Amadon (1953). En el II Congreso Iberoamericano de Ornitología en 1983, el desaparecido Claes C. Olrog enfatizó la importancia de las migraciones de aves en el cono sur; véase, por ejemplo, el artículo reciente sobre *Elaenia strepera* (Marantz & Remsen 1991). En los últimos años importantes publicaciones sobre migración de playeros han aparecido en la literatura (ejemplo: Myer *et al.* 1990), basadas en estudios de colonización entre ornitólogos de Norte y Sudamérica.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Mario Ramos y al Comité Ejecutivo del II Congreso Iberoamericano de Ornitología por su amable invitación a dar una conferencia plenaria durante el Congreso de Xalapa. Varios participantes del Congreso me proporcionaron muy gentilmente ideas y referencias para mejorar el texto de mi ensayo. El presente trabajo constituye una versión completa de mi presentación de Xalapa. Agradezco el estímulo y la ayuda recibidos en años anteriores durante numerosas conversaciones con el desaparecido Eugene Eisenmann sobre asuntos de ornitología neotropical. Doy las gracias a Gilbert Long y Jacques Blondel por el estímulo intelectual recibido durante la lectura de sus artículos sobre jerarquías y niveles de percepción en biogeografía. El desaparecido Rodolphe Meyer de Schauensee debe ser reconocido calurosamente por su inestimable labor de síntesis de la avifauna sudamericana, una obra fundamental para todos los autores de trabajos de biogeografía neotropical. Juan Barberis, Jackie Beckert, Lori Moran, Lisa Lydestrom y Richard Sheridan me ayudaron con problemas gráficos y fotográficos, y Mary Ardagna y Elizabeth de Jesús dactilografiaron el manuscrito, tareas por todas las cuales estoy muy agradecido. Agradezco la inestimable ayuda de Fabian Jaksic e

Iván Lazo para mejorar el texto de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ADAMS JD, M SMITH & JB ADAMS (1982) Use of laboratory spectra for determining vegetation assemblages in LANDSAT images. International Symposium on Remote Sensing of Environment, Fort Worth, Texas.
- ABBOT I, LK ABBOTT & PR GRANT (1977) Comparative ecology of Galapagos ground finches (*Geospiza*) Gould: evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. Ecological Monographs 47: 151-184.
- ALDRICH JW & BP BOLE Jr (1937) The birds and mammals of the western slope of the Azuero peninsula (Republic of Panama). Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History 6: 1-196.
- ALLEN TFH & TB STARR (1982) Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago, University of Chicago Press.
- AMADON D (1953) Migratory birds of relict distribution: some inferences. Auk 70: 461-469.
- AMADON D (1973) Birds of the Congo and Amazon forests: a comparison. In Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review: 262-277 (B.J. Meggers, E.S. Ayensu, and W.D. Duckworth, Eds.). Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.
- AMADON D (1982) A revision of the sub-buteonine hawks (Accipitridae, Aves). American Museum Novitates Nº 2741: 1-20.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (AOU) (1983) Check-list of North American Birds. The species of birds of North America from the arctic through Panama, including the West Indies and Hawaiian Island. Sixth Edition Lawrence, Kansas, American Ornithologists' Union.
- ARAYA M & G MILLIE (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- ARREDONDO O (1976) The great predatory birds of the Pleistocene of Cuba. Smithsonian Contribution in Paleobiology 27: 169-187.
- ASHLOCK PD (1974) The uses of cladistics. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 81-99.
- BALL IR (1976) Nature and formulation of biogeographical hypotheses. Systematic Zoology 24: 407-430.
- BALL I (1980) The status of historical biogeography. Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici: 1283-1287.
- BANKS RC, MH CLENCH & JC BARLOW (1973) Bird collections in the United States and Canada. Auk 90: 136-170.
- BARNES VJR & WH PHELPS (1940) Las aves de la Península de Paraguaná. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales Nº 46: 269-301.
- BELTON W (1984) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Rheidae through Furnariidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 178: 369-636.
- BELTON W (1985) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 180: 1-242.
- BERLIOZ J (1958) Introduction à l'étude du peuplement biologique de la région antillaise. Compte Rendu de la Société de Biogéographie Nº 309: 89-91.
- BERLIOZ J (1959) Le peuplement animal des Antilles: les oiseaux des Grandes Antilles. Compte Rendu de la Société de Biogéographie Nº 319: 115-121.

- BERLIOZ J (1974) Considérations sur le peuplement alticole des colibris (Trochilidés) en Colombie. *Compte Rendu de la Société de Biogéographie* 50: 434-439.
- BEVEN S, EF CONNOR & K BEVEN (1984) Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. *Journal of Biogeography* 11: 383-399.
- BEZZEL E & H UTSCHICK (1979) Die Rasterkartierung von Sommervogelbeständen - Bedeutung und Grenzen. *Journal für Ornithologie* 120: 431-440.
- BLAKE ER (1962) Birds of the Sierra Macarena, eastern Colombia. *Fieldiana* 44: 69-112.
- BLAKE ER (1977) *Manual of Neotropical birds*. Vol. 1. Chicago, University Chicago Press.
- BLONDEL J (1979) *Biogéographie et écologie*. Paris, Masson.
- BLONDEL J & JP CHOISY (1983) *Biogéographie des peuplements d'oiseaux différentes échelles de perception: de la Théorie à la pratique*. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis* 4: 89-110.
- BLONDEL J & R CUVILLIER (1977) Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscop. *Oikos* 29: 326-331.
- BLONDEL J & R HUC (1978) *Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique*. *Alauda* 46: 107-129.
- BLONDEL J, F VUILLEUMIER, LF MARCUS & E TEROUANNE (1984) Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California and France? *In* *Evolutionary Biology*, vol. 17: 141-213 (MK Hecht, B Wallace, & GT Prance, Eds.), New York, Plenum Publishing Corporation.
- BOCK WJ (1985) Is *Diglossa* (?Thraupinae) monophyletic? *In* *Neotropical Ornithology*: 319-332 (P Buckley, MS Foster, EG Morton, RS Ridgely, & FG Buckley, Eds.), *Ornithological Monographs* N° 36, American Ornithologists' Union.
- BOND J (1948) Origin of the bird fauna of the West Indies. *Wilson Bulletin* 60: 207-229.
- BOND J (1963) Derivation of the antillean avifauna. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 115: 79-98.
- BOND J (1978) Derivations and continental affinities of Antillean birds. *In* *Zoogeography in the Caribbean*: 119-128 (FB Gill, ed.), Philadelphia, Special Publication N° 13, Academy of Natural Sciences.
- BOND J (1979) Derivations of Lesser Antillean birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 131: 89-103.
- BOND J (1980) *Birds of the West Indies*. Fourth edition. Boston, Houghton Mifflin Company.
- BRAUN MJ & TA PARKER, III (1985) Molecular morphological, and behavioral evidence concerning the taxonomic relationships of "*Synallaxis*" *gulan's* and other synalloxines. *In* *Neotropical Ornithology*: 333-346 (PA Buckley, MS Foster, ES Morton, RS Ridgely, & FG Buckley, eds.), *Ornithological Monographs* N° 36, American Ornithologists' Union.
- BRODKORB P (1963) Catalogue of fossil birds. Part 1. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 7: 179-293.
- BRODKORB P (1964) Catalogue of fossil birds. Part 2. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 8: 195-335.
- BRODKORB P (1967) Catalogue of fossil birds. Part 3. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 11: 99-330.
- BRODKORB P (1971) Catalogue of fossil birds. Part 4. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 15: 163-266.
- BRODKORB P (1978) Catalogue of fossil birds. Part 5. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 23: 139-228.
- BROWN JH & AC GIBSON (1983) *Biogeography*. St. Louis, The CV Mosby Company.
- BUCHER EH (1980) *Ecológia de la fauna chaqueña. Una revisión*. *Ecosur* 7: 111-159.
- BUCKLEY P, MS FOSTER, ES MORTON, RS RIDGELY & FG BUCKLEY (Eds.) (1985) *Neotropical Ornithology*. *American Ornithologists' Union Monographs* N° 36.
- CAMPBELL KE JR (1976) The Late Pleistocene avifauna of La Carolina, southwestern Ecuador. *Smithsonian Contributions in Paleobiology* N° 27: 155-168.
- CAMPBELL KE JR (1979) The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara tar seeps, northwestern Peru. *Royal Ontario Museum Life Sciences Contribution* 118:1-203.
- CAMPBELL E JR (1982) Late Pleistocene events along the coastal plain of northwestern South America. *In* *Biological diversification in the tropics*: 423-440 (GT Prance, Ed.). New York, Columbia University Press.
- CASE TJ, J FAABORG & R SIDELL (1983) The role of body size in the assembly of West Indian bird communities. *Evolution* 37: 1062-1074.
- CHAPMAN FM (1923) The distribution of the motmots of the genus *Momotus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 27-59.
- CHAPMAN FM (1931) The upper zonal bird-life of Mts. Roraima and Duida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 63: 1-135.
- CHAPMAN FM (1940) The post-glacial history of *Zonotrichia capensis*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77: 381-438.
- CHIAPPE LM (1991) Cretaceous birds of Latin America. *Cretaceous Research* 12: 55-63.
- CHIAPPE LM (1992) Enantiornithine (Aves) tarsometatars: and the avian affinities of the Late Cretaceous Avisauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 344-350.
- CLARK R (1986) *Aves de Tierra del Fuego y Cabo de Hornos: guía de campo*. *Literature of Latin America (L.O.L.A.)*, Buenos Aires.
- CODY ML (1970) Chilean bird distribution. *Ecology* 52: 455-464.
- CONNOR EF & D SIMBERLOFF (1978) Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecological Monographs* 48: 219-248.
- CONTRERAS JR (1977) Notas sobre el "cacholote", *Pseudoseisura gutturalis* (Aves, Furnariidae), y asignación subespecífica de los ejemplares coleccionados en la Provincia de Mendoza. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales y Literarias* N° 8: 13-20.
- CONTRERAS JR (1980) Avifauna mendocina. III. El carpintero chico *Picoides mixtus* en Mendoza: subespecie presente y comentarios biogeográficos (Picidae). *Historia Natural, Mendoza* 1: 85-90.
- COOK RE (1969) Variation in species density of North American birds. *Systematic Zoology* 18: 63-84.
- COOK RE (1974) Origin of the highland avifauna of southern Venezuela. *Systematic Zoology* 23: 257-264.
- CRACRAFT J (1982) Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution. *American Zoologists* 22: 411-424.
- CROIZAT-CHALEY L (1976) *Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas*. Vols. I & II. Caracas, Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- CUELLO JP (1988) Lista de las aves fósiles de la región neotropical y de las islas antillanas. *Paula-Coutiana, Porto Alegre* 2: 3-79.

- DARLINGTON PJ JR (1957) Zoogeography: the geographical distribution of animals. New York, John Wiley and Sons, Inc.
- DARLINGTON JR PJ (1976) Rates, patterns, and effectiveness of evolution in multi-level situations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 73: 1360-1364.
- DEEVEY ES JR (1949) Biogeography of the Pleistocene. Part. I. Europe and North America. Bulletin of the Geological Society of America 60: 1315-1416.
- DESGRANGES JL & PR GRANT (1980) Migrant hummingbirds' accommodation into tropical communities. In Migrant birds in the Neotropics: 395-409 (A Keast & ES Morton, Eds.). Washington, D.C. Smithsonian Institution Press.
- DIAMOND J (1975) Assembly of species communities (ML Cody & JM Diamond, eds.). Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard University Press.
- DORST J (1957) Contribution à l'étude écologique des oiseaux du haut Marañon (Pérou septentrional). L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie 27: 235-269.
- DORST J (1959) Quelques affinités de la faune des îles Galapagos. Compte Rendu de la Société de Biogéographie 36: 57-60.
- DORST J (1967) Considérations zoogéographiques et écologiques sur les oiseaux des hautes Andes. In Biologie de l'Amérique australe: 471-504 (C Delamare-Deboutteville and E Rapoport, Eds.). Paris, Centre National de la Recherche Scientifique.
- DORST J (1976) Historical factors influencing the richness and diversity of the South American avifauna. Proceedings of the 16th International Ornithological Congress: 17-35.
- DUBS B (1992) Birds of southwestern Brazil: Catalogue and guide to the birds of the Pantanal of Mato Grosso and its border areas. Betrona-Verlag, Küsnacht, Switzerland.
- EISENMANN E (1971) Range expansion and population increase in North and Middle America of the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*). American Birds 3: 529-536.
- ELDRIDGE N (1985) Unfinished synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thoughts. Oxford University Press, N.Y.
- ELEY JW (1982) Systematic relationships and zoogeography of the White-winged Guan (*Penelope albipennis*) and related forms. Wilson Bulletin 94: 241-259.
- EMLEN JT (1978) Density anomalies and regulatory mechanisms in land bird populations on the Florida peninsula. American Naturalist 112: 265-286.
- ENDLER JA (1982a) Alternative hypotheses in biogeography: introduction and synopsis of the symposium. American Zoologist 22: 349-354.
- ENDLER JA (1982b) Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. American Zoologist 22: 441-452.
- ESCALANTE PP & F VUILLEUMIER (1989) Directorio de colecciones ornitológicas en los países de la América Neotropical. American Museum of Natural History, Nueva York.
- FEDUCCIA A (1973) Evolutionary trends in the neotropical ovenbirds and woodhewers. American Ornithologists' Union Monographs Nº 13 1-69.
- FEINSINGER P & LA SWARM (1982) "Ecological release", seasonal variation in food supply, and the hummingbird *amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago. Ecology 63: 1574-1587.
- FEINSINGER P, LA SWARM, & JA WOLFE (1985) Nectar-feeding birds on Trinidad and Tobago: comparison of diverse and depauperate guilds. Ecological Monographs 55: 1-28.
- FITZPATRICK JW (1980) Some aspects of speciation in South American flycatchers. Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici: 1273-1279.
- FITZPATRICK DW (1982) Review of Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae, by C. Vaurie. Auk 99: 810-814.
- FJELDSÅ J (1981) Comparative ecology of Peruvian grebes - a study of the mechanism of evolution of ecological isolation. Vidensk. Medd. dansk. naturh. Forening. 143: 125-249.
- FJELDSÅ J (1983) Geographic variation in the Andean Coot *Fulica ardesiaca*. Bulletin of the British Ornithologists' Club 103: 18-22.
- FJELDSÅ J & N KRABBE (1990) Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen y Apollo Books, Svenborg, Denmark.
- FRY CH (1970) Ecological distribution of birds in north-eastern Mato Grosso State, Brazil. Anais de la Academia Brasileira de Ciencias 42: 275-318.
- GOERGE P (1970) Les méthodes de la géographie. Paris, Presses Universitaires de France, "Que sais-je?" Nº 1398.
- GHISELIN MT (1980) Biogeographical units: more on radical solution. Systematic Zoology 29: 80-85.
- GILBERT FS (1980) The equilibrium theory of island biogeography: fact or fictions? Journal of Biogeography 7: 209-235.
- GILLIARD ET (1942) The Cordillera Macarena, Colombia. Geographical Review 32: 463-470.
- GORE MEJ & ARM GEPP (1978) Las aves del Uruguay. Montevideo, Mosca Hermanos S.A.
- GOTELLI NJ & LG ABELE (1982) Statistical distributions of West Indian land bird families. Journal of Biogeography 9: 421-435.
- GRANT PR (1972) Convergent and divergent character displacement. Biological Journal of the Linnean Society 4: 39-68.
- GRANT PR (1975) The classical case of character displacement. Evolutionary Biology 8: 237-337.
- GRANT PR (1981) Speciation and the adaptive radiation of Darwin's finches. American Scientist 69: 653-663.
- GRAVES GR (1982) Speciation in the carbonated flowerpiercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. Condor 84: 1-14.
- GRAVES GR (1985) Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. Auk 102: 556-579.
- GRISCOM L (1932) The distribution of bird-life in Guatemala. Bulletin of the American Museum of Natural History 64: 1-439.
- GRISCOM L (1950) Distribution and origin of the birds of Mexico. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 103: 341-382.
- GOULD SJ (1982) Darwinism and the expansion of evolutionary theory. Science 216: 380-387.
- HAFFER J (1961) Notas sobre la avifauna de la Península de la Guajira. Novedades Colombianas 1: 374-396.
- HAFFER J (1967) Zoogeographical notes on the "nonforest" lowland bird faunas of northwestern South America. Hornero 10: 315-333.
- HAFFER J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131-137.
- HAFFER J (1970a) Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. Journal für Ornithologie 111: 285-331.
- HAFFER J (1970b) Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Uraba region in northwestern Colombia. Caldasia 10: 603-636.
- HAFFER J (1970c) Entstehung und Ausbreitung nord-andiner Bergvögel. Zoologisches Jahrbuch der Systematik 97: 301-337.

- HAFFER J (1974a) Pleistozäne Differenzierung der amazonischen Vogelfauna. *Bonner zoologische Beiträge* 25: 87-117.
- HAFFER J (1974b) Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and Jacamars (galbulidae). Cambridge, Massachusetts, Nuttall Ornithological Club Publications N° 14.
- HAFFER J (1975) Avifauna of northwestern Colombia, South America. *Bonner zoologische Monographien* N° 7: 1-182.
- HAFFER J (1978) Distribution of Amazon forest birds. *Bonner zoologische Beiträge* 29: 38-78.
- HAFFER J (1981) Aspects of neotropical bird speciation during the Cenozoic. *In* Vicariance biogeography: a critique: 371-394 (G Nelson & De Rosen, Eds.). New York, Columbia University Press.
- HAFFER J (1982) General aspects of the refuge theory. *In* Biological diversification in the tropics: 6-24 (Gt Prance, Ed.). New York, Columbia University Press.
- HALL BP & RE MOREAU (1970) An atlas of speciation in African passerine birds. London, Trustees of the British Museum (Natural History).
- HAMILTON TH & IRUBINOFF (1967) On predicting insular variation in endemism and sympatry for the Darwin Finches in the Galapagos Archipelago. *American Naturalist* 101: 161-172.
- HANDFORD P (1983) Continental patterns of morphological variation in a South American sparrow. *Evolution* 37: 920-930.
- HANDTKE K & G MAUERSBERGER (1977) Die Ausbreitung des Kuhreihers, *Bubulcus ibis* (L.). *Mitteilungen der Zoologischen Museum in Berlin* 53 (Supplement, annalen der Ornithologie I): 3-78.
- HARRIS MP (1973) The Galapagos avifauna. *Condor* 75: 265-278.
- HILTY SL & WL BROWN (1986) A guide to the birds of Colombia. Princeton, Princeton University Press.
- HINKELMANN C (1990) Biogeographie und Systematik Tropischer Kolibris (Trochilidae). *Proceedings of the International 100th DO-G Meeting, Current Topics in Avian biology Bonn 1988*: 25-30.
- HOLT EG (1928) An ornithological survey of the Serra do Itatiaia, Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 57: 251-326.
- HOWELL TR (1969) Avian distribution in Central America. *Auk* 86: 293-326.
- HOWELL TR (1971) An ecological study of the birds of the lowland pine savannas and adjacent rain forest in northeastern Nicaragua. *Living Bird* 10: 185-242.
- HUECK K & P SEIBERT (1972) Vegetationskarte von Südamerika. Stuttgart, Gustav Fischer.
- HURLBERT SH & JO KEITH (1979) Distribution and spatial patterning of flamingos in the Andean altiplano. *Auk* 96: 328-342.
- IHERING H VON (1927) The geographic origin of the birds of South America. *Ibis*. 1927: 427-442.
- JAKSIC FM & P FEINSINGER (1991) Bird assemblages in temperate forest of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 491-510.
- JEHL JR & KC PARKES (1983) "Replacements" of landbird species on Socorro Island, Mexico. *Auk* 100: 551-559.
- JOHNSTON DW (1975) Ecological analysis of the Cayman Island avifauna. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 19: 235-300.
- KARR JR (1976) Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist* 110: 973-994.
- KARR JR (1977) Ecological correlates of rarity in a tropical forest bird community. *Auk* 94: 240-247.
- KARR JR (1980) Geographical variation in the avifaunas of tropical forest. *Auk* 97: 293-298.
- KARR JR (1982a) Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: a reassessment. *American Naturalist* 119: 220-239.
- KARR JR (1982b) Population variability and extinction in the avifauna of a tropical land bridge island. *Ecology* 63: 1975-1978.
- KEAST A (1972) Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). *In* *Evolutionary Biology*, vol. 5: 229-277 (T Dobzhansky, MK Hecht, & WC Steere, Eds.). New York, Appleton-Century-Crofts.
- KEAST JA (1977) Zoogeography and phylogeny: the theoretical background and methodology to the analysis of mammal and bird faunas. *In* Major patterns in vertebrate evolution: 249-312 (MK Hecht, PC Goody & BM Hecht, Eds.). New York, Plenum Press.
- KEAST JA (1991) Panbiogeography: then and now. *Quarterly Review of Biology* 66: 467-472.
- KOEPCKE M (1954) Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. I. Parte 1: Costa, vertientes occidentales y región altoandina. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* N° 3: 1-119.
- KOEPCKE M (1963) Anpassungen und geographische Isolation bei Vögeln den peruanischen Küstenlomas. *Proceedings XIII International Ornithological Congress*: 1195-1213.
- KOEPCKE M (1964) Las aves del Departamento de Lima. Lima, Morson S.A.
- KOEPCKE HW & M KOEPCKE (1953) Die warmen Feuchtluftwüstens Perus. *Bonner zoologische Beiträge* 4: 79-146.
- KOLASA J (1986) Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. *Ecology* 70: 36-47.
- LANDENBERGUE D & F TURRIAN (1982) La progression de l'Hypolaïs polyglotte dans le Pays de Genève. I. Observations sur les biotopes, la reproduction et le cycle annuel. *Nos Oiseaux* 36: 245-262.
- LANYON WE (1967) Revision and probable evolution of the *Myiarchus* flycatchers of the West Indies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 136: 329-370.
- LANYON WE (1978) Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 161: 427-628.
- LANYON WE & JW FITZPATRICK (1983) Behavior, morphology, and systematics of *Syristes sibilator* (Tyrannidae). *Auk* 100: 98-104.
- LEBRETON P & J BROYER (1981) Contribution à l'étude des relations avifaune/altitude. I. Au niveau de la région Rhone-Alpes. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 51: 265-285.
- LECK CF (1979) Avian extinctions in an isolated tropical wetforest preserve, Ecuador. *Auk* 96: 343-352.
- LEWONTIN RC (1970) The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1-18.
- LLORENTE BJ & O ESPINOSA (1991) Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia* 42: 295-312.
- LONG G (1969) Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie. *Ann. Geogr.* 427: 257-285.
- LONG G (1974) Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes. Paris. Masson.

- LOVEJOY TE (1975) Bird diversity and abundance in amazon forest communities. *Living Bird* 13: 127-191.
- LOVEJOY TE (1980) Discontinuous wilderness: minimum areas for conservation. *Parks* 5: 13-15.
- MACARTHUR RH (1972) Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Harper & Row, New York.
- MACARTHUR RH & EO WILSON (1967) The theory of island biogeography. Princeton, Princeton University Press.
- MACARTHUR RH, JM DIAMOND & JR KARR (1972) Density compensation in island faunas. *Ecology* 53: 330-342.
- MCDOWALL RM (1978) Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 88-104.
- MARANTZ CA & JV REMSEN JR (1991) Seasonal distribution of the Slaty Elaenia, a little-known austral migrant of South America. *Journal of Field Ornithology* 62: 162-172.
- MARCHANT S (1958) The birds of the Santa Elena Peninsula, S.W. Ecuador. *Ibis* 100: 349-387.
- MARCHANT S (1960) The breeding of some S.W. Ecuadorian birds. *Ibis* 100: 349-382, 584-599.
- MASSA B (1982) Il gradiente faunistico nella penisola italiana e nelle isole. *Atti Società italiana Scienze naturali Museo civico di Storia naturale Milano* 123: 353-374.
- MAYR E (1964a) Neotropical region. Pp. 516-518 in *New dictionary of birds* (A.L. Thomson, Ed.). New York, McGraw-Hill.
- MAYR E (1964b) Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 51: 280-288.
- MAYR E (1964c) From molecules to organic diversity. *Federation Proceedings* 28: 1231-1235.
- MAYR E & GW COTTRELL (Eds) (1979) Check-list of birds of the world. Vol. 1, second ed. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- MAYR E & WH PHELPS JR (1967) The origin of the bird fauna of the South Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 136: 269-328.
- MAYR E & F VUILLEUMIER (1983) New species of birds described from 1966 to 1975. *Journal für Ornithologie* 124: 217-232.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1952) A review of the genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences Philadelphia* 104: 153-196.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1966) The species of bird of South America and their distribution. Narberth, Pennsylvania, Livingston Publishing Company.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1982) A guide to the birds of South America. Reprinted with additions. Intercolligate Press Inc.
- MILLER AH (1947) The tropical avifauna of the upper Magdalena Valley, Colombia. *Auk* 64: 351-381.
- MILLER AH (1963) Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. *University of California Publication in Zoology* 66: 1-78.
- MONASTERIO M (1980) Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *En Estudios ecológicos en los páramos andinos: 93-158* (M. Monasterio, Ed.). Mérida, Venezuela, Ediciones de la Universidad de los Andes.
- MOREAU RE (1966) The bird faunas of Africa and its islands. New York, Academic Press.
- MOUNTFORT G (1988) Rare birds of the world. The Stephen Greene Press, Lexington, Massachusetts.
- MOYNIHAN M (1979) Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds. Cambridge, Massachusetts, Nuttall Ornithological Club Publications Nº 18.
- MÜLLER P (1972) Der neotropische Artenreichtum als biogeographisches Problem. *Zoologische Medelingen* 47: 88-110.
- MÜLLER P (1973) The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. The Hague, Dr. W. Junk B.V.
- MYERS JR, M SALLABERRY, E ORTIZ, G CASTRO, LM GORDON, JL MARON, CT SCHICK, E TABILO, P ANTAS & T BELOW (1990) Migration routes of New World Sanderlings (*Calidris alba*). *Auk* 107: 172-180.
- NACINOVIC JB & DM TELXEIRA (1989) As aves de Fernando de Noronha: uma lista sistemática anotada. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 709-729.
- NELSON G & NT PLATNICK (1980) A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience* 30: 339-343.
- NORES M & D YZURIETA (1980) Aves de ambientes acuáticos de Córdoba y centro de Argentina. Córdoba, Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería.
- NORES M & D YZURIETA (1983) Especiación en las Sierras pampeanas de Córdoba y San Luis (Argentina), con descripción de siete nuevas subespecies de aves. *Hornero, Nº Extraordinario: 88-102*.
- NORTON WJE (1975) Notes on the birds of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 95: 109-115.
- NOVAES FC (1969) Análise ecológica de uma avifauna da região de Rio Acara, Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Zoologia* Nº 69: 1-52.
- NOVAES FC (1970) Distribuição ecológica e abundância das aves em um trecho da mata do baixo Rio Guama (Estado do Pará). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Zoologia* Nº 71: 1-54.
- NOVAES FC (1973) Aves de uma vegetação secundária na foz do Amazonas. *Publicações Avulsas do Museu Goeldi* Nº 21: 1-88.
- OLROG CC (1949) La avifauna del Aconquija. *Acta Zoologica Lilloana* 7: 139-159.
- OLROG CC (1968) Las aves sudamericanas: una guía de campo. Tomo Primero. Tucumán, Fundación-Instituto Miguel Lillo.
- OLROG CC (1970) Causal ornithogeography of South America. *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress: 562-573*.
- OLROG CC (1979) Nueva lista de la avifauna argentina: *Opera Lilloana* 27: 1-324.
- OLROG CC (1980) A comparison of suboscine and oscine radiation. *Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici: 1262-1267*.
- OLSON SL (1978) A paleontological perspective of West Indian birds and mammals. *In Zoogeography in the Caribbean: 99-117* (FB Gill, Ed.). Philadelphia, Special Publications 13, Academy of Natural Sciences.
- OLSON SL & WB HILGARTNER (1982) Fossil and subfossil birds from the Bahamas. *Smithsonian Contributions in Paleobiology* Nº 48: 22-60.
- ONIKI Y & EO WILLIS (1982a) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: I. Accipitridae to Caprimulgidae. *Revista Brasileira de Biologia* 42: 733-740.
- ONIKI Y & EO WILLIS (1982b) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: II. Apodidae to Furnariidae. *Revista Brasileira de Biologia* 42: 745-752.
- ONIKI Y & EO WILLIS (1982c) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: III. Formicariidae to Pipridae. *Revista Brasileira de Biologia* 42: 563-569.
- ONIKI Y & EO WILLIS (1983a) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: IV. Tyrannidae to Vireonidae. *Revista Brasileira de Biologia* 43: 45-54.
- ONIKI Y & EO WILLIS (1983b) Breeding records of birds from Manaus, Brazil: V. Icteridae to Fringillidae. *Revista Brasileira de Biologia* 43: 55-64.

- OREN DC (1982) Testing the refuge model for South America: a hypothesis to evaluate discrepancies in refuges number across taxa. *In* Biological diversification in the tropics: 601-607 (GT Prance, Ed.). New York, Columbia University Press.
- ORIAN GH, L ERCKMANN & JC SCHULTZ (1977) Nesting and other habits of the Bolivian Blackbird (*Oreopsar bolivianus*). *Condor* 79: 250-256.
- PASCUAL R & E ORTIZ JAUREGUIZAR (1990) Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- PAYNTER RA JR (1955) The ornithogeography of the Yucatan Peninsula. *Bulletin* Nº 9 Peabody Museum of Natural History Yale University: 1-347.
- PAYNTER RA JR (1967) Notes on the emberizine sparrow *Rhynchospiza stolzmanni*. *Breviora* Nº 278: 1-6.
- PAYNTER RA JR (1972) Biology and evolution of the *Atlapetes schistaceus* species-group (aves: Emberizinae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 143: 297-320.
- PAYNTER RA JR (1978) Biology and evolution of the avian genus *Atlapetes* (Emberizinae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 148: 323-369.
- PAYNTER RA JR (1982) Ornithological gazetteer of Venezuela. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR (1985) Ornithological gazetteer of Argentina. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR (1988) Ornithological gazetteer of Chile. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR & AMG CAPERTON (1977) Ornithological gazetteer of Paraguay. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR & MA TRAYLOR JR (1972) Ornithological gazetteer of Ecuador. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR & MA TRAYLOR JR (1981) Ornithological gazetteer of Colombia. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PAYNTER RA JR, TRAYLOR MA JR & B WINTER (1975) Ornithological gazetteer of Bolivia. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- PEARSON DL (1977) A patropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor* 79: 232-244.
- PEARSON DL (1982) Historical factors and bird species richness. *In* Biological diversification in the tropics: 441-452 (GT Prance, Ed.). New York, Columbia University Press.
- PEARSON OP & CP RALH (1978) The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* Nº 18: 1-97.
- PHELPS WH JR (1966) Contribución al análisis de los elementos que componen la avifauna subtropical de las cordilleras de la costa norte de Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Fiscales, Matemáticas y Naturales* 26: 14-43.
- PHELPS WH JR & R MEYER DE SCHAUSENSEE (1979) Una guía de las aves de Venezuela. Caracas, Gráficas Armitano C.A.
- PIELOU EC (1979) Biogeography. New York, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons.
- PINTO O (1954) Aves do Itatiaia. Ministerio da Agricultura, Serviço Florestal, Parque Nacional do Itatiaia *Boletim* Nº 3: 1-87.
- PLATNICK NI & G NELSON (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27: 1-16.
- PLENGE MA (1982) The distribution of the Lesser Rhea *Pisocnemis pennata* in southern Peru and northern Chile. *Ibis* 124: 168-172.
- POPPER KR (1972) The logic of scientific discovery. London, Hutchinson.
- POWER DM (1975) Similarity among avifaunas of the Galapagos Islands. *Ecology* 56: 616-626.
- PRANCE GT (1978) The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3: 207-222.
- PRANCE GT (1979) South America. *In* Systematic botany, plant utilization and biosphere conservation: 55-80 (I Hedberg, Ed.). Stockholm, Almquist & Wiksell Internat.
- PREGILL GK (1981) An appraisal of the vicariance hypothesis of Caribbean biogeography and its application to West Indian terrestrial vertebrates. *Systematic Zoology* 30: 147-155.
- PREGILL GK & SL OLSON (1981) Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 75-98.
- PRUM RO (1992) Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the Neotropical Manakins (Aves: Pipridae). *American Museum Novitates* Nº 3043: 1-65.
- RABINOVICH JE & EH RAPOPORT (1975) Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2: 141-157.
- RAIKOW RJ (1978) Appendicular myology and relationships of the New World nine-primaried oscines (Aves: Passeriformes). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* Nº 7: 1-43.
- RALPH CJ & JM SCOTT (Eds.) (1981) Estimating numbers of terrestrial birds. Lawrence, Kansas, *Studies in Avian Biology* Nº 6.
- RAND AL & MA TRAYLOR JR (1954) *Manual de las aves de El Salvador*. San Salvador, Universidad de El Salvador.
- RAND DM & RA PAYNTER JR (1981) Ornithological gazetteer of Uruguay. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- RAPOPORT EH (1968) Algunos problemas biogeográficos del nuevo mundo con especial referencia a la región neotropical. *In* Biologie de l'Amérique australe, Vol. IV: 53-110 (C Delamare-Deboutteville & EH Rapoport, Eds.). Paris, Centre National de la Recherche Scientifique.
- RAPPOLE JH, ES MORTON, TE LOVEJOY III & JL RUOS (1983) Nearctic avian migrants in the Neotropics. Washington, D.C. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- REICHHOLF J (1974) Artenreichtum, Häufigkeit und Diversität der Greifvögel in einigen Gebieten von Südamerika. *Journal für Ornithologie* 115: 381-397.
- REICHHOLF J (1975) Biographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. *Anzeiger der Ornithologische Gesellschaft in Bayem* 14: 1-69.
- REIG O (1968) Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. *In* Biologie de l'Amérique australe, Vol. IV: 215-260 (C Delamare-Deboutteville & E Rapoport, Eds.). Paris, Centre National de la Recherche Scientifique.
- REIG O (1991) Backwardness, relevance, and ways of improvement of the biology of organic diversity in Latin America and the Caribbean. *Interciencia* 16: 272-274.
- RICH PV (1979) Fossil birds of old Gondwanaland: a comment on drifting continents and their passengers. *In* Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment: 321-32 (J Gray & AJ Boucot, Eds.). Eugene, Oregon State University Press.

- RICKLEFS RE (1970) Stage of taxon cycle and distribution of birds on Jamaica, Greater Antilles. *Evolution* 24: 475-477.
- RICKLEFS RE & GW COX (1972) Taxon cycles in the West Indian avifauna. *American Naturalist* 106: 195-219.
- RICKLEFS RE & GW COX (1978) Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in the avifauna of the West Indies. *American Naturalist* 112: 875-895.
- RIDGELY RS (1976) A guide to the birds of Panama. Princeton, Princeton University Press.
- RIPLEY SD (1949) Avian relicts and double invasions in peninsular India and Ceylon. *Evolution* 3: 150-159.
- ROIG VG & JR CONTRERAS (1975) Aportes ecológicos para la biogeografía de la Provincia de Mendoza. *Ecosur* 2: 185-217.
- ROOT RB (1967) The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- ROSEN DE (1978) Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 159-188.
- RUMBOLL MAE (1974) Una nueva especie de maca (Podicipitidae). *Comunicaciones del Museo Argentino "Bernardino Rivadavia"* 4(5): 33-35.
- SALTHE SN (1985) Evolving hierarchical Systems, their structure and representation. Columbia University Press, N.Y.
- SAUTTER G (1975) Quelques réflexions sur la géographie en 1975. *Revue Internationale des Sciences Sociales* 27: 245-263.
- SCHALL JJ & ER PIANKA (1977) Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian peninsula. *Doñana Acta Vertebrata* 4: 27-34.
- SCHUCHMANN K-L (1980) Oekologie und Evolution der Trochilidenfauna auf den ozeanischen Inseln der Karibischen See. *Bonner Zoologische Beiträge* 31: 289-309.
- SCHLUTER D (1982) Distribution of Galapagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply. *Ecology* 63: 1504-1517.
- SCHWARTZ P (1972) On the taxonomic rank of the Yellow-billed Toucanet (*Aulacorhynchus calorhynchus*). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29: 459-476.
- SEIB RL (1980) Baja California: a peninsula for rodents but not for reptiles. *American Naturalist* 115: 613-620.
- SHORT LL (1975) A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154: 163-352.
- SIBLEY CG & JE AHLQUIST (1981) The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. *In* *Evolution today*: 301-335 (GGE Scudder & JL Reveal, eds.).
- SIBLEY CG, KW CORBIN & JE AHLQUIST (1968) The relationships of the seed-snipe (Thinocoridae) as indicated by their egg-white proteins and hemoglobins. *Bonner zoologische Beiträge* 19: 235-248.
- SICK H (1965) A fauna do cerrado. *Arquivos de Zoologia* 12: 71-93.
- SICK H (1966) As aves do cerrado como fauna arborícola. *Anais de la Academia Brasileira de Ciencias* 38: 355-363.
- SICK H (1967) Rios e enchentes na Amazonia como obstáculo para a avifauna. *Atas Simposio sobre a Biota Amazonica* 5: 495-520.
- SICK H (1968) Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika. *Vogelwarte* 24: 217-243.
- SICK H (1969) Aves brasileiras ameaçadas de extinção e noções gerais de conservação de aves no Brasil. *Anais de la Academia Brasileira de Ciencias* 41 (Suplemento): 205-229.
- SICK H (1984) Ornitologia brasileira. 2 Vols. Editora Universidade de Brasília, Brasil.
- SILVA F & B FALLAVENA (1981) Estudo da avifauna do Parque Estadual de Itapua, Rio Grande do Sul: biologia e anilhamento. *Iheringia, Serie Zoologia* 59: 89-118.
- SIMBERLOFF D (1974) Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 151-182.
- SIMBERLOFF D (1983) Biogeography: the unification and maturation of a science. *In*: *Perspectives in ornithology*: 411-455 (AH Brush & GA Clark, Jr., Eds.). New York, Cambridge University Press.
- SIMBERLOFF DS & EO WILSON (1970) Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology* 51: 934-937.
- SIMPSON GG (1980) Why and how. Some problems and methods in historical biology. New York, Pergamon Press.
- SKUTCH AF (1972) Studies of tropical American birds. Cambridge, Massachusetts, Publications of the Nuttall Ornithological Club Nº 10.
- SLUD P (1964) The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 128: 1-430.
- SMITH CH (1983) A system of world mammal faunal regions. I. Logical and statistical derivation of the regions. *Journal of Biogeography* 10: 455-466.
- SNOW DW (1973) The classification of the Cotingidae (Aves). *Breviora* Nº 409: 1-27.
- SNOW DW (1975) The classification of the manakins. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 95: 20-27.
- SNOW DW (1982) The Cotingas. Oxford University Press.
- SNOW DW (Ed) (1978) An Atlas of speciation in African non Passerine birds. London, Trustees of the British Museum (Natural History).
- SNOW DW & BK SNOW (1964) Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49: 1-39.
- STEADMAN DW (1981) Vertebrate fossils in lava tubes in the Galapagos Islands. *Proceedings of the 8th International Congress of Speleology* 2: 549-550.
- STEADMAN DW (1982) The origin of Darwin's finches (Fringillidae, Passeriformes). *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 19: 279-296.
- STEPHENS L & MA TRAYLOR Jr. (1983) *Ornithological-gazetteer of Peru*. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- STILES FG (1980) The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322-343.
- STILES FG (1983) Systematics of the southern forms of *Selasphorus* (Trochilidae). *Auk* 100: 311-325.
- STRANGE IJ (1979) Distribution of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) to the Falkland Islands. *Gerfaut* 69: 397-401.
- SWARTH HS (1934) The bird fauna of the Galapagos Islands in relation to species formation. *Biological Reviews* 9: 213-234.
- TAYLOR RJ & PJ REGAL (1978) The peninsular effect on species diversity and the biogeography of Baja California. *American Naturalist* 112: 583-593.
- TERBORGH J (1971) Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- TERBORGH J (1973) Chance, habitat and dispersal in the distribution of birds of the West Indies. *Evolution* 27: 338-349.
- TERBORGH J & J FAABORG (1980) Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist* 116: 178-195.
- TERBORGH J, J FAABORG & HJ BROCKMANN (1978) Island colonization by Lesser Antillean birds. *Auk* 95: 59-72.

- TERBORGH J & JS WESKE (1969) Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 56: 765-782.
- TERBORGH J & JS WESKE (1975) The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562-576.
- TERBORGH J & B WINTER (1982) Evolutionary circumstances of species with small ranges. In *Biological diversification in the tropics: 587-600* (GT Prance, Ed.). New York, Columbia University Press.
- TODD WEC & MA CARRIKER JR. (1922) The birds of the Santa Marta region of Colombia: A study in altitudinal distribution. *Annals of the Carnegie Museum* 14: 1-611.
- TONNI EP (1980) The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contributions in Science Natural History Museum of Los Angeles County* 330: 105-114.
- TOSTAIN O (1980) Contribution à l'ornithologie de la Guyane française. *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 50: 47-62.
- TRAYLOR MA JR (1977) A classification of the tyrant flycatchers (Tyrannidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 148: 129-184.
- TRAYLOR MA JR (Ed) (1979) Check-list of birds of the world, vol. 8. Cambridge, Massachusetts, Museum of Comparative Zoology.
- TRAYLOR MA JR & J FITZPATRICK (1982) A survey of the tyrant flycatchers. *Living Bird* 19: 7-50.
- UDVARDY MDF (1981) An overview of grid-based atlas work in ornithology. In: *Estimating numbers of terrestrial birds: 103-109* (CJ Ralph & JM Scott, Eds.). *Studies in Avian Biology* N° 6.
- VAURIE C (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 166: 1-357.
- VENEGAS C (1986) *Aves de Patagonia y Tierra del Fuego Chileno-Argentina*. Ediciones de la Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile.
- VENEGAS C & J JORY H (1979) Guía de campo para las aves de Magallanes. Punta Arenas, Publicaciones del Instituto de la Patagonia. Serie Monografías N° 11.
- VERGARA R (1988) Relaciones biogeográficas de la avifauna cubana. I. Biogeografía histórica. *Ciencias Biológicas* 19-20: 51-61.
- VOOUS KH (1983) *Birds of the Netherlands Antilles*. Zutphen, De Walburg Press.
- VOOUS KH & T DE VRIES (1978) Systematic place and geographic history of the Galapagos Hawk, *Buteo galapagoensis*. *Gerfaut* 68: 245-252.
- VRBA ES & N ELDREDGE (1984) Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology* 10: 146-171.
- VRBA ES & SJ GOULD (1986) The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology* 12: 217-228.
- VUILLEUMIER F (1970) Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *American Naturalist* 104: 373-388.
- VUILLEUMIER F (1972) Speciation in South American birds: a progress report. *Acta IV Congreso Latinoamericano de Zoología*: 239-255.
- VUILLEUMIER F (1975) Zoogeography. In: *Avian biology*, Vol. 5: 421-496 (DS Famer & JR King, Eds.). New York, Academic Press.
- VUILLEUMIER F (1978) Q'est-ce que la biogéographie? *Compte Rendu de la Société de Biogéographie* 54: 41-66.
- VUILLEUMIER F (1979) Comparación y evolución de las comunidades de aves de páramo y puna. In: *El Medio Ambiente Páramo: 181-205* (M-L Salgado-Labourian Ed.) Caracas, Ediciones del Centro de Estudios Avanzados, IVIC, Apartado 1827.
- VUILLEUMIER F (1980a) Ecological aspects of speciation in birds, with special reference to South American Birds. Pp. 101-148. In: *Ecología y genética de la especiación animal* (OA Reig Ed.). Caracas, Equinoccio (Universidad Simón Bolívar).
- VUILLEUMIER F (1980b) Speciation in birds of the high Andes. *Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici*: 1256-1261.
- VUILLEUMIER F (1984a) Patchy distribution and systematics of *Oreomanes fraseri* (Aves, ?Coerebidae) of Andean *Polylepis* woodlands. *American Museum Novitates*, N° 2777: 1-17.
- VUILLEUMIER F (1984b) Zoogeography of Andean birds: two major barriers; and speciation and taxonomy of the *Diglossa carbonaria* superspecies. *National Geography Society Research Reports* 16: 713-731.
- VUILLEUMIER F (1984c) Faunal turnover and development of fossil avifaunas in South America. *Evolution* 38: 1384-1396.
- VUILLEUMIER F (1985a) Zoogeography. In: *A new dictionary of birds: 669-670* (B Campbell & E Lack, Eds.). Calton (Poyser) and Vermillion (Buteo).
- VUILLEUMIER F (1985b) Fossil evidence on the development of South American avifaunas. *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici Moscow*: 348-357.
- VUILLEUMIER F (1985c) Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. In: *Neotropical Ornithology: 255-304* (PA Buckley, MS Foster, ES Morton, RS Ridgely, & FG Buckley, Eds.). *American Ornithologists' Union Monographs* N° 36.
- VUILLEUMIER F (1985d) Fossil and recent avifaunas and the Interamerican Interchange. In: *The Great American Interchange: 387-424* (FG Stehli & SD Webb, Eds.). Plenum Publishing Corporation.
- VUILLEUMIER F (1986) Origins of the tropical avifaunas of the high Andes. In: *High altitude tropical biogeography: 586-622* (F Vuilleumier & M Monasterio, Eds.). New York, Oxford University Press.
- VUILLEUMIER F (1987) Suggestions pour des recherches sur les avifaunes cénozoïques d'Amérique de Sud. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon* N° 99: 239-248.
- VUILLEUMIER F (1991) A quantitative survey of speciation phenomena in Patagonian birds. *Omitologia Neotropical* 2: 5-28.
- VUILLEUMIER F (en prensa) Field study of allopatry, sympatry, parapatry, and reproductive isolation in steppe birds of Patagonia. *Omitologia Neotropical* 3.
- VUILLEUMIER F & AV ANDORS (en prensa a) Avian biological relationships between Africa and South America. In: *Biological Relationships between Africa and South America* (P Goldblatt, Ed). Yale University Press.
- VUILLEUMIER F & AV ANDORS (en prensa b) Origins and development of North American avian biogeography.
- VUILLEUMIER F & DN EWERT (1978) The distribution of birds in Venezuelan páramos. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162: 47-90.
- VUILLEUMIER F & E MAYR (1987) New species of birds described from 1976 to 1980. *Journal für Ornithologie* 128: 137-150.
- VUILLEUMIER F & D SIMBERLOFF (1980) Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. In: *Evolutionary biology*, vol. 12: 235-379. (MK Hecht, WC Steere, & B Wallace, Eds.) New York, Plenum Publishing Corporation.

- VUILLEUMIER F, M LECROY & E MAYR (1992) New species of birds described from 1981 to 1990. *Bulletin of the British Ornithologists' Club centenary Supplement 1992*, 112A: 267-309.
- WETMORE A (1965) The birds of the Republic of Panama. Part 1. Tinamidae (Tinamous) to Rhynchopidae (Skimmers). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 150: 1-483.
- WETMORE A (1968) The birds of the Republic of Panama. Part 2. Columbidae (Pigeons) to Picidae (Woodpeckers). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 150 (part 2): 1-605.
- WETMORE A (1972) The birds of the Republic of Panama. Part 3. Passeriformes: dendrocolaptidae (Woodcreepers) to Oxyruncidae (Sharpbills). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 150 (part 3): 1-631.
- WHEELWRIGHT NT (1983) Fruits and the ecology of Resplendent Quetzals. *Auk* 100: 286-301.
- WILEY EO (1981) *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- WILEY EO (1988) Vicariance biogeography. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 19: 513-542.
- WILLARD DE, MS FOSTER, GF BARROWCLOUGH, RW DICKERMAN, PF CANNELL, SL COATS, JL CRACRAFT & JP O'NEILL (1991) The birds of Cerro de la Neblina, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Fieldiana Zoology New Series* N° 65: 1-80.
- WILLIS EO (1967) The behavior of Bicolored Antbirds. *University of California Publications in Zoology* 79: 1-132.
- WILLSON EO (1969) The species equilibrium. *In: Diversity and stability in ecological systems*: 38-47 (GM Woodwell & HH Smith, Eds). *Brookhaven Symposia in Biology* N° 22.
- WILLIS EO (1972) The behavior of Spotted Antbirds. *Ornithological Monographs* N° 10, American Ornithologists' Union: 1-162.
- WILLIS EO (1973) The behavior of Ocellated Antbirds. *Smithsonian Contributions in Zoology* N° 144: 1-57.
- WILLIS EO (1974) Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 44: 153-169.
- WILLIS EO (1979) The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 33: 1-25.
- WILLIS EO & E EISENMANN (1979) A revised list of birds of Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions in Zoology* N° 91: 1-31.
- WINGE O (1888) Fugle fra Knoglehuler i Brasilien. *E Museo Lunds* II: 1-54. (Con un resumen en francés de 4 páginas después del texto en danés).
- WOLF LL (1976) Avifauna of the Cerro de la Muerte region Costa Rica. *American Museum Novitates*. N° 2606: 1-37.
- WRIGHT SJ (1980) Density compensation in island avifaunas. *Oecologia* 45: 385-389.
- ZIMMER JT (1938) Notes on migration in South American birds. *Auk* 55: 405-410.
- ZINK RM, DL DITTMAN & WL ROOTES (1991) Mitochondrial DNA variation and the phylogeny of *Zonotrichia*. *Auk* 108: 578-584.