

## Nidificación y status de *Phrygilus fruticeti* (Aves, Emberizidae) en la Patagonia chilena: ¿un ejemplo del fenómeno de “límite de la especie”?

Breeding and status of *Phrygilus fruticeti* (Aves, Emberizidae) in Chilean Patagonia: an instance of the “species border” phenomenon?

FRANÇOIS VUILLEUMIER

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

### RESUMEN

La presencia de *Phrygilus fruticeti* (Aves, Emberizidae) en la Patagonia chilena en 1988 pero su ausencia en 1985-1987 sugiere que esta especie tiene fluctuaciones de densidad poblacional en el límite austral de su rango distribucional. Se presentan datos sobre la ocurrencia y nidificación de *P. fruticeti* en Magallanes en 1988 y se discute la posibilidad de que estos hallazgos representen el “species border” o el límite de la especie. Se mencionan otras especies de aves que quizás muestren el fenómeno de “species border” en Patagonia. Este importante fenómeno ecológico y evolutivo ha sido poco estudiado aún en las aves de América del Sur, y merece investigación en el futuro. La zona sud-patagónica parece apropiada para tal estudio, que debería ser llevado a cabo por ornitólogos residentes a lo largo de varios ciclos anuales.

**Palabras claves:** *Phrygilus fruticeti*, Emberizidae, aves, América del Sur, Patagonia, Chile, límite de la especie (“species border”), biogeografía.

### ABSTRACT

The occurrence of *Phrygilus fruticeti* (Aves, Emberizidae) in Chilean Patagonia in 1988 but its absence in 1985-1987 suggests that this species exhibits fluctuations of population density at the southern limit of its range. Data on distribution and breeding of *P. fruticeti* in Magallanes in 1988 are presented, and the possibility that these records correspond to the “species border” is discussed. Other bird species that may show the “species border” phenomenon in Patagonia are mentioned. This important ecological and evolutionary phenomenon has been little studied in South American birds and deserves further research. Southern Patagonia appears suitable for such a study, which will be best carried out through several annual cycles by resident ornithologists.

**Key words:** *Phrygilus fruticeti*, Emberizidae, birds, South America, Patagonia, Chile, “species border”, biogeography.

### INTRODUCCION

El 26 noviembre de 1988 observé una pareja de *Phrygilus fruticeti* (Fringilo yal, Emberizidae) cerca de la Posada Tehuelche, Kimiri-Aike, Magallanes, Chile. El macho fue visto con pedacitos de gramíneas secas en su pico, y observado durante sus vuelos y cantos nupciales. El 27 de noviembre y los dos días siguientes, avisté muchos otros ejemplares de esta especie en otros sitios, y descubrí dos nidos, comprobando la nidificación de *Phrygilus fruticeti* en la Patagonia chilena.

Estos hallazgos, registrados en los últimos días mi cuarta expedición a Fuego-

Patagonia chilena dedicada a investigar especiación y biogeografía (Vuilleumier 1991a, 1991b, 1993a, 1993b), fueron sorprendentes, porque fueron los únicos registros de *Phrygilus fruticeti* obtenidos durante 100 días de terreno entre 1985 y 1988, en febrero, marzo, octubre, noviembre y diciembre. Como *Phrygilus fruticeti* es una especie común en otras partes de su rango distribucional andino-patagónico (por ejemplo, en la parte nor-central de la Patagonia, en Chubut, *P. fruticeti* alcanza a una densidad de un macho territorial por hectárea, Vuilleumier 1993b: 33-36), su ausencia en 1985 y 1987 y su abundancia en 1988 en la zona más austral de su dis-

tribución llamó mi atención al fenómeno del “species border” o límite de la especie (Mayr 1963: 523-524, 1970: 301, Hoffmann & Blows 1994).

Según Mayr (1970: 301): “The range of a species is delimited by a line beyond which the selective factors of the environment prevent successful reproduction. This line, called the *species border*, is one of the aspects of the population structure of species that can be understood only by taking gene flow into consideration”. Mayr (1970:301) añade esta observación: “Single individuals may appear annually in considerable numbers beyond this line, yet fail to establish themselves permanently. Even if they succeed in founding new colonies, these will sooner or later be eliminated in an adverse season. As a result, the species border, though fluctuating back and forth, remains a dynamically stable line.” Finalmente Mayr (1970:301) propone la conclusión siguiente: “The species border is one of the most interesting phenomena of evolution and ecology, yet as a scientific problem it has been almost totally ignored, except by Finnish authors [Kalela 1944, 1949], who have studied shifts of the species border as correlates of changing climatic conditions (Chapter 18). In the border region there is a never-ending race between reproductive capacity and mortality due to adverse conditions. Population density is far below the saturation point and the border region is a place in the area of a species where density-dependent factors are likely to be of minor, if not negligible, importance.”

¿Representan mis observaciones (ausencia de *Phrygilus fruticeti* en la Patagonia chilena en 1985-1987, pero nidificación en 1988) un ejemplo del fenómeno de “species border” o límite de la especie? Dado (1) la escasa distribución de *P. fruticeti* en Fuego-Patagonia chilena (Venegas & Jory 1979: 181), (2) la reproducción de esta especie en colonias (Johnson 1967: 376) y (3) la conducta en bandadas fuera de la época de reproducción (observación personal), se puede notar que *Phrygilus fruticeti* ofrece buenas características poblacionales para un estudio del “species border.” Además, Fuego-Patagonia chilena, con

fluctuaciones importantes de temperatura, viento y precipitación (Endlicher & Santana 1988, Santana 1989-1990a, 1989-1990b), parece ser una región ideal para verificar el papel de efectos no-dependientes de la densidad, cuyo estudio Mayr (1970: 301) y Hoffmann & Blows (1994) subrayaran. (Para un análisis de los efectos del clima en una región parecida, las Malvinas [Falklands], véase Pettingill 1960.)

En este artículo reviso el status de *Phrygilus fruticeti* en Fuego-Patagonia chilena y presento mis datos antes de concluir sobre la presencia del fenómeno de “species border” y de sugerir preguntas específicas para investigaciones futuras.

#### *Status de Phrygilus fruticeti en Fuego-Patagonia Chilena*

El mapa de Ridgely & Tudor (1990: 442) indica que *Phrygilus fruticeti* ocupa toda la región patagónica argentino-chilena y toda la Isla Grande de Tierra del Fuego. En el texto Ridgely & Tudor (1990: 442) mencionan lo siguiente: “...Argentina (south to Chubut); casual south to Tierra del Fuego.” Esto sugiere que *P. fruticeti* está distribuido de manera continua desde el norte hasta el sur de la Patagonia y en Tierra del Fuego, y parece en contradicción con otros datos de la literatura.

Fjeldså & Krabbe (1990: 662-663) enseñan la distribución de *P. fruticeti* en la Patagonia argentina en el sur hasta Santa Cruz (pero solamente un poco más al sur del Río Chico y no más al sur del Río Santa Cruz), e indican sólo dos registros para Tierra del Fuego. Según Fjeldså & Krabbe (1990: 663) *P. fruticeti* estaría ausente de Magallanes y de la mitad sur de la Provincia de Santa Cruz. Anteriormente, Philippi (1964: 174) había mencionado: “En Chile desde Arica hasta Aysén y Tierra del Fuego (Bahía Inútil, Luis E. Peña 1960).” Para Tierra del Fuego, Clark (1986: 266) mencionó: “Raro”. Citado para la zona de Viamonte [Argentina] y colectado en Bahía Inútil [Chile]. Posiblemente accidental.” Humphrey *et al.* (1970: 313) indican para *P. fruticeti* en Tierra del Fuego: “Accidental: This species is known on Isla

Grande from but a single specimen and a sight record." El espécimen fue colectado por Peña (véase Philippi 1964) en Bahía Inútil (fecha no indicada en Humphrey *et al.* 1970), y el observado fue un individuo inmaduro o una hembra, avistado por Reynolds en Viamonte el 8 de noviembre de 1929. Además del espécimen, Peña (1964: 116) encontro *P. fruticeti* común en Bahía Inútil.

Venegas & Jory (1979: 181) publicaron las indicaciones más completas acerca del status de *Phrygilus fruticeti* en Fuego-Patagonia chilena: "Esta escasa ave se encuentra principalmente en zonas de estepa de la región. Existen registros para Cañadón Grande, San Gregorio, Sierra Baguales (Estancia Las Cumbres) y Estancia Entrevientos. Los autores no la han observado en Tierra del Fuego y el único registro en el sector chileno es para Bahía Inútil (Peña, 1960 in Philippi 1964)." Venegas & Jory (1979: 181) concluyeron: "Aparentemente en el continente es un residente escaso que nidifica, pero por falta de más información y registros de invierno (agosto, Estancia Entrevientos), no queda claro su status y tampoco sus posibles migraciones locales."

En la Provincia de Santa Cruz, según Humphrey & Bridge (1970: 264), "Peterson y Humphrey vieron y coleccionaron muchos especímenes en octubre y noviembre, a lo largo de la costa atlántica de la Patagonia, desde Río Negro hasta la Ea. Monte Dinero, en el extremo sudeste de la provincia de Santa Cruz." (Según Fred Sibley, del Peabody Museum of Natural History, Yale University, 24 especímenes de *Phrygilus fruticeti* fueron colectados en la Estancia Monte Dinero, a poca distancia de Punta Dungeness, Magallanes.)

Entonces la literatura sugiere lo siguiente:

(1) *P. fruticeti* es común localmente y ampliamente distribuido en la Patagonia argentina (Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz), incluso sitios en el extremo sur de Santa Cruz.

(2) Aunque *P. fruticeti* es relativamente común en la zona central de Chile (observación personal), es escaso más al sur, como en Aysén (Philippi 1964; Fjeldså & Krabbe 1990).

(3) En la parte continental de la Patagonia chilena *P. fruticeti* es escaso o raro y ha sido registrado en solamente cuatro sitios. Los registros de verano sugieren nidificación y un registro de invierno sugiere residencia.

(4) En Tierra del Fuego sólo dos registros señalan la presencia de la especie: uno en Chile (Bahía Inútil) y otro en Argentina (Viamonte).

Mis conclusiones son que *Phrygilus fruticeti* se distribuye en toda la región patagónica, pero que su abundancia relativa, alta en el norte (como en Chubut), quizás disminuye más o menos paulatinamente hasta Santa Cruz. En la Patagonia chilena y en Tierra del Fuego, en el límite austral de su rango distribucional, *P. fruticeti* es ocasional en sólo pocos sitios. Esto indicaría que la zona de Fuego-Patagonia chilena corresponde al "species border" de *Phrygilus fruticeti*. A continuación presento mis observaciones sobre *P. fruticeti* en Fuego-Patagonia chilena.

#### OBSERVACIONES DE TERRENO

Mis observaciones en 1988 se refieren a un sector de la Patagonia chilena oriental, ubicado entre Kimiri-Aike y O'Higgins en el norte, y Buque Quemado y Punta Delgada en el sur, cerca del litoral de la Primera Angostura. Esta zona puede estar incluida en un cuadrángulo con lados de aproximadamente 20 km y superficie de 400 km<sup>2</sup>. La prospección fue hecha a lo largo de la carretera que va de San Gregorio a Monte Aymond, especialmente entre Kimiri-Aike y O'Higgins, y a lo largo de la carretera que va de (y al sur de) O'Higgins a la carretera costera entre Buque Quemado y Punta Delgada, especialmente cerca de Buque Quemado.

Aunque este sector fue recorrido en 1985 (5-6 de noviembre) y en 1987 (8-11 de febrero, 27 de febrero-1 de marzo; 26-27 de octubre), muchas horas pasaron en terreno con el objeto de estudiar la especie congénérica *Phrygilus gayi* no encontré *Phrygilus fruticeti* allí. Tampoco encontré a *Phrygilus fruticeti* en otros sectores de Fuego-Patagonia chilena en 1985, 1987, o

1988. En particular, mucho tiempo fue dedicado en 1985, 1987 y 1988, al estudio de la región litoral y sublitoral de Bahía Inútil donde Peña (1964) obtuvo un ejemplar (Philippi 1964, Humphrey *et al.* 1970). Muchas horas fueron pasadas en matorral abierto de la "Estepa Patagónica Mésica Arbustiva (Asociación *Festuca gracillima* - *Chiliotrichum diffusum*)" (Pisano 1977: 162) y del "Matorral Psammófito de *Lepidophyllum cupressiforme* (Asociación *Lepidophylletum cupressiforme*)" (Pisano 1977: 168-170), que eran biótopos apropiados para *Phrygilus gayi* y que parecían favorables para *Phrygilus fruticeti* pero sin detectar a esta última especie.

Es fácil registrar *Phrygilus fruticeti* por su comportamiento llamativo con vuelos nupciales y vocalizaciones (Vuilleumier 1993b: 35). Un período de observación de 1-2 horas y a veces menos, es usualmente suficiente para detectar su presencia en un sitio. Dado eso, creo poder afirmar que *P. fruticeti* no estaba presente en Fuego-Patagonia en 1985 o en 1987 (o que sí estaba presente, lo fue en números sumamente bajos), y que no estaba presente en 1988 en otros sectores que el de Kimiri-Aike/Buque Quemado.

Entre el 26 y el 29 de noviembre de 1988 *Phrygilus fruticeti* era localmente común en el sector descrito arriba. Se encontraron individuos aislados, parejas y pequeñas bandadas en un total de 12 sitios. La concentración más densa fue notada en el "Matorral Psammófito de *Lepidophyllum cupressiforme* (Asociación *Lepidophylletum cupressiforme*)" (Pisano 1977: 168-170), visitado cerca del Estrecho de Magallanes en la Primera Angostura (Fig. 1, arriba). También se encontró *P. fruticeti* en matorral de *Berberis* sp. en pequeñas quebradas y cañadones de la "Estepa patagónica mésica" (Pisano 1977: 154-159), por ejemplo cerca de la carretera entre Kimiri-Aike y O'Higgins.

En todos los sitios donde *Phrygilus fruticeti* estaba presente en 1988, fue fácil ubicar la especie y observar su conducta. Varias veces se encontraron individuos de *P. fruticeti* cerca de individuos de la especie congénérica, *Phrygilus gayi*, y en un caso se observó un nido activo de *P. gayi* a so-

lamente 25 metros de un nido de *P. fruticeti*, pero no se observaron interacciones entre estas dos especies. En tres sitios donde estudié *Phrygilus gayi* en 1987 cerca de Punta Delgada no ví o escuché a *P. fruticeti*, pero las dos especies coexistieron en estos sitios en 1988. En la zona de Punta Dungeness observé únicamente a *P. gayi*.

#### Nidificación

Dos nidos de *Phrygilus fruticeti* fueron descubiertos en 1988. El primero fue ubicado aproximadamente a 12 km al sureste de O'Higgins a lo largo de la carretera hasta Buque Quemado y Punta Delgada, altitud aproximadamente 10 m.s.n.m., el 28 de noviembre de 1988. El nido estaba construido en el interior de un pequeño arbusto de *Chiliotrichum diffusum* a 50 cm sobre el suelo. El exterior del nido era hecho con ramitas de gramíneas y el interior de la taza estaba revestido con lana de oveja. El nido tenía dos pichones con plumón grisáceo. La hembra llegó al nido volando por encima de una pequeña barranca. La zona circundante al nido era cubierta de una escasa vegetación arbustiva sobre suelo pedregoso, con *Berberis* sp. y *Verbena tridens*, además de *Lepidophyllum cupressiforme*. Otras especies de aves presentes cerca del nido de *P. fruticeti* eran *Phrygilus gayi* (un nido con cuatro huevos a 25 metros del nido de *P. fruticeti*), *Sicalis lebruni* (probablemente anidando en cuevas de la barranca), un pequeño grupo de *Carduelis barbata*, y *Upucerthia dumetaria* (nido en una cueva con un huevo).

El segundo nido de *Phrygilus fruticeti* se ubicó aproximadamente a 13 km al sureste de O'Higgins a lo largo de la carretera hasta Buque Quemado y Punta Delgada, aproximadamente 10 m s.n.m., el 29 de noviembre de 1988. El nido estaba a 50 cm sobre el nivel del suelo en un arbusto de *Lepidophyllum* (Fig. 1, arriba). Construido como el primero, con ramitas de gramíneas al exterior y con lana en el interior de la taza, también tenía dos pichones con plumón grisáceo (Fig. 1, abajo). Cerca del segundo nido, *Troglodytes aedon* estaba construyendo un nido, y se observa-

ron además *Chloephaga picta*, *Lessonia rufa*, *Sturnella loyca*, y *Zonotrichia capensis*.

Ambos nidos de *Phrygilus fruticeti* eran construcciones bastante gruesas que corresponden a las descripciones de Johnson (1967: 376) para Chile central ("The nest is loosely and rather untidily built, using grasses for the exterior walls

and thistle-down or other soft material for the lining"), de la Peña (1983: 142) para Jujuy, Argentina ("Tiene forma de taza y es construido con pajas externamente y lanas en la parte interna"), y del autor ("simple, rather untidy cup made of dry twigs," 24 de octubre de 1992, Río Negro, Argentina, inédito).

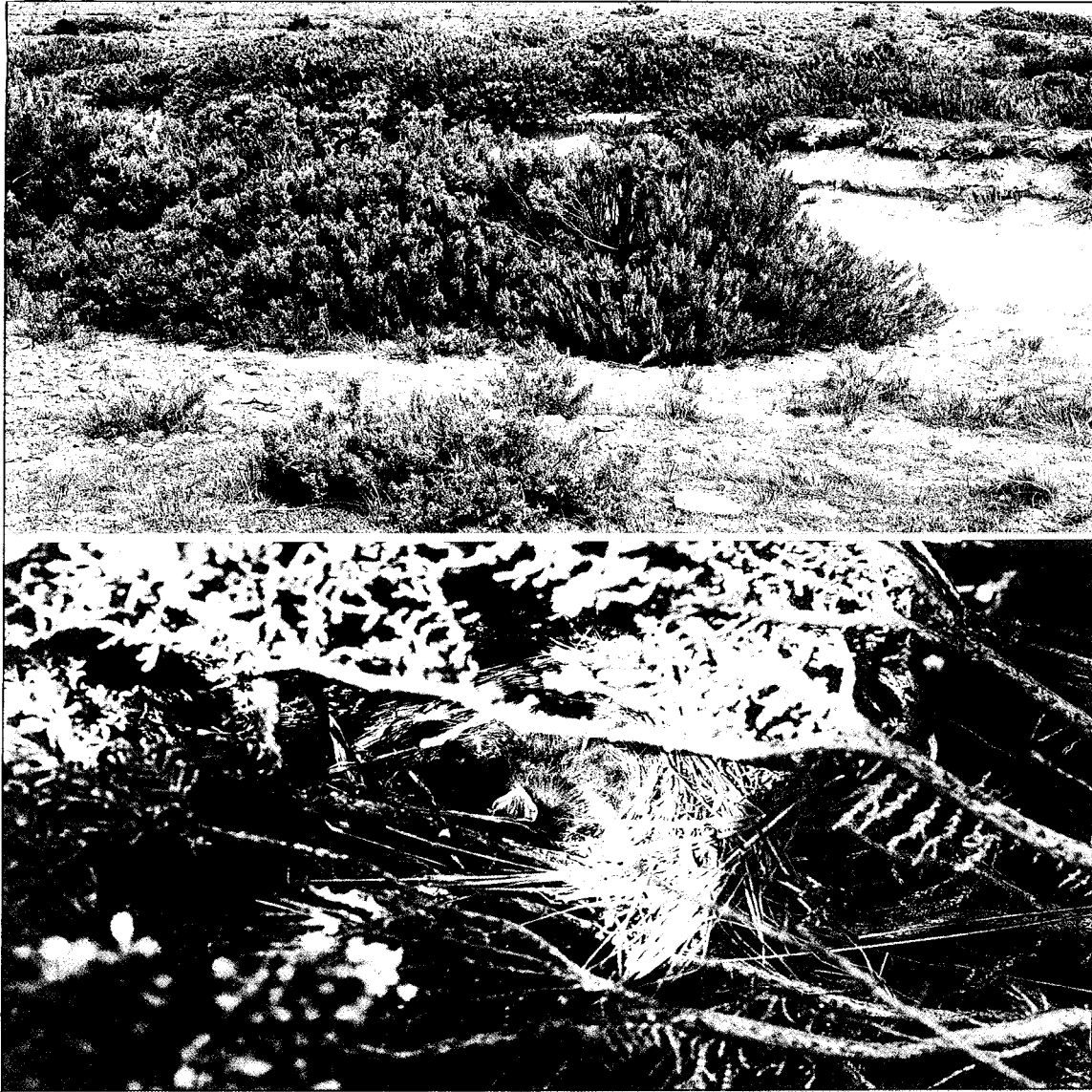


Fig. 1: Arriba: Biótopo de nidificación de *Phrygilus fruticeti* cerca de Buque Quemado, Estrecho de Magallanes, Chile, el 29 de noviembre de 1988. El segundo nido es ubicado en el arbusto de *Lepidophyllum* del centro de la fotografía. Fotografía F. Vuilleumier. Abajo: Segundo nido de *Phrygilus fruticeti* con dos pichones en un arbusto de *Lepidophyllum*, cerca de Buque Quemado, Magallanes, Chile, el 29 de noviembre de 1988. Fotografía F. Vuilleumier.

Top: Breeding habitat of *Phrygilus fruticeti* near Buque Quemado, Strait of Magellan, Chile, 29 November 1988. The second nest is located in the *Lepidophyllum* shrub in the center of the photograph. Photograph F. Vuilleumier. Bottom: Second nest of *Phrygilus fruticeti* with two downy young in a shrub of *Lepidophyllum* near Buque Quemado, Magallanes, Chile, 29 November 1988. Photograph F. Vuilleumier.

*Ejemplares colectados*

Dos especímenes de *Phrygilus fruticeti* colectados en Magallanes en 1988 aumentan la información sobre el status de la especie en la Patagonia chilena.

AMNH 826206 (número de catálogo de campo: Vuilleumier 1988-124)

Macho adulto, testículos 9 x 6 y 8 x 7 mm; cráneo 100% osificado; colectado el 28 de noviembre de 1988, aproximadamente a 6,5 km al sureste de O'Higgins, a lo largo de la carretera que va de O'Higgins a Buque Quemado y Punta Delgada, 10 m s.n.m.; peso 41 g; muy poca grasa subcutánea en el cuello; iris pardo oscuro, pico amarillo, patas y dedos amarillo pálido; contenido estomacal: material vegetal y piedritas.

AMNH 826207 (número de catálogo de campo: Vuilleumier 1988-134)

Macho adulto, testículos 12 x 9 y 10 x 8 mm; cráneo 100% osificado; colectado el 29 de noviembre de 1988, aproximadamente a 11 km al sureste de O'Higgins, a lo largo de la carretera que va de O'Higgins a Buque Quemado y Punta Delgada, 10 m s.n.m.; peso 41 g; poca grasa subcutánea en el furculum; iris pardo, pico amarillo, patas y dedos amarillo; contenido estomacal: semillas y material vegetal; no tenía parche de incubación ("brood patch").

El enorme desarrollo de los órganos sexuales y la completa osificación del cráneo de estos especímenes, confirman el status de nidificación de la población en 1988. Además, ambos ejemplares tienen un plumaje bastante usado, lo que es característico de individuos reproductores.

## DISCUSION

Según mis observaciones en Perú, Bolivia, Chile y Argentina, *Phrygilus fruticeti* es común localmente en los altos Andes tropicales y subtropicales, donde nidifica en la vegetación de puna (Troll 1959, Cabrera 1956, 1968), especialmente en lugares

donde se encuentran la estepa de tola o "tolar" (con *Lepidophyllum* spp.) o la estepa arbustiva con *Baccharis tola*. *Phrygilus fruticeti* también vive en vertientes andinas más bajas con arbustos y cactáceas, en cuencas interandinas con cactáceas y en zonas rocosas de la puna con bosquesillos aislados de *Polylepis* sp. (Rosaceae) (observación personal., Fjeldså 1993: 122). En el centro de Chile, *P. fruticeti* es común localmente en matorral seco de quebradas y vertientes de colinas desde el nivel del mar hasta alturas medianas en los Andes. En la Patagonia argentina, por ejemplo en Chubut, la especie es común localmente en la vegetación arbustiva del monte y más abierta de la estepa patagónica (vegetación según Cabrera 1956 y Hueck & Seibert 1981). En Chubut, la densidad poblacional de *P. fruticeti* parece ser correlacionada con la densidad relativa de la vegetación: es usualmente más abundante en matorral más denso (Vuilleumier 1993b).

Los biotopos donde encontré *Phrygilus fruticeti* en la Patagonia chilena en 1988 son más abiertos y con una vegetación más baja y más escasa, que los biotopos de la zona central de Chile o que biotopos de los altos Andes. Sin embargo, la fisionomía de los tolares de la puna es similar a la del matorral psammófito de la Patagonia chilena (ambos con *Lepidophyllum*). Entonces, aunque *P. fruticeti* tiene variación geográfica en sus preferencias ecológicas, sus biotopos en la Patagonia chilena no difieren cualitativamente de biotopos semejantes en los Andes, así que no es tan sorprendente encontrar la especie en la Patagonia chilena cerca del Estrecho de Magallanes.

Lo que es más sorprendente es la ausencia de la especie en la Patagonia chilena en ciertos años y su presencia en otros. Esta observación, junta a la escasez en el continente (Venegas & Jory 1979: 181) y la presencia accidental de la especie en Tierra del Fuego (Humphrey *et al.* 1970: 313) sugiere que Fuego-Patagonia chilena constituye el límite austral de su distribución.

Propongo la hipótesis que la parte continental de Fuego-Patagonia chilena es la zona del "species border" (límite de la especie, Mayr 1963, 1970, Hoffmann &

Blows 1994) para *Phrygilus fruticeti*. En tal límite distribucional, fluctuaciones poblacionales resultan en presencia-ausencia de escasez local, y representan un tipo de equilibrio dinámico entre una alta tasa de mortalidad local y una tasa variable de dispersión poblacional del norte al sur, desde fuentes poblacionales al norte de Fuego-Patagonia chilena, en la Provincia de Santa Cruz. Ahora que es identificado un sector de Magallanes donde *Phrygilus fruticeti* nidifica ocasionalmente, se pueden investigar los detalles del fenómeno de "species border" en esa región, como lo hizo Kalela (1944, 1949) en Fenno-Escandinavia y Root (1988a, 1988b) en los Estados Unidos.

Las siguientes preguntas podrían servir de base para investigaciones a medio plazo (3-5 años), diseñadas para resolver incertidumbres sobre el fenómeno. Esta investigación futura necesitará visitas a los sitios de estudio una vez o más por mes a lo largo de varios ciclos anuales y deberá estar llevada a cabo por ornitólogos residentes en la Patagonia, pues ellos son los únicos que pueden estudiar poblaciones de *P. fruticeti* de esta manera.

(1) ¿Cual es el status de *Phrygilus fruticeti* en la zona sur de la Provincia de Santa Cruz, inmediatamente al norte de la Patagonia chilena? En particular: ¿Nidifica esta especie cada año en Santa Cruz meridional, o solamente ciertos años? ¿Es residente la población local, o migran todos o algunos individuos más al norte después de criar? ¿Cual es la tasa de reproducción y cuales son los factores de mortalidad en Santa Cruz?

(2) ¿Porque *Phrygilus fruticeti* está ausente (o muy escaso) en la Patagonia chilena ciertos años, pero común en otros años? ¿Cual es la tasa reproductiva y cuales son los factores de mortalidad en Magallanes? ¿Son distintas estas tasas y esos factores en Santa Cruz y Magallanes?

(3) ¿Están reproducción y mortalidad en Magallanes correlacionados con variaciones ambientales locales a corto o mediano plazo, como cambios temporales en la vegetación (por ejemplo producción de semillas) o fluctuaciones del clima, a lo largo de ciclos no-anuales?

(4) ¿Cual es el origen geográfico de los individuos reproductores en Magallanes? En otras palabras, ¿Es el reclutamiento de la población de Magallanes un fenómeno local, o llegan las aves reproductoras cada primavera de zonas más norteñas?

Espero haber llamado la atención de los ornitólogos residentes en la Patagonia sobre la posibilidad de que variaciones en el status de una especie localmente común como *Phrygilus fruticeti* pueden corresponder a un fenómeno de gran interés ecológico y evolutivo (Hoffmann & Blows 1994) y todavía poco estudiado en aves sudamericanas, el "species border." Además, como la Patagonia chilena y sus zonas vecinas argentinas constituyen quizás el límite austral de otras especies de aves con amplia distribución más al norte en la Patagonia y los Andes, quiero sugerir la posible ocurrencia en Fuego-Patagonia de un patrón distribucional más general, estudiado en el hemisferio norte por Kalela (1944, 1949). Señalo que especies como *Leptasthenura aegithaloides* (Vuilleumier, ms), *Asthenes pyrrholeuca* (Vuilleumier et al. 1994), *Eremobius phoenicurus* (Vuilleumier et al. 1993) y quizás otras más (*Tinamotis ingoufi*, *Asthenes modesta*, *Asthenes anthoides* [Vuilleumier ms], *Agriornis montana*), tienen su límite sur en Fuego-Patagonia chilena. Valdría la pena estudiar esas especies en el futuro. Finalmente, quiero mencionar las fluctuaciones señaladas en el tiránido *Neoxolmis rufiventris* (Fjeldsá & Krabbe 1990: 504, Vuilleumier 1994). ¿Si se confirman, serían estas fluctuaciones correlacionadas con fluctuaciones en otras especies como *Phrygilus fruticeti*?

En un trabajo publicado anteriormente en esta Revista, mencioné el problema de los efectos peninsulares en América del Sur, incluso en la Patagonia, que se puede considerar como *la península par excellence* en este continente (Vuilleumier 1993c: 41-42). El fenómeno de "species border" se integra muy bien al esquema propuesto en la Tabla 4, Nivel C (teórico y acercamiento de verificación de hipótesis) en Vuilleumier (1993c: 24), y las tres preguntas de esta Tabla pueden ser redactadas nuevamente así:

(1) ¿Cómo se integran los procesos fundamentales de biogeografía al nivel de la especie: colonización y extinción en poblaciones locales en el límite de su distribución ("species border") como el sur de la Patagonia?

(2) ¿Cuál es la tasa de reemplazo en poblaciones de ciertas especies de aves en una avifauna peninsular como la del sur de la Patagonia?

(3) ¿Cómo colonizan las aves un biotopo periferal en el límite de su rango en la zona peninsular del sur de la Patagonia?

#### AGRADECIMIENTOS

Agradesco la ayuda financiera de la National Geographic Society y del Leonard C. Sanford Fund. Estoy muy agradecido a Angelo Capparella, Gladys Garay, Linda Gregory, Ivan Lazo, Maurice van de Maele, Luis Palma, Tobias Salathé y Claudio Venegas por su excelente asistencia en el campo, a Azize Atalah, Leonardo Guzmán, Jorge Jordan, Herman Núñez, Edmundo Pisano, Eduardo Scott, Claudio Venegas, Carlos Weber y José Yáñez por su ayuda con problemas logísticos y otros. Agradesco el apoyo amistoso de Jorge Jordan en Punta Arenas y Tierra del Fuego. Quiero expresar mi sincera apreciación a todo el personal del Instituto de la Patagonia-Universidad de Magallanes en Punta Arenas por su hospitalidad, ayuda y apoyo de mi proyecto, y al personal del SAG en Santiago y Punta Arenas por haber otorgado los permisos en las regiones administrativas respectivas. Agradezco a Fred C. Sibley por la información sobre pieles en la colección del Peabody Museum de Yale University. Allison V. Andors y Paul R. Sweet me ayudaron con la preparación del manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- CABRERA AL (1956) Esquema fitogeográfico de la República Argentina. Revista del Museo de la Plata, Sección Botánica 8: 87-168.
- CABRERA AL (1968) Ecología vegetal de la puna. Colloquium Geographicum 9: 91-116.
- CLARK R (1986) Aves de Tierra del Fuego y Cabo de Hornos: Guía de campo. Librería L.O.L.A., Buenos Aires.
- DE LA PEÑA MR (1983) Notas nidobiológicas sobre fringílidos (Aves, Emberizidae) (Cuarta parte). Historia Natural 3(14): 141-143.
- ENDLICHER W & A SANTANA A (1988) El clima del sur de la Patagonia y sus aspectos ecológicos. Un siglo de mediciones climatológicas en Punta Arenas. Anales del Instituto de la Patagonia Punta Arenas 18: 57-86.
- FJELDSÅ J (1993) *Phrygilus coracinus* Sclater, 1891, is a valid taxon. Bulletin of the British Ornithologists' Club 113: 121-126.
- FJELDSÅ J & N KRABBE (1990) Birds of the high Andes: A manual to the birds of the temperate zone of the Andes and Patagonia, South America. Zoological Museum, University of Copenhagen y Apollo Books, Svendborg, Dinamarca.
- HOFFMANN AA & MW BLOWS (1994) Species borders: ecological and evolutionary perspectives. Trends in Ecology and Evolution 9: 223-227.
- HUECK K & P SEIBERT (1981) Vegetationskarte von Südamerika: Mapa de la vegetación de América del Sur. Erläuterungen zur Karte 1: 8 Millionen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- HUMPHREY PS & D BRIDGE (1970) Apuntes sobre distribución de aves en la Tierra del Fuego y la Patagonia argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 10: 251-265.
- HUMPHREY PS, D BRIDGE, PW REYNOLDS & RT PETERSON (1970) Birds of Isla Grande (Tierra del Fuego). Preliminary Smithsonian Manual, Published and Distributed for the Smithsonian Institution by the University of Kansas Museum of Natural History.
- JOHNSON AW (1967) The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. Vol. II. Platt Establecimientos Gráficos S.A., Buenos Aires.
- KALELA O (1944) Zur Frage der Ausbreitungstendenz der Tiere. Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo 10(3): 1-23.
- KALELA O (1949) Changes in geographic ranges in the avifauna of northern and central Europe in relation to recent changes in climate. Bird-Banding 20: 77-103.
- MAYR E (1963) Animal species and evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MAYR E (1970) Populations, species, and evolution: An abridgment of Animal species and evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- PEÑA LE (1964) Notas ornitológicas. Revista Chilena de Historia Natural 55: 115-121.
- PETTINGILL JR. OL (1960) The effects of climate and weather on the birds of the Falkland Islands. Proceedings XII International Ornithological Congress Helsinki, Vol. II: 604-614.



- PHILIPPI B, RA (1964) Catálogo de las aves chilenas con su distribución geográfica. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 11: 1-179.
- PISANO V, E (1977) Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I.-Comunidades vegetales entre las latitudes 52 y 56° S. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.
- RIDGELY RS & G TUDOR (1990) *The birds of South America. Vol. I. The oscine passerines.* University of Texas Press, Austin.
- ROOT T (1988a) Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 69: 330-339.
- ROOT T (1988b) Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography* 15: 489-505.
- SANTANA A, A (1989-1990a) El clima de Punta Arenas durante 1989. *Anales del Instituto de la Patagonia Ser. Cienc. Nat.* 19: 81-91.
- SANTANA A, A (1989-1990b) El clima de Punta Arenas durante 1990. *Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Naturales* 19: 93-107.
- TROLL C (1959) Die tropischen Gebirge: ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. *Bonner Geographische Abhandlungen* 25: 1-93.
- VENEGAS C, C & J JORY H (1979) Guía de campo para las aves de Magallanes. Instituto de la Patagonia, Punta Arenas.
- VUILLEUMIER F (1991a) Speciation in Patagonian birds. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici, Christchurch*: 327-32.
- VUILLEUMIER F (1991b) A quantitative survey of speciation in Patagonian birds. *Ornitología Neotropical* 2: 5-28.
- VUILLEUMIER F (1993a) Especiación en aves de Fuego-Patagonia chilena: estudios preliminares. *Anales del Instituto de la Patagonia, Punta Arenas Serie Ciencias Naturales* 20: 83-88.
- VUILLEUMIER F (1993b) Field study of allopatry, sympatry, parapatry, and reproductive isolation in steppe birds of Patagonia. *Ornitología Neotropical* 4: 1-41.
- VUILLEUMIER F (1993c) Biogeografía de aves en el neotrópico: jerarquías conceptuales y perspectivas para futuras investigaciones. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 11-51.
- VUILLEUMIER F (1994) Nesting, behavior, distribution, and speciation of Patagonian and Andean ground tyrants (*Myiotheretes Xolmis*, *Neoxolmis*, *Agriornis*, and *Muscisaxicola*). *Ornitología Neotropical*. 5:1-55.
- VUILLEUMIER F, AP CAPPARELLA & I LAZO (1993) Two notable bird records from Chilean Patagonia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 113: 85-87.
- VUILLEUMIER F, AP CAPPARELLA & I LAZO (1994) Extensión del rango de *Asthenes pyrrholeuca* (Aves, Furnariidae) en Fuego-Patagonia chilena. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Naturales.* 21: 67-69.