

**¿DIVERGENCIA GENOTÍPICA Y FENOTÍPICA ENTRE POBLACIONES DISJUNTAS
DE *CHIROXIPHIA LANCEOLATA* EN COLOMBIA?**

LEYDI MARIANA CORTÉS ESCARRAGA

**Trabajo de grado como requisito para optar al título de
Biólogo**

Director

JUAN LUIS PARRA VERGARA

PhD Ecología y evolución

UNIVERSIDAD DEL TOLIMA

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

IBAGUÉ-TOLIMA

2017

FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGIA

ACTA DE SUSTENTACION DE TRABAJO DE GRADO

TITULO ¿DIVERGENCIA GENOTÍPICA Y FENOTÍPICA ENTRE POBLACIONES
DISJUNTAS DE *Chiroxiphia lanceolata* EN COLOMBIA?

AUTORES LEYDI MARIANA CORTES ESCARRAGA 0701 5060 2012

DIRECTOR JUAN LUIS PARRA VERGARA

JURADOS CARLOS FERNANDO PRADA QUIROGA
MIGUEL ANGEL QUIMBAYO

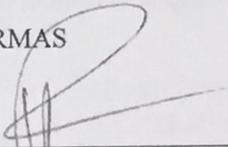
CALIFICACION 4.1

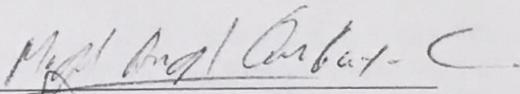
APROBADO

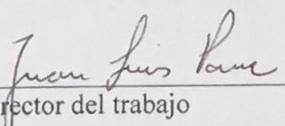
REPROBADO

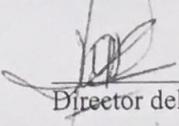
OBSERVACIONES El documento debe ser reorganizado
con las sugerencias emitidas por el Comité Jurado
y eso deben ser presentadas al Director del Programa

FIRMAS


JURADO 1.


JURADO 2.


Director del trabajo


Director del programa (Ad hoc)

Ciudad y fecha: Ibagué, 23 junio de 2017



FORMULARIO PARA EVALUACIÓN DE TRABAJOS DE GRADO

CALIFICACIÓN

PRIMER JURADO

NOMBRE DEL JURADO: CARLOS FERNANDO PRADA QUIROGA

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: 3,8

FIRMA DEL JURADO: [Handwritten Signature]

SEGUNDO JURADO:

NOMBRE DEL JURADO: MIGUEL ANGEL QUIMBAYO CARDONA

NOTA OTORGADA POR EL JURADO: 4,3

FIRMA DEL JURADO: [Handwritten Signature]

PROMEDIO FINAL DE LA NOTA DEL TRABAJO DE GRADO: 4,1

RANGOS DE EQUIVALENCIA: (Acuerdo No. 030 de 2000 del Consejo de Facultad)

- Calificación menor de tres cero (3.0)
- Calificación entre tres cero (3.0) y tres nueve (3.9)
- Calificación entre cuatro cero (4.0) y cuatro cuatro (4.4)
- Calificación entre cuatro cinco (4.5) y cuatro nueve (4.9)
- Calificación de cinco cero (5.0)

- REPROBADO
- APROBADO
- SOBRESALIENTE
- MERITORIO
- LAUREADO

FECHA DE SUTENTACIÓN: Ibagué, 23 junio de 2017

DEDICATORIA

A mis papás quienes nunca han dejado de creer en mí, en mi trabajo, en mis sueños, aun cuando yo he dejado de hacerlo. A mis abuelos quienes han sido el reflejo del esfuerzo y la lucha constante, mis papitos. A mis hermanas con quienes espero seguir creciendo como persona, construyéndonos juntas. Para mis diez bebés, mis gatos y perros quienes con su energía iluminaron los momentos en donde el sueño y la frustración parecían ganar. Este trabajo es para ellos, para mi familia entera, esto es para ellos, porque por ellos soy quien soy ahora y por ellos lucho cada día, gracias por darme fuerza y valor para seguir adelante, gracias por apoyarme. Para ellos todo, hoy y siempre.

Pero además de mi familia, quisiera dedicar este trabajo a otros estudiantes que como yo sueñan con hacer realidad sus proyectos, que sueñan con hacer realidad sus ideas. A ellos también quiero dedicarlo, porque la grandeza está en hacer lo que nos apasiona, y si hacemos lo que amamos seguro encontraremos la manera de materializar nuestros sueños. Que no se nos olvide ser rebeldes, la ciencia se trata de rebeldía, de no conformarse y seguir buscando la forma de entender nuestro mundo.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi enorme agradecimiento a todas las personas e instituciones que hicieron posible este proyecto. Inicialmente, agradezco a mi director de tesis Juan Luis Parra Vergara quien aún sin conocerme creyó en esta idea y decidió apoyar este trabajo. Gracias por la confianza y por todas las enseñanzas generadas. También a Catalina González quien durante mi proyecto fue mi guía en muchos temas en los cuales me asesoró pacientemente. De igual forma agradezco a todos los integrantes del Laboratorio de Ecología y Evolución de Vertebrados de la Universidad de Antioquia quienes me colaboraron muchísimo durante el procesamiento y análisis de datos. A Juan Pablo Gomez, Juliana Sandoval Hernandez, Sergio Losada Prada, Gary Styles, Andrés Cuervo, Mario Gómez y Julian Llano Mejía quienes nos ayudaron durante la recopilación de datos para este proyecto.

Especialmente quisiera agradecerle a cada compañero y amigo que me acompañó durante salidas de campo y revisiones de museos o colecciones biológicas, y que con su esfuerzo desinteresado también aportó a este proyecto, muchísimas gracias, sin ustedes este camino hubiera sido muchísimo más difícil y no tan divertido: Estefanía Guzmán Moreno, Fabian Camilo Salgado Roa, Fernanda Eloisa García, David Salgado, Camilo Morales Lugo, Sergio Montoya Arango, Daniela Alejandra Quintero y Alexandra Buitrago. Gracias a todos por demostrarme que “Valen más los amigos que la plata”.

Muchas gracias a todos!

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	13
1. OBJETIVOS	15
1.1 OBJETIVO GENERAL	15
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
2. MARCO TEÓRICO	16
2.1 DISTRIBUCIONES DISJUNTAS Y SUS POSIBLES CONSECUENCIAS	16
2.2 LAS AVES COMO MODELO DE ESTUDIO	17
2.3 CARACTERÍSTICAS DEL BOSQUE SECO TROPICAL	20
3. METODOLOGÍA	21
3.1 MEDIDAS MORFOLÓGICAS	21
3.2 ANÁLISIS MOLECULARES	27
3.3 MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y SOBRELAPAMIENTO AMBIENTAL	32
4. RESULTADOS	36
4.1 ANÁLISIS MORFOLÓGICOS	36
4.2 ANÁLISIS MOLECULARES	37
4.3 MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y SOLAPAMIENTO AMBIENTAL	38
5. DISCUSIÓN	41
6. CONCLUSIONES	45

RECOMENDACIONES

45

REFERENCIAS

46

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Medidas de los rasgos morfológicos de cada individuo utilizado dentro del estudio por localidad. Las abreviaciones de la fuente corresponden a: ICN (Instituto Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia), ANDES (Museo ornitológico, Universidad de los Andes), JPG/JSH (Juan Pablo Gómez, Juliana Sandoval Hernandez), ECOLAB (Laboratorio de ecoagricultura, Universidad del Tolima). **23**

Tabla 2. Muestras de tejido y sangre utilizadas para los análisis genéticos por localidad. Los marcadores mitocondriales amplificados para cada muestra están representados por una X. **27**

Tabla 3. Concentraciones y volúmenes añadidos de cada componente empleado durante la reacción de la PCR considerando un volumen total de 30 μ l. **31**

Tabla 4. Descripción de cebadores utilizados para los cuatro genes empleados (ND2, ND4, Cytb, COI). **32**

Tabla 5... Variables predictoras utilizadas dentro del modelo de nicho climático realizado para cada población de *C. lanceolata*. **35**

Tabla 6. (Descripción de características de las variables evaluadas dentro del modelo de regresión logística binaria multivariada para los datos morfológicos. **36**

Tabla 7. Coeficientes de correlación para cada una de las variables evaluadas dentro del análisis de componentes principales ambiental. **39**

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Dimorfismo sexual en <i>Chiroxiphia lanceolata</i> . (A) Macho adulto, (B) Hembra adulta.	19
Figura 2. Distribución geográfica del género <i>Chiroxiphia</i> y <i>Antilophia</i> .	19
Figura 3. Mapa representando los puntos de ocurrencia de <i>C. lanceolata</i> utilizados en los análisis de nicho climático (naranja), el polígono definido como nuestro M (verde claro) y el polígono que representa los bosques húmedos del Urabá denominado como Barrera (verde oscuro).	34
Figura 4. Diagramas de cajas de las tres variables morfológicas que mostraron diferencias significativas entre las poblaciones. El eje y de la izquierda representa la longitud (mm) del culmen expuesto y el tarso mientras que el eje y derecho lo es para la cuerda alar.	37
Figura 5. (a) Red de haplotipos generada para el gen mitocondrial COI. Los colores indican la localidad. El tamaño del círculo indica el tamaño de la muestra, las líneas en la red son indicadoras del número de pasos mutacionales entre haplotipos. (b) Distribución de haplotipos en el espacio geográfico. El tamaño de cada sección del círculo indica la frecuencia del haplotipo en las poblaciones de cada localidad.	38
Figura 6. Superficies de densidad de ocurrencias de las poblaciones disjuntas en Colombia de <i>C. lanceolata</i> (a,c) dentro del espacio ambiental disponible y espacios ambientales presentes en la región intermedia entre las dos poblaciones (b). Los tonos de gris a negro representan la densidad de ocurrencias para cada combinación de ambientes, donde el color negro equivale a una mayor densidad de ocurrencias. Para las dos poblaciones la línea punteada y la línea continua representan el 50 y 100%	

respectivamente, de todos los ambientes disponibles para la especie.

40

Figura 7. Cromatograma del marcador Cytb, presencia de dobles picos característicos de pseudogenes nucleares.

44

RESUMEN

Chiroxiphia lanceolata es una especie de la familia Pipridae que se encuentra distribuida a lo largo de Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela, desde 0 hasta 1500 msnm, asociada a ecosistemas de bosque seco tropical (bs-T). En Colombia se encuentra en la región del Caribe y el valle bajo del Magdalena, separadas entre sí por una distancia de 500 km aproximadamente en donde predominan ambientes de bosque húmedo, lo que podría implicar una barrera climática para estas poblaciones aisladas debido a la falta de idoneidad en esta zona intermedia. Por lo cual con este trabajo decidimos evaluar qué tan divergentes en términos de su fenotipo y genotipo pueden ser las poblaciones de esta especie en Colombia, implementando el análisis de datos morfológicos, genéticos, y modelamiento de nicho climático. Encontramos que existe divergencia morfológica entre las poblaciones principalmente en la longitud del pico, de las alas y los tarsos, además de divergencia en el nicho climático que ocupa cada una de éstas poblaciones a pesar de habitar en bs-T, aun así no encontramos diferenciación genética entre los individuos de cada localidad. Esto puede indicar que las poblaciones disjuntas de *Chiroxiphia lanceolata* están bajo un escenario de divergencia reciente en donde la variación climática ha jugado un rol importante promoviendo divergencia entre individuos de las localidades al Norte y Centro del País.

Palabras clave: distribución disjunta, *Chiroxiphia lanceolata*, divergencia, fenotipo, genotipo.

ABSTRACT

Chiroxiphia lanceolata is a species from Pipridae family, it is distributed throughout of Costa Rica, Panamá, Colombia and Venezuela, since 0 until 1500 MASL, associated with ecosystems of Tropical Dry Forest (bs-T). In Colombia it's found in the Caribbean region and the Magdalena's low valley, separated from each other by a distance of approximately 500 Km where west forest environments predominate, which could imply a climatic barrier for this isolated populations due to lack of environmental suitability in this intermediate zone. Whereby, with this project we decided to evaluate how divergent are the disjunct population of *C. lanceolata* en Colombia in terms of its phenotype and genotype, implementing morphological and genetics analysis, and climatic niche modeling. We found that exist morphological divergence between populations mainly in the length of peak, wings and tarsus, in addition to climatic niche divergence despite living in bs-T, even so we didn't find genetic differentiation between individuals in each locality. This may indicate that disjunct populations of *C. lanceolata* are under a scenario of recent divergence where the climatic variation has played an important role promoting divergence between individuals in the north and center of the country.

Keywords: disjunct distribution, *Chiroxiphia lanceolata*, divergence, phenotype, genotype.

INTRODUCCIÓN

Las distribuciones disjuntas son un fenómeno biogeográfico en donde dos o más áreas ocupadas por un mismo taxón o taxones se encuentran separadas entre sí por una distancia que excede la capacidad normal de dispersión de los mismos (Crisci, 2001). Esta separación poblacional puede conducir a divergencia tanto en términos de fenotipo como de genotipo, ya sea por efectos de aislamiento geográfico, selección ecológica o incluso estocasticidad, que con el tiempo pueden conducir a la generación de nuevas especies. Existen diferentes hipótesis para tratar de explicar el origen de este tipo de distribuciones, como es el caso de la hipótesis de vicarianza o la hipótesis de dispersión en donde por medio de distintos mecanismos los cuales necesariamente no son excluyentes entre sí es posible promover la diferenciación de las poblaciones. En cuanto a cómo se mantienen estas distribuciones en el tiempo se ha propuesto que independientemente de su origen, las distribuciones disjuntas están propiciadas por la falta de idoneidad ambiental en áreas intermedias a las ocupadas por las poblaciones aisladas lo cual restringe o disminuye el flujo de individuos entre sí, lo cual también puede ir acompañado de procesos adaptativos locales.

Las posibles consecuencias de las distribuciones disjuntas sobre las poblaciones de aves ha sido un tema de gran interés a lo largo de los años (De León et al, 2010, Ortíz-Ramírez et al, 2016, Fok et al, 2002), en donde se han encontrado diferentes patrones de diferenciación tanto morfológica como genética asociada a la distancia geográfica entre poblaciones y el tiempo que éstas llevan en aislamiento, pero también a la variación ambiental. *Doricha eliza*, *Anthocephala floriceps* y *Adelomyias melanogenis* son tres especies de la familia Trochilidae que presentan distribuciones disjuntas para las cuales se ha demostrado que la variación climática asociada a los ambientes ocupados por sus poblaciones disjuntas es un factor que contribuye a la diferenciación morfológica de los individuos de cada población mientras que el tiempo de separación de sus poblaciones ha sido el principal factor que contribuye a la divergencia en términos genéticos (Chaves et al, 2007, Licona-Vera y Ornelas, 2014, Lozano-Jaramillo et al, 2014) . Por lo cual

dentro de este proyecto se decidió contemplar el rol del tiempo de aislamiento de las poblaciones y de la variación climática como posibles promotores de diferenciación intraespecífica.

En este caso se usó a *Chiroxiphia lanceolata* como modelo de estudio para evaluar las posibles consecuencias de las distribuciones disjuntas sobre las poblaciones. Ésta es una especie de la familia Pipridae la cual se encuentra distribuida entre Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela, particularmente en Colombia que es donde se realizó este estudio se encuentra asociada a ecosistemas de bosque seco tropical (bs-T) en las regiones del Caribe y el Valle bajo del Magdalena. A pesar de ser una especie conspicua, relativamente común y con una densidad poblacional alta en las zonas donde habita (Birdlife, 2016), ha sido poco estudiada. La mayoría de investigaciones han sido enfocadas en aspectos de su biología reproductiva (Araujo–Quintero, González y Fernandez-Ordoñez, 2017; Doucet, 2006; Duval, 2007; Duval y Kempnaers, 2008; Pacheco y Laverde, 2004; Trainer y Parson, 2001), pero no sobre su distribución en el espacio. Además de esto, es interesante conocer un poco sobre la variación geográfica que puede darse dentro de las especies en términos morfológicos, ecológicos, y genéticos; y así explorar los posibles factores que contribuyen a ésta.

Para evaluar estos efectos de las distribuciones disjuntas sobre poblaciones de *C. lanceolata* en Colombia, se planteó la siguiente pregunta: ¿Qué tan divergentes fenotípica y genotípicamente son las poblaciones disjuntas de *C. lanceolata* en Colombia?. Para responder esto se utilizaron diferentes herramientas, datos de secuencias de ADN de los genes mitocondriales NADH deshidrogenasa subunidad 2 (ND2), y subunidad 4 (ND4), citocromo b (Cytb) y citocromo oxidasa subunidad 1 (COI), modelamiento de nicho climático y análisis morfológicos. De igual forma se plantearon diferentes escenarios que podrían permitir responder nuestra pregunta de investigación en donde se vincula el clima y el tiempo como factores importantes en los patrones de divergencia de esta especie. En el primero podríamos evidenciar un proceso de divergencia antigua o en el segundo uno de divergencia reciente. En el caso de divergencia antigua esperaríamos que si las poblaciones están ocupando ambientes

diferentes, tanto los rasgos fenotípicos como genotípicos hayan divergido entre las poblaciones de Caribe y Magdalena, pero si los ambientes no son diferentes, lo que esperaríamos es divergencia genotípica más no fenotípica. En el escenario de divergencia reciente lo que esperaríamos es que si ocupan ambientes distintos no exista divergencia genotípica pero sí fenotípica, mientras que si los ambientes son similares no deberíamos esperar divergencia en ninguno de los rasgos.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL.

Evaluar la existencia de diferencias genotípicas y fenotípicas entre las poblaciones disjuntas de *Chiroxiphia lanceolata* en Colombia que permitan identificar posibles escenarios consistentes con su distribución actual disjunta.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.

- Estimar el porcentaje de diferenciación genética entre las poblaciones disjuntas de *Chiroxiphia lanceolata* en Colombia, específicamente de la región Caribe y el Valle del Magdalena utilizando el marcador mitocondrial Cytb, ND2, ND4 y COI.
- Evaluar y comparar rasgos morfométricos de los individuos de las poblaciones de *C. lanceolata*.
- Modelar el nicho climático de las poblaciones disjuntas de *C. lanceolata* y evaluar su similitud.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 DISTRIBUCIONES DISJUNTAS Y SUS POSIBLES CONSECUENCIAS.

La biogeografía ecológica e histórica permiten integrar datos a diferentes escalas temporales y espaciales con el fin de inferir procesos que expliquen el origen y mantenimiento de las distribuciones geográficas actuales (Lozano-Jaramillo, Rico-Guevara y Cadena, et al. 2014). Como se menciona anteriormente, el término distribución disjunta se refiere a un fenómeno biogeográfico en donde dos o más áreas ocupadas por un mismo taxón o taxones se encuentran separadas entre sí por una distancia que excede la capacidad normal de dispersión de los mismos (Crisci, 2001), esta disyunción geográfica puede eventualmente generar aislamiento reproductivo entre las poblaciones (especiación alopátrica) ya sea por la acumulación de incompatibilidades (deriva genética) o por adaptación local (especiación ecológica).

De esta forma, se ha asociado este tipo de distribuciones con la generación de nuevas especies (Barrandeguy, García, Prinz, Pomar y Finkeldey, 2014; Terry, Bucciarelli y Bernardi, 2000), esto teniendo en cuenta que la separación de poblaciones puede conducir a la reducción del flujo genético, lo cual puede darse como consecuencia de la limitada capacidad de dispersión de las especies condicionada en muchos casos por una serie de barreras (i) físicas, usualmente generadas por eventos geológicos, (ii) barreras fisiológicas, las cuales representan condicionantes ambientales, como en el caso de la salinidad que limita la distribución de algunas especies de peces (Torres-Dowdall, Dargent, Handelsman, Ramnarine y Ghalambor, 2013) y (iii) barreras ecológicas, ya sean causadas por variaciones climáticas o interacciones biológicas como la depredación, la competencia y/o el parasitismo (Nossil, 2008).

Los límites de la distribución geográfica de las especies están determinados por procesos ecológicos y evolutivos que actúan sobre las poblaciones como la migración, la extinción y especiación (Graham, Silva, Velásquez y Tibatá, 2010). Por lo tanto, el estudio de

distribuciones disjuntas en taxones cercanamente relacionados o incluso poblaciones de la misma especie que se encuentran en regiones ampliamente separadas es indispensable para entender los mecanismos del origen y mantenimiento de las distribuciones geográficas.

Se han planteado dos hipótesis principales para explicar el origen de este tipo de distribuciones, la dispersión de taxones y vicarianza (Losos, 2013). En el primer caso se asume que la población ancestral ocurrió en alguna de las áreas desde donde algunos de sus miembros lograron dispersarse y colonizar otras áreas donde su descendencia sobrevive actualmente, ser capaces de colonizar nuevas áreas y de igual forma mantenerse asilados de la población original eventualmente podrá promover que se dé la diferenciación en un nuevo taxón. Mientras que en el segundo caso, vicarianza, se asume que el ancestro común tenía amplia distribución ocupando un área mayor, la cual quedó fragmentada a lo que conocemos hoy en día como las áreas de ocurrencia de sus descendientes, es decir que esta población ancestral fue dividida en subpoblaciones por el surgimiento de una barrera (climática, geográfica, ecológica) la cual puede conllevar a aislamiento geográfico, el cual si es mantenido durante periodos de tiempo prolongado podría promover divergencia entre estas poblaciones disjuntas (Lomolino, Riddle y Brown, 2006). Siendo así que los patrones de distribución disjunta pueden propiciar el escenario para estudiar procesos evolutivos como especiación alopátrica, deriva genética, y especiación ecológica (Boughman y Svanbäck, 2017; Hoorn, 2010; Sexton, Hangartner y Hoffman, 2014), lo que constituye a *Chiroxiphia lanceolata* como un buen sistema para evaluar patrones de divergencia entre poblaciones disjuntas y así contrastar esto con escenarios biogeográficos que nos ayuden a comprender un poco más sobre su historia evolutiva.

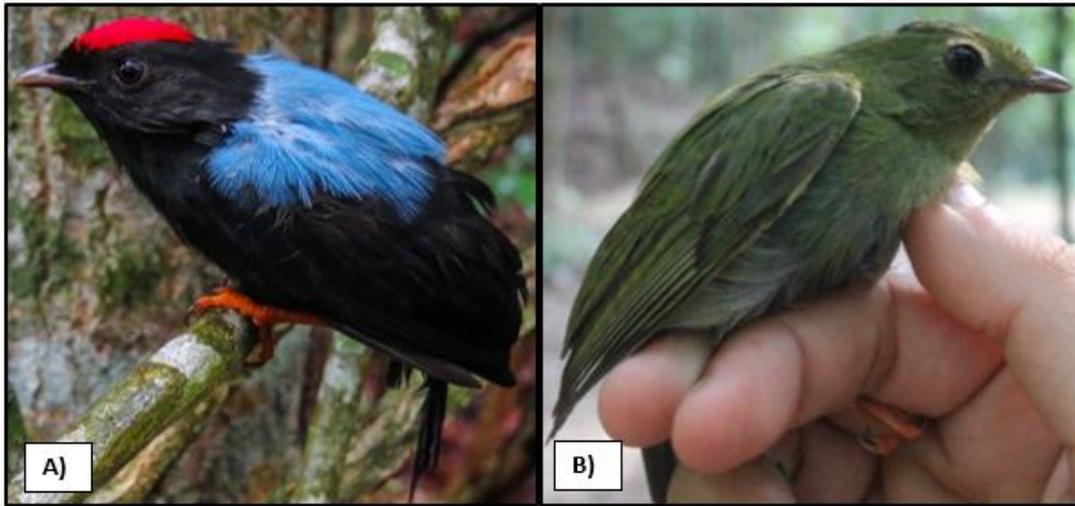
2.2 LAS AVES COMO MODELO DE ESTUDIO.

Las aves son consideradas como un excelente modelo biológico debido a que son organismos conspicuos lo cual favorece su detectabilidad (Mayr, 1984), además de que en la actualidad existe relativamente mucha información acerca de la biología de las

especies, taxonomía, sistemática, etología, fisiología, etc., facilitando la evaluación de resultados y promoviendo la generación de nuevas investigaciones.

En nuestro caso escogimos como modelo de estudio a *Chiroxiphia lanceolata* también conocida como saltarín coludo o saltarín cola de lanza. Es una especie de ave de la familia Pipridae, que se encuentra distribuida a través de Colombia, Costa Rica, Panamá y Venezuela (Figura 3). Su longitud corporal promedio se encuentra cerca de los 13 cm, una de las características distintivas de la especie es que tanto machos como hembras tienen en su cola dos o tres plumas centrales alargadas en forma de lanza, de allí su nombre. Pero aun así la especie presenta dimorfismo sexual, los machos tienen en su estado adulto el plumaje de color negro, con las plumas alargadas de la corona, en forma de cresta corta, color rojo; el lomo azul celeste brillante y las partes inferiores con un tinte verdoso opaco. El iris es castaño, el pico negro y las patas anaranjadas. La hembra tiene el plumaje de las partes superiores y el pecho color verde oliva; la garganta oliva grisácea y el abdomen de amarillenta a blancuzco grisáceo (Hilty y Brown, 1986). Estas características diferenciales entre machos y hembras son importantes en estudios que buscan evaluar divergencia intraespecífica pues las presiones selectivas pueden actuar mayoritariamente sobre estos rasgos que implican consecuencias directas sobre el éxito reproductivo de la especie, y que pueden llegar a generar aislamiento reproductivo. A lo largo de su distribución ha sido reportada habitando en zonas de Bosque seco tropical donde se alimenta de frutos y algunos insectos (Hilty y Brown, 1986). Dentro de este género se han descrito 5 especies las cuales son muy similares en términos de sus preferencias ecológicas pero excluyentes entre sí geográficamente lo que ha llevado a proponer que la diversificación dentro del género ha sido dada por procesos alopátricos o de aislamiento geográfico en lugar de ser producto de presiones ecológicas selectivas diferenciales (Agne, 2012).

Figura 1. Dimorfismo sexual en *Chiroxiphia lanceolata*. (A) Macho adulto, (B) Hembra adulta



Fuente: Hugo Loaiza, autor

Figura 2. Distribución geográfica del género *Chiroxiphia* y *Antilophia*.



Fuente: Agne (2012)

2.3 CARACTERÍSTICAS DEL BOSQUE SECO TROPICAL.

El bosque seco tropical (Bs-T) es un bioma que ocurre en tierras bajas de zonas tropicales, entre los 0 y 1000 msnm, caracterizado por presentar una estacionalidad marcada de lluvias con varios meses de sequía, entre tres o más (<100 mm) (Pennington et al. 2009), con temperatura promedio anual igual o superior a 25°C, precipitación anual entre 700 y 2000 mm (Pizano & García, 2014).

La estacional marcada que caracteriza al Bs-T limita la productividad primaria y la biodiversidad de plantas en el bioma comparado con bosques más húmedos (Pennington et al, 2000). Lo que ha resultado en diferentes adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales tanto en plantas, animales, hongos y edafofauna, lo cual determina en gran parte los procesos ecosistémicos en estos bosques (Pennington et al. 2009, Pizano & García, 2014). Como consecuencia de estas presiones selectivas asociadas a la marcada estacionalidad del bioma presenta niveles muy altos de endemismo y diversidad beta (IAvH, 1997). Aun así, en la actualidad para el país se considera que sólo queda el 8% de la cobertura original, esto debido a que al ser un área estratégica con condiciones propicias para los asentamientos humanos, las comunidades han explotado los recursos que éstos bosques ofrecen generando elevados impactos en el bioma dentro del territorio nacional (Pizano & García, 2014). Lo que resalta la importancia de conocer y estudiar los fenómenos y procesos asociados a las especies y comunidades en este conjunto de ecosistemas.

3. METODOLOGÍA

Inicialmente se definieron dos localidades de muestreo, una denominada como Magdalena y otra como Caribe, estas localidades representan lugares ocupados por *C. lanceolata* tanto en la región del Caribe como en la región del valle bajo del Magdalena más no toda la región como tal. Es preciso resaltar que las poblaciones en el Caribe ocupan una mayor cantidad de departamentos, osea que ocupan una mayor área geográfica en comparación con las poblaciones que habitan en la región del Magdalena, por lo cual se incluyeron más sitios de muestreos en la localidad de Caribe comparada con la región del Magdalena en donde la cantidad de puntos registrados para la especie son muy pocos, buscando así representar de mejor manera las poblaciones. Además de esto para cada bloque de datos, es decir para los análisis morfológicos, genéticos y ambientales se utilizó un tamaño de muestra diferente.

Durante este proyecto realizamos salidas de campo a diferentes zonas dentro de lo que previamente definimos como nuestras dos localidades de muestreo, Caribe y Magdalena (Tabla 1, Fig 3). En ambas localidades se visitaron fragmentos de bosque seco tropical el cual de acuerdo con el sistema de clasificación de zonas de vida Holdridge, se encuentran en áreas donde la temperatura anual es mayor a 17°C, y la evapotranspiración supera a la precipitación, la cual está entre 250 y 2000 mm por año (Pizano & García, 2014). Los muestreos en la localidad de Caribe se realizaron durante un mes entre Agosto y Septiembre de 2015, por otro lado en la localidad de Magdalena se hicieron en dos sesiones durante el año 2016, la primera entre el 19 y 27 de Enero y la segunda entre el 11 y el 30 de Junio de 2016. Durante las salidas se establecieron redes de niebla de 12 x 2.5 m entre las 5:00 AM – 5:00 PM.

3.1 MEDIDAS MORFOLÓGICAS.

Además de la toma de datos en campo se revisaron diferentes colecciones biológicas a nivel nacional buscando aumentar el tamaño de la muestra en términos de morfología y

así tener más soporte durante la fase de análisis. Las colecciones visitadas se seleccionaron debido a que contenían al menos un espécimen de *C. lanceolata*, éstas colecciones biológicas corresponden a la colección ornitológica del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), colección ornitológica del Museo de Historia Natural de la Universidad de los Andes y la colección zoológica de la Universidad del Tolima. Allí se revisaron especímenes de la especie colectados en zonas correspondientes a nuestras localidades de muestreo. Se registraron, en los casos que fue posible los siguientes rasgos morfológicos: culmen expuesto, culmen total, alto del pico, ancho del pico, comisura, cuerda alar, diferencia entre las plumas primarias y secundarias, longitud del tarso, longitud del hálux, longitud de la uña del hálux, longitud de la cola, longitud total y peso. Estos datos se tomaron usando regla milimétrica, calibrador de $\pm 0.01\text{mm}$ de precisión y una balanza de $\pm 0.1\text{ g}$ de precisión. Además de esto se realizó el marcaje de individuos registrados por medio de anillos de colores que fueron previamente codificados para evitar repeticiones. Junto con estos datos tomados en salidas de campo y colecciones biológicas recibimos la colaboración de diferentes investigadores que contribuyeron aportando datos morfológicos de la especie que habían tomado durante sus salidas de campo particulares (Juan Pablo Gómez, Universidad de la Florida; Juliana Sandoval Herrera, Universidad de los Andes; Laboratorio de Ecoagricultura, Facultad de Ingeniería agronómica, Universidad del Tolima; Sergio Losada Prada, Proyecto PMA, Laboratorio de Investigación de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima).

Con todo esto fue posible medir un total de 14 rasgos morfológicos además del peso para 138 individuos. Buscando mejorar la calidad de los datos se realizó un filtro de estos a través de histogramas múltiples por localidad para identificar datos que se encontraran muy alejados de la distribución normal, además de filtrar visualmente cada una de las medidas por individuo y de esta forma eliminar individuos que no contaran con todas las medidas morfológicas para cada localidad. Con esto, obtuvimos una muestra final de 5 rasgos funcionales para 100 individuos, 67 de la localidad definida como Magdalena y 33 de la localidad de Caribe. Para poder obtener una visión general sobre la distribución de los datos utilizamos diagramas de cajas y finalmente para determinar si las

poblaciones disjuntas eran diferenciables morfológicamente utilizamos un análisis de regresión logística binaria multivariada la cual se realizó usando la función gml del programa R (R Development Core Team, 2008, Harrell, 2015). Cabe aclarar que nuestros análisis se hicieron basados en localidades y no teniendo en cuenta sexos o edades dentro de cada localidad.

Tabla 1. Medidas de los rasgos morfológicos de cada individuo utilizado dentro del estudio por localidad. Las abreviaciones de la fuente corresponden a: ICN (Instituto Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia), ANDES (Museo ornitológico, Universidad de los Andes), JPG/JSH (Juan Pablo Gómez, Juliana Sandoval Hernandez), ECOLAB (Laboratorio de ecoagricultura, Universidad del Tolima).

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ICN	Caribe	8.5	4.6	18	73	34	N. Santander. Mpio San Cayetano. Vda. San isidro. Predio Corponor
ICN	Caribe	7.7	4.3	18	74	49	Magdalena, Santa Marta. Pnn Tayrona "Cerro el cielo"
ICN	Caribe	7.9	3.9	18	75	54	Bolivar, 20k east of Retiro San jacinto
ICN	Caribe	7.2	3.9	18	75	53	Guajira, Tomarrosón
ICN	Caribe	8.2	3.8	19	76	52	Magdalena, Bauda
ICN	Caribe	7.7	3.7	18	75	53	Magdalena, Caracolcito
ICN	Caribe	8	3.8	18	76	55	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña cañaveral
ICN	Caribe	7.3	3.9	19	73	56	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña el cedro
ICN	Caribe	7.3	4.2	20	81	51	Guajira, Uribia, PNN "Macuira", Serranía del Macuira
ICN	Caribe	8.5	4.1	18	76	53	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña el cedro
ICN	Caribe	8.1	3.8	17	74	50	Atlántico, los pendales
ICN	Caribe	7.8	4	18	73	49	Magdalena, Bauda

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ICN	Caribe	7.3	3.9	17	75	52	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Sierra de los muertos
ICN	Caribe	8.4	4.1	19	76	47	Guajira, Uribia, PNN "Macuira", Serranía del Macuira
ICN	Caribe	7.7	3.9	18	76	47	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cerro el cielo
ICN	Caribe	8.3	3.6	19	73	48	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña cañaveral
ANDES	Caribe	8.8	4	20	71	47	Cesar, Valledupar, RN Los besotes
ICN	Caribe	7.7	3.9	17	73	44	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña el cedro
ICN	Caribe	8.3	4	15	73	43	Atlántico, los pendales
ICN	Caribe	8.9	3.7	16	72	47	Bolivar, Simití, Vereda Sabanitas
ICN	Caribe	7.1	3.6	17	74	47	N. Santander, Cúcuta, San Pedro, Río Pamplonita, Mina los moros
ICN	Caribe	8	4.2	18	77	46	Guajira, Uribia, PNN "Macuira", Serranía del Macuira
ICN	Caribe	8.7	4.1	18	74	45	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña cañaveral
ICN	Caribe	8.4	4	18	74	46	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña cañaveral
ICN	Caribe	8.3	3.9	18	72	41	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Sierra de los muertos
ICN	Caribe	8.7	4.2	18	73	43	Magdalena, Bonda
ICN	Caribe	8.2	3.9	17	74	46	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña el cedro
ICN	Caribe	9.1	4.1	17	71	45	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña cañaveral
ICN	Caribe	8.5	4	16	75	48	N. Santander, Los patios, La garita, vereda de Mutis, quebrada La garcia
ICN	Caribe	8.6	4.4	17	74	44	N. Santander. Mpio San Cayetano. Vda. San isidro. Predio Corponor
ICN	Caribe	9.2	3.8	17	75	44	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cabaña el cedro
ICN	Caribe	8.1	3.8	17	75	47	Magdalena, Santa Marta, PNN Tayrona, Cerro el cielo

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ICN	Caribe	8.7	4.4	17	74	46	Magdalena, Bouda
JPG/JS	Magdalen	6.6	3.7	18.	71	49	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
H	a			5			
JPG/JS	Magdalen	6.6	3.9	18	68	46	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
H	a						
JPG/JS	Magdalen	8.4	4.1	18.	72	46	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
H	a			9			
JPG/JS	Magdalen	8.8	3.9	18.	66	39	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			2			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	9.8	4.4	19.	71	48	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			5			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	9.3	4.2	19.	71	48	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			1			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	9.3	3.9	19.	71	50	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			5			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	9.2	4	19.	79	56	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			6			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	7	4.1	19.	83	41	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná
H	a			1			Dulce
JPG/JS	Magdalen	8.2	4	18.	67	42	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná
H	a			7			Dulce
JPG/JS	Magdalen	7.9	3.9	19.	70	44	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná
H	a			6			Dulce
JPG/JS	Magdalen	9.1	3.9	18.	66	41	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			2			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	9.1	3.8	19.	70	50	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			3			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	8.2	3.6	18.	71	56	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			4			Sociedad civil Jabirú
JPG/JS	Magdalen	8	3.7	18.	71	46	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la
H	a			1			Sociedad civil Jabirú

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
JPG/JS H	Magdalen a	9.5	4	17. 7	66	39	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.2	3.7	18. 8	71	50	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.4	3.8	19	69	48	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.3	3.8	19. 2	72	51	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.2	3.8	18. 8	70	43	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.8	3.7	17. 9	69	48	Tolima, Armero, vereda El Hato, Reserva de la Sociedad civil Jabirú
JPG/JS H	Magdalen a	8.9	3.9	18. 5	71	45	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná Dulce
JPG/JS H	Magdalen a	10. 2	5	19. 6	72	46	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná Dulce
JPG/JS H	Magdalen a	9.5	3.9	17. 7	66	41	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná Dulce
JPG/JS H	Magdalen a	10. 2	3.8	18. 5	69	44	Cundinamarca, Agua de Dios, Parque Natural Maná Dulce
JPG/JS H	Magdalen a	9.2	3.7	17. 5	68	42	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
JPG/JS H	Magdalen a	10. 2	3.8	18. 4	69	44	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
JPG/JS H	Magdalen a	9.3	3.9	17. 1	69	39	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10. 3	4.5	19	69	62	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10. 1	5.7	23	70	NA	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	8.7	3.6	19	71	49	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ECOLA B	Magdalen a	9.2	4	17	72	55	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	8.8	3.7	20	69	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.6	4	22	71	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.9	3.7	20	71	51	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	9.6	3.7	19	71	48	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	11	3.8	19	72	53	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.2	3.8	17	70	##	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	9.8	4.1	17	71	48	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.3	3.2	18	73	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.2	4	17	70	45	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	11.4	3.7	18	71	45	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.3	3.5	17	71	47	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.5	3.7	19	71	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.2	3.6	18	71	45	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	11.4	3.7	17	71	40	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10.3	3.6	17	71	48	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ECOLA	Magdalen	10.	4.1	19	71	47	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	4					
ECOLA	Magdalen	10.	4	18	67	42	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	6					
ECOLA	Magdalen	10.	4	18	69	46	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	7					
ECOLA	Magdalen	10.	3.6	18	70	47	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	2					
ECOLA	Magdalen	10.	3.8	19	71	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	8					
ECOLA	Magdalen	11.	3.8	18	70	51	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	4					
ECOLA	Magdalen	9.2	3.6	18	70	47	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	10.	3.6	15	72	50	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	7					
ECOLA	Magdalen	10	3.6	18	68	33	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	8.6	3.8	19	69	46	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	11	3.6	18	67	45	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	9.5	4	17	69	48	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	10.	4	17	69	44	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a	8					
ECOLA	Magdalen	8.9	3.6	18	71	48	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	10	3.9	18	71	33	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						
ECOLA	Magdalen	9.5	4.1	17	69	43	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
B	a						

Fuente	Localidad	Culmen expuesto (mm)	Alto del Pico (narinas) (mm)	Tarso (mm)	cuerda alar (mm)	Rectriz central (mm)	Ubicación
ECOLA B	Magdalen a	9.3	3.7	17	71	38	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	9.2	3.8	16	68	35	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	10	3.9	18	69	49	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones
ECOLA B	Magdalen a	9.5	3.9	16	67	42	Tolima, Venadillo, vereda Limones, Bosque limones

3.2 ANÁLISIS MOLECULARES.

Durante las salidas de campo a los individuos en los que fue posible hacerlo se realizó la extracción de muestras de sangre para ambos sexos y todas las edades, junto con la colecta de algunos especímenes los cuales se recolectaron bajo el permiso marco de colecta 0524. Las muestras de sangre se tomaron de la zona del ala de los individuos utilizando agujas de insulina para liberar el sangrado y capilares para coleccionar la muestra que posteriormente fue depositada en solución amortiguadora o buffer. A parte de esto, se incluyeron 8 muestras de la colección de tejidos del Instituto Alexander Von Humboldt para que de igual forma pudieramos aumentar el número de muestras usadas para los análisis genéticos, de esta forma obtuvimos tanto muestras de sangre como de tejido para individuos en cada localidad.

Tabla 2. Muestras de tejido y sangre utilizadas para los análisis genéticos por localidad. Los marcadores mitocondriales amplificados para cada muestra están representados por una X.

Muestra	Tipo	Localidad	Punto de muestreo	Marcador mitocondrial			
				ND2	ND4	COI	Cytb
MCE2	Tejido	Caribe	Atlántico, Piojó, Hibácharo, Reserva el Palomar		X	X	X
MCE3	Tejido	Caribe	Atlántico, Piojó, Hibácharo, Reserva el Palomar		X	X	
MCE4	Tejido	Caribe	Bolivar San Juan Nepomuceno, El páramo, Finca Grano de Oro		X	X	
MCE6	Tejido	Caribe	Guajira, Barrancas, Resguardo Zaíno		X	X	
MCL1	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limonos		X	X	X
MCL4	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limonos	X	X	X	X
MCL7	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones,	X		X	X

Muestra	Tipo	Localidad	Punto de muestreo	Marcador mitocondrial			
				ND2	ND4	COI	Cytb
			Bosque Limones				
MCL8	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones	X	X	X	X
MCL10	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones	X	X	X	X
MCL11	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones	X		X	X
MCL13	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones	X		X	X
MCL19	Sangre	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones		X	X	X
MCL22	Tejido	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones,		X	X	X

Muestra	Tipo	Localidad	Punto de muestreo	Marcador mitocondrial			
				ND2	ND4	COI	Cytb
			Bosque Limones				
MCL23	Tejido	Magdalena	Tolima, Venadillo, Vereda limones, Bosque Limones		X	X	X
IAvH12856	Tejido	Caribe	Cesar, Valledupar, Reserva Natural Los Besotes	X	X	X	X
IAvH12913	Tejido	Caribe	Cesar, Valledupar, Reserva Natural Los Besotes	X	X	X	
IAvH12931	Tejido	Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María	X	X	X	X
IAvH12932	Tejido	Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María		X	X	X
IAvH12939	Tejido	Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María	X	X	X	X
IAvH 12954		Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María		X	X	X
IAvH12955		Caribe	Sucre, Colosó, Estación		X	X	

Muestra	Tipo	Localidad	Punto de muestreo	Marcador mitocondrial			
				ND2	ND4	COI	Cytb
			primatológica Montes de María				
IAvH12956		Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María	X	X	X	
Sucre5		Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María			X	X
Sucre8		Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María			X	X
Sucre9		Caribe	Sucre, Colosó, Estación primatológica Montes de María			X	X
Total		-		11	19	25	19

Para la extracción de ADN de muestras de tejido se usó el kit de extracción para tejidos “UltraClean Tissue & Cells DNA Isolation Kit” de MO BIO, mientras que para las muestras de sangre se siguió el protocolo de extracción por precipitación con cloruro de sodio. Además, para algunas muestras tanto de sangre como de tejido en las cuales se presentaron inconvenientes durante la extracción con los métodos anteriores se utilizó el protocolo de extracción con fenol-cloroformo.

Es importante aclarar que posterior a la extracción, para el caso de las muestras de tejido obtenidas de la colección de tejidos del IAvH con el fin de verificar la calidad del ADN se realizó la cuantificación correspondiente. Una vez obtenido el ADN se amplificaron los genes NADH deshidrogenasa subunidad 2 (ND2), y subunidad 4 (ND4), citocromo b (Cytb) y citocromo oxidasa subunidad 1 (COI) usando los cebadores, protocolos y

condiciones establecidas durante el proceso de laboratorio (Tabla 3, Tabla 4). Los amplificadores se enviaron a secuenciar a MacroGen Inc. Para los cuatro genes utilizados se obtuvieron un total de 74 secuencias (Tabla 2), las secuencias de COI fueron obtenidas por medio del método de secuenciamiento “Difficult Template Sequencing”.

Dentro de las secuencias obtenidas, las correspondientes de los genes ND2, ND4 y Cytb presentaron dobles picos en los cromatogramas de forma persistente por lo cual se decidió descartar los otros tres marcadores y seguir evaluando sólo COI, para el que obtuvimos un total de 25 secuencias, 15 de la localidad del Caribe y 10 de la localidad del Magdalena. Para la edición de las secuencias de este marcador se definió una secuencia patrón (IAvH 12856) la cual fue elegida según la calidad del cromatograma asociado a ésta. Inicialmente se realizó un BLAST para corroborar que no existieran gaps dentro de la misma encontrando un 96% de coincidencia con la secuencia EF111030.1 correspondiente a *Chiroxiphia linearis*, una especie cercana a *C. lanceolata*, pues en la base de datos del GenBank no se cuentan con secuencias de la especie como tal, y se realizó la traducción a la secuencia de aminoácidos correspondiente buscando verificar que no existieran codones de parada dentro de ella por medio del recurso en línea ExPASy.org (Artimo et al, 2012). Tanto la edición como el alineamiento fueron realizados en el programa BioEdit utilizando el algoritmo ClustalW (Hall, 1999), de igual forma se utilizó la herramienta en línea GUIDANCE2 para verificar el alineamiento utilizando el algoritmo MAFFT (Sela et al, 2015). Se estimaron los haplotipos por gen y sus frecuencias por localidad utilizando los programas DNAsp y Arlequin y se construyeron redes haplotípicas de tipo Median-Joining en el programa PopArt (Librado y Rozas, 2009; Excoffier et al, 2005; Leigh & Bryant, 2015).

Posterior a esto, con el fin de evaluar la proporción de diferencias nucleotídicas entre secuencias se estimaron las distancias genéticas dentro y entre poblaciones. Las poblaciones para la matriz de distancias genéticas se definieron según nuestras localidades de muestreo, es decir, Caribe y Magdalena. La estimación de las distancias genéticas entre y dentro de las poblaciones se hizo utilizando el modelo de Kimura 2 – parámetros en el programa MEGA 6.06 (Tamura et al, 2011).

Tabla 3. Concentraciones y volúmenes añadidos de cada componente empleado durante la reacción de la PCR considerando un volumen total de 30 µl.

Reactivo/Locus	Concentración inicial	ND2	ND4	CytB	COI
dNTPs	2mM	3	3	3	3
Buffer PCR	10X	3	3	3	3
MgCl₂	25 mM	2.4	2.4	2.4	2.4
Primer	10 µM	1.2	1.5	1.5	0.6
Primer	10 µM	1.2	1.5	1.5	0.6
Taq (Thermo Fisher)	5 unidades/µl	0.45	0.45	0.45	0.45
BSA	7.5%	1.5	-	-	-
Agua	-	14.24	15.15	15.15	16.95
ADN	~50 ng/µl	3	3	3	3
Temperatura	-	66°C	60°C	60°C	60°C

Tabla 4. Descripción de cebadores utilizados para los cuatro genes empleados (ND2, ND4, Cytb, COI).

Locus	Primer	Fuente	Secuencia
ND2	H6313	Sorenson et al, 1999	5'-CTCTTATTTAAGGCTTTGAAGGC-3'
	L5216	Sorenson et al, 1999	5'-CCCATACCCCGAAAATGATG-3'
ND4	LEU	Babik et al, 2005	CATTACTTTTACTTGGATTTGCACCA
	ND4	Babik et al, 2005	CACCTATGACTACCAAAGCTCATGTAGAAGC
Cytb	H16065	Bickowsky y Cracraft, 1993	5'-GGAGTCTTCAGTCTCTGGTTTACAAGAC-3'
	L14990	Bickowsky y Cracraft, 1993	5'-CCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA-3'

COI	COI9079	Tavares y Baker,	5'-GTRGCNGAYGTRAARTATGCTCG-3'
	H2	2008	
	LTyr	Tavares y Baker,	5'-TGTA AAAAGGWCTACAGCCTAACGC-3'
		2008	

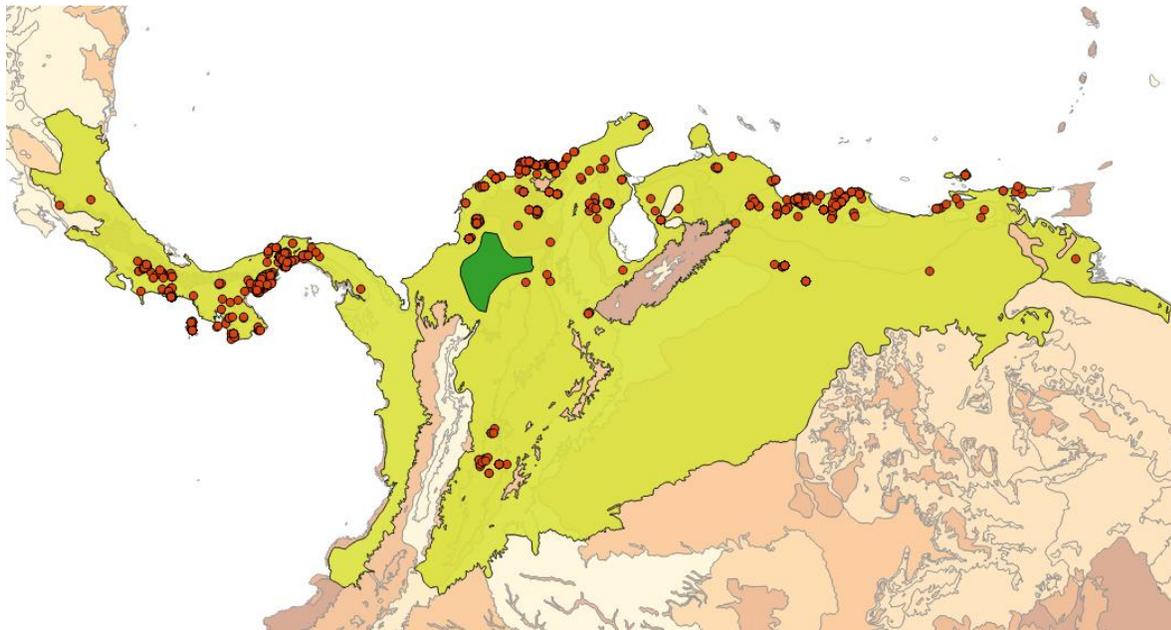
3.3. MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y SOLAPAMIENTO AMBIENTAL.

Anexo a los datos morfológicos y genéticos se decidió utilizar el modelamiento de nicho como una herramienta que complementa los análisis desde una perspectiva ecológica. Cabe aclarar, que aunque el enfoque del estudio es en poblaciones que ocupan el territorio colombiano para este bloque de datos se tuvieron en cuenta registros de toda su distribución la cual incluye también a Panamá y Venezuela, esto debido a que para evaluar preferencias ambientales no podríamos hacerlo sólo con registros dentro de Colombia.

De esta forma entonces se obtuvieron los registros de ocurrencias de la especie a partir de las bases de datos de GBIF (GBIF: <http://www.gbif.org>), posteriormente también se realizaron pruebas de similitud y equivalencia de estos nichos (Warren *et al.* 2008 & Broenimann *et al.* 2012). Los datos fueron filtrados por la correspondencia de las coordenadas con la localidad registrada y la altura (0-1500 msnm), la cual se delimitó con base en la literatura (Hilty & Brown, 1986) y conocimiento obtenido del modelo de estudio. El área de accesibilidad o ambientes disponibles para las poblaciones equivalente al denominado como subconjunto M en el diagrama de BAM (Soberón, 2007), fue definida como el conjunto de eco regiones (Olson *et al.* 2001) que incluía la totalidad de los puntos de ocurrencia para cada población. Esto se llevó a cabo usando el programa QGIS en donde se generó el polígono que incluía todas las eco regiones que eran ocupadas por los individuos de las poblaciones de Caribe y Magdalena. Además, dentro de este polígono se agregaron dos eco regiones que aunque no presentaban registros de la especie asociados a ellas fueron incluidas debido a que por su ubicación y características ambientales podrían llegar a ser una potencial área de

ocupación de la especie la cual tal vez aún no ha sido muestreada. Éstas eco regiones corresponden a “Apure/Villavicencio Dryforests” (Apure/Bosques secos de Villavicencio) y “Paraguana xeric scrublands (Matorrales xéricos de paraguana)”. Posterior a esto se generó un segundo polígono el cual incluye la eco región de “Magdalena Uraba Mois Forest” (Bosques húmedos del Urabá) el cual fue denominado como “Barrera”, esto con el fin de evaluar si los ambientes que se encuentran justo entre las localidades de Caribe y Magdalena donde habita *C. lanceolata* pueden implicar una barrera climática para que haya flujo entre los individuos de la especie que habitan hacia la región del norte y centro del país.

Figura 3. Mapa representando los puntos de ocurrencia de *C. lanceolata* utilizados en los análisis de nicho climático (naranja), el polígono definido como nuestro M (verde claro) y el polígono que representa los bosques húmedos del Urabá denominado como Barrera (verde oscuro).



Fuente: Autor

Inicialmente, para modelar el nicho ambiental de las poblaciones disjuntas y cuantificar el solapamiento entre los mismos, se evaluó la posible correlación entre las 19 variables climáticas disponibles en WorldClim (Hijmans et al, 2005) con el fin de aumentar la precisión los análisis y no sobre estimar o subestimar las preferencias climáticas de las

poblaciones. Luego de esto, se eligieron cinco variables que no estaban correlacionadas, tres del conjunto de datos de temperatura y dos del conjunto de datos de precipitación. También, se agregaron 2 capas de nubosidad disponibles en EarthEnv (Wilson & Jetz, 2016) para las cuales se verificó que a su vez no estuvieran correlacionadas con las demás variables climáticas previamente seleccionadas (Tabla 5). Tanto de cada punto de ocurrencia registrado para la especie, como para los ambientes disponibles, se realizó la extracción de la información ambiental asociada correspondiente a estas 7 variables.

Tabla 5. Variables predictoras utilizadas dentro del modelo de nicho climático realizado para cada población de *C. lanceolata*.

Fuente	Nombre de la variable	Interpretación de la variable
WorldClim database	Bio1	Temperatura media anual
	Bio4	Estacionalidad de la temperatura
	Bio7	Rango de temperatura anual
	Bio12	Precipitación anual
	Bio15	Estacionalidad de la precipitación
EarthEnv project	MODCF_interannual	Variabilidad interanual de la nubosidad
	MODCF_intraannual	Variabilidad intraanual de la nubosidad

El modelo de nicho se realizó comparando la densidad de ocurrencias en cada posible combinación de ambientes, determinado a partir de un análisis de componentes principales, frente a la disponibilidad de cada una de esas combinaciones en el espacio climático accesible para las poblaciones. A partir de esos datos se estimó para cada población y para lo que definimos como posible barrera climática una superficie de densidad de ocurrencias en el espacio ambiental mediante un análisis de densidades de Kernel en la librería ecospat (Broenniman *et al.* 2012) del programa R (R Development Core Team, 2008).

Una vez caracterizado el espacio ambiental se procedió a medir el solapamiento de los nichos de las poblaciones disjuntas. Posterior a esto, partiendo de las superficies de ocurrencia en el espacio ambiental (los modelos de nicho de cada población) se cuantificó el solapamiento entre nichos mediante dos métricos, la distancia de Hellinger (I) y la D propuesta por Schoener (1968). Se empleó un test de similaridad y uno de equivalencia de nichos para evaluar las hipótesis de qué tan similares son los nichos de las poblaciones disjuntas.

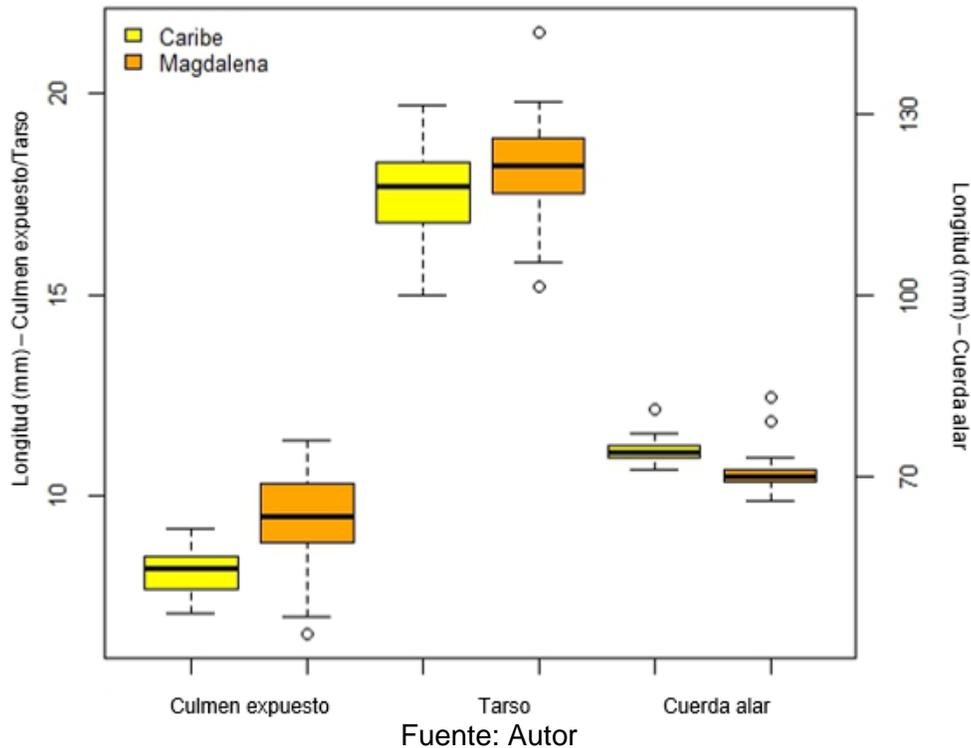
4. RESULTADOS

4.1. MEDIDAS MORFOLÓGICAS. Tres de los cinco rasgos morfológicos evaluados para los 100 individuos (67 de Magdalena, 33 de Caribe) presentaron diferencias significativas entre las poblaciones del Caribe y Magdalena: el culmen expuesto, el tarso y la cuerda alar ($p < 0.005$) (Fig. 4). La población de la localidad Caribe presenta en promedio tarsos y picos más cortos y alas más largas en comparación con la población del Magdalena. El modelo de regresión nos permite predecir con una certeza del 93% la localidad a la que pertenece un individuo de la muestra a partir de estos tres caracteres morfológicos en conjunto con un R^2 de Nagelkerke igual a 0.73 (Tabla 6).

Tabla 6. (Descripción de características de las variables evaluadas dentro del modelo de regresión logística binaria multivariada para los datos morfológicos.

	Estimado	Error estándar	Valor z	Pr(> z)
Intercepto	15.9715	13.1787	1.212	0.2255
Culmen expuesto	1.4293	0.4308	3.317	0.0009
Alto del pico	-2.5010	1.6740	-1.494	0.1351
Tarso	1.1445	0.4032	2.838	0.0045
Cuerda alar	-0.5323	0.1676	-3.175	0.0014
Rectríz central	-0.002778	0.088579	-0.031	0.9749

Figura 4. Diagrama de cajas de las tres variables morfológicas que mostraron diferencias significativas entre los individuos evaluados en cada localidad. El eje Y de la izquierda representa la longitud (mm) del culmen expuesto y el tarso mientras que el eje Y derecho lo es para la cuerda alar.

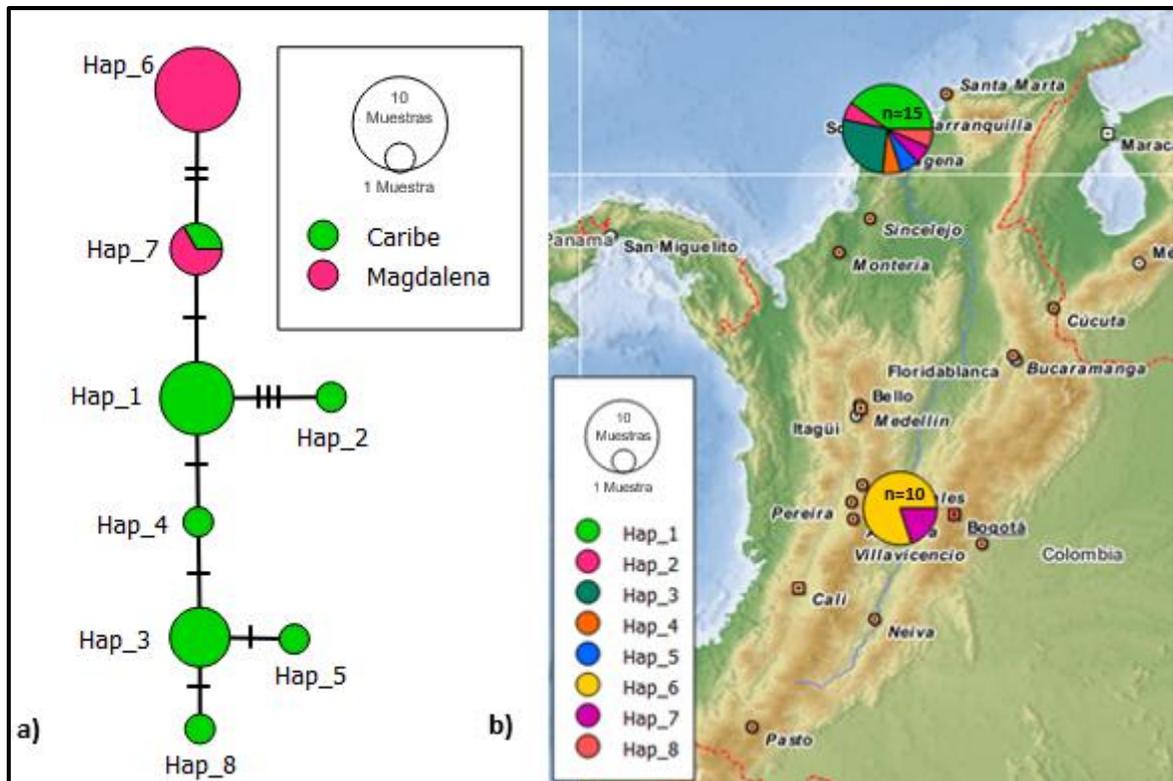


4.2. ANÁLISIS MOLECULARES.

A partir de las redes de haplotipos construidas para COI fue posible evidenciar que la población del Magdalena representa un subconjunto de los haplotipos presentes en el Caribe y con frecuencias contrastantes (Fig. 5). En total se identificaron 8 haplotipos, 6 de estos sólo fueron encontrados en la localidad de Caribe, 1 sólo en la del Magdalena y 1 en ambas localidades pero con mayor frecuencia en la del Magdalena. Entre las 25 secuencias utilizadas, 15 del Caribe y 10 del Magdalena, se identificaron un total de 10 sitios variables (S). La distancia genética estimada entre individuos de cada población ($0.4\% \pm 0.002$ (SD)) fue mayor que dentro de éstas ($0.1\% \pm 0.001$ (SD) y $0.2\% \pm 0.001$ (SD)) para Magdalena y Caribe respectivamente.

Figura 5. (a) Red de haplotipos generada para el gen mitocondrial COI. Los colores indican la localidad. El tamaño del círculo indica el tamaño de la muestra, las líneas en la red son indicadoras del número de pasos mutacionales entre haplotipos. (b) Distribución de haplotipos en el espacio geográfico. El tamaño de cada sección del círculo indica la frecuencia del haplotipo en las poblaciones de cada localidad.

Fuente: Autor.



Fuente: autor

4.3. MODELAMIENTO DE NICHO ECOLÓGICO Y SOLAPAMIENTO AMBIENTAL.

Los dos primeros componentes del análisis de componentes principales explicaron el 47.2% y el 15.8% del total de variación ambiental presente en el área accesible (Tabla 7). El primer componente principal estuvo positivamente correlacionado con la estacionalidad de la precipitación y de la temperatura, la variación de la nubosidad interanual e intra-anual y el rango de temperatura anual, mientras que el segundo componente principal estuvo correlacionado positivamente con las variables de

temperatura media anual y precipitación anual. La densidad de ocurrencias de la población del Caribe en relación con la del Magdalena indica que la población del Caribe ocurre principalmente en ambientes más calientes y húmedos, con mayor estacionalidad tanto en la temperatura como en la precipitación y mayor variación en la nubosidad en términos interanuales e intra-anales. Por el contrario, las poblaciones del Magdalena ocurren en ambientes con menores temperaturas, más secos, y menos estacionales. Y aunque pareciera que los ambientes ocupados por las poblaciones Magdalena son un subconjunto de los que ocupan las poblaciones de Caribe, la mayor densidad de ocurrencias para esta poblaciones se encuentra en ambientes distintos, es decir que las poblaciones de *C. lanceolata* en las localidades del Caribe y del Magdalena en su mayoría ocurren en espacios climáticos diferentes a pesar de que ambas poblaciones pueden acceder a los mismos ambientes. Además de esto, los espacios climáticos encontrados entre las poblaciones disjuntas son diferentes a los ocupados por las mismas, indicando quizás que en esta región las características ambientales no son propicias para el establecimiento de esta especie (Figura 8) pero al parecer si lo son para el establecimiento de otras especies de pipridos (e.g., *Manacus manacus*).

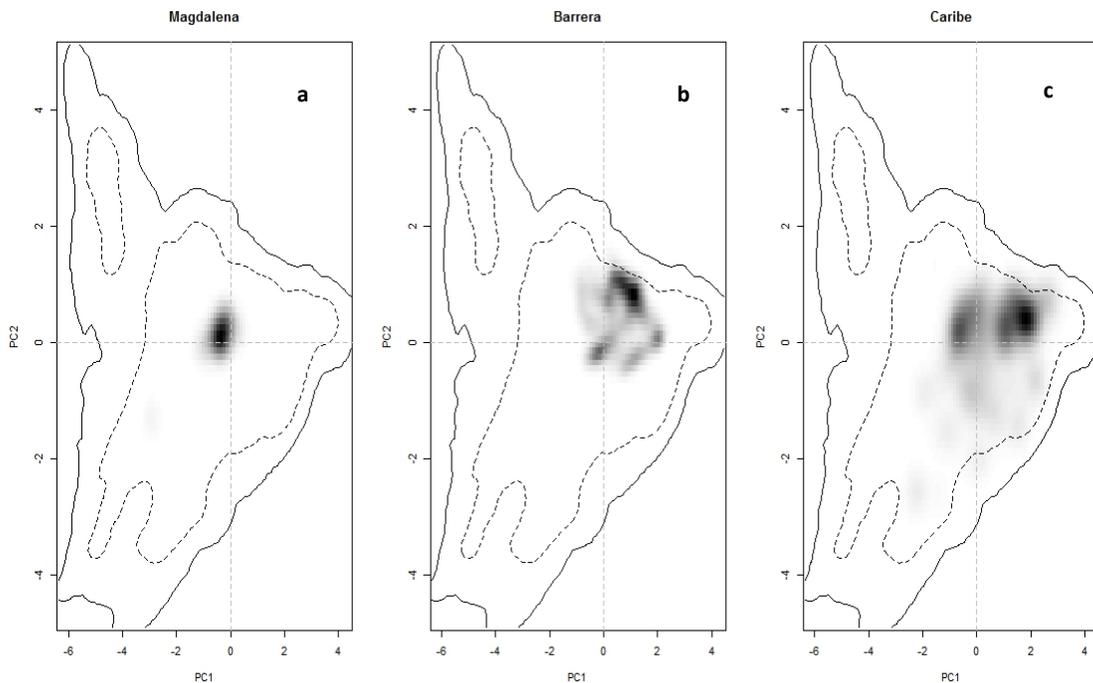
Tabla 7. Coeficientes de correlación para cada una de las variables evaluadas dentro del análisis de componentes principales ambiental.

Variable	PC1	PC2
bio1	0.5854615	0.7026597
Bio12	-0.5916616	-0.5877316
Bio15	0.8482212	0.1999035
Bio4	0.6483570	-0.0115981
Bio7	0.7162188	0.3163809
Inter	0.7315669	-0.3274979
Intra	0.6492620	-0.1315525

En cuanto a las pruebas de similaridad ambiental, el preciso aclarar que tanto el test de equivalencia como el de similaridad de nichos arrojan un valor I y un valor D observados

que son métricos de solapamiento de nicho. Estos valores de I y D varían entre 0 y 1, siendo 1 un solapamiento total de los nichos. El test de equivalencia de nicho entre las poblaciones de Caribe y Magdalena arrojó un valor $D=0.05$ con un valor p de 0.02. Lo que indica que los nichos de estas poblaciones no son idénticos. Los resultados del test de similitud de nicho entre las dos poblaciones sugieren que el solapamiento de nicho observado logra ser recreado por el modelo nulo evaluado durante la prueba ($p \geq 0.5$ en ambas direcciones).

Figura 6. Superficies de densidad de ocurrencias de las poblaciones disjuntas en Colombia de *C. lanceolata* (a,c) dentro del espacio ambiental disponible y espacios ambientales presentes en la región intermedia entre las dos poblaciones (b). Los tonos de gris a negro representan la densidad de ocurrencias para cada combinación de ambientes, donde el color negro equivale a una mayor densidad de ocurrencias. Para las dos poblaciones la línea punteada y la línea continua representan el 50 y 100% respectivamente, de todos los ambientes disponibles para la especie.



Fuente: Autor.

5. DISCUSIÓN

Las poblaciones disjuntas ocurren con gran frecuencia en aves neotropicales y su posible rol en la diversificación de éstas es un tema de gran interés (Fok et al, 2002, Shipley et al, 2013, Maijer & Fjelda, 1997, Lozano-Jaramillo et al, 2014, Vera & Ornelas, 2014, Habel et al, 2014, Arnoux et al, 2014). Aunque muchos estudios han demostrado que estas poblaciones pueden representar linajes que han evolucionado en aislamiento durante largos periodos de tiempo (Mairal, Pokorny, Aldasoro, Alarcón y Sanmartín, 2015; Moyle, Chessser, Prum, Schikler, y Cracraft, 2006; Robin, Vishnudas, Gupta y Ramakrishnan, 2015;), este trabajo presenta un sistema donde las poblaciones parecen estar aisladas desde hace poco tiempo pero están bajo diferentes regímenes selectivos climáticos, y presentan diferenciación morfológica, un resultado consistente con la idea de evolución rápida por selección local (Thompson, 1998). Además de esto, se ha propuesto que uno de los escenarios más probables para explicar la diversificación en aves neotropicales de tierras bajas está asociado con la dispersión y diferenciación de los organismos en una matriz de paisaje previamente formada (Smith et al., 2014), similar a lo encontrado en este caso para *C. lanceolata*, en donde su distribución actual podría ser resultado de un proceso de colonización reciente pero que bajo ambientes con características diferentes ha promovido divergencia fenotípica entre las poblaciones. De igual forma la existencia de ambientes que no son idóneos para la especie en áreas intermedias de su distribución puede implicar una barrera para el flujo genético entre las poblaciones al Norte y centro del País reforzando la separación de éstas (Lozano-Jaramillo et al., 2014).

El clima ha sido determinante en establecer la densidad y distribución de las poblaciones, por lo tanto es un elemento que debe ser reconocido a la hora de evaluar procesos de divergencia y especiación (Riveiro et al, 2014, Kozak & Wiens, 2016). Aunque ambas poblaciones de *C. lanceolata* ocurren dentro de lo que se considera como ecosistemas de Bosque seco tropical (Pizano & García, 2014), encontramos que tanto los individuos ubicados en el Caribe como en el Magdalena utilizan espacios climáticos con diferencias

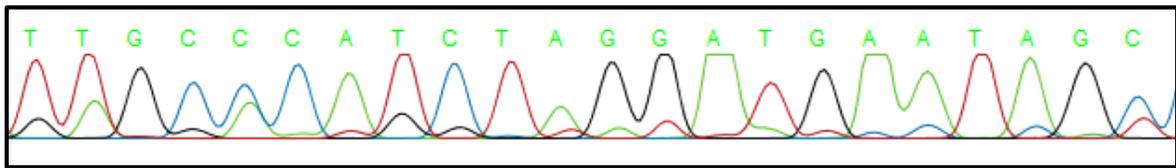
sutiles pero importantes; las poblaciones del Caribe en su mayoría se establecen en ambientes más calientes y húmedos, al igual que más estacionales tanto en temperatura como en precipitación y con mayores variaciones de nubosidad en términos intra e inter anuales comparadas con las poblaciones del Magdalena (Fig. 6). Es interesante evidenciar cómo dentro de un mismo ecosistema pueden darse variaciones climáticas con estructuración espacial que podrían propiciar eventos de divergencia entre poblaciones, resaltando así el rol de los factores ecológicos como posibles determinantes de diferenciación intraespecífica, pues se ha encontrado que variación en caracteres morfológicos puede ser explicada en muchos casos por variación climática independientemente de la distancia geográfica (Baldassare et al, 2013, Franssen et al, 2013, Benham & Witt, 2016). En el caso particular de *Chiroxiphia*, la distancia entre las dos poblaciones es relativamente pequeña, aproximadamente 500 km lineales entre sí. Sin embargo, esta franja angosta entre las poblaciones de *Chiroxiphia* se caracteriza por comprender áreas de bosque húmedo (Bosques húmedos de Urabá- Magdalena, Olson et al, 2001) bajo un espacio ambiental particular y diferente al ocupado por ambas poblaciones de *Chiroxiphia*. Ambientalmente ésta región húmeda podría implicar una barrera climática para las poblaciones de *C. lanceolata* en Caribe y Magdalena, pues los ambientes presentes a lo largo de esta denominada “Barrera” son diferentes a los ocupados por las poblaciones de la especie pues el valor D del solapamiento de nicho entre los ambientes de la localidad del Caribe y la Barrera es de 0.13, y entre Magdalena y la Barrera de 0.08.

Las variaciones en rasgos morfológicos pueden surgir como consecuencia de adaptaciones fisiológicas frente a la variación climática sujeta al rango de distribución de las especies o como adaptaciones a cambios en la estructura del hábitat. En nuestro caso, encontramos individuos que presentan picos y tarsos más pequeños en ambientes más calientes lo que concuerda con la propuesta por la regla de Bergmann (Blackburn et al, 1999), en donde organismos de rasgos más pequeños suelen encontrarse en ambientes más calientes favoreciendo la capacidad de termorregular debido a una disminución en la relación superficie área volumen (Baldassare et al, 2013). De igual forma, encontramos individuos con alas más largas en la localidad del Caribe que en la

del Magdalena, en este caso, podría estar más relacionado con variaciones asociadas a la estructura del paisaje, teniendo en cuenta que tanto las alas como la cola son importantes dentro de comportamientos de forrajeo y vuelo en aves (Norberg, 1995; Kennedy et al, 2016). Variaciones estructurales del hábitat como la cobertura o la composición del sotobosque podrían actuar como presiones que favorezcan la divergencia en estos rasgos (Baldassare et al, 2013). Todo esto también es consistente con el concepto de evolución rápida, en donde caracteres de los individuos de una especie pueden variar dentro de pocas generaciones al encontrarse bajo presiones de selección diferenciales, que en este caso podrían estar relacionados con las diferencias climáticas entre los ambientes que ocupa cada población (Salvidio et al, 2015, Thompson, 1998). Junto con todo esto, cabe la posibilidad de que ésta variación intraespecífica en los rasgos morfológicos de los individuos pueda ser debido a plasticidad fenotípica, sin embargo no fue evaluado dentro de este proyecto.

De igual forma, aunque la divergencia fenotípica es mucho más evidente que la divergencia genotípica, es posible observar que el porcentaje de diferencias genéticas entre poblaciones es mayor que dentro de ellas, algo que se espera en poblaciones de una especie que se han separado hace poco tiempo (Nosil & Crespi, 2004). Es importante también resaltar lo sucedido con los marcadores que decidimos utilizar inicialmente, pues en tres de los cuatro genes mitocondriales elegidos encontramos claros picos dobles en las secuencias lo cual podría ser producto de una amplificación inespecífica como por ejemplo la amplificación de pseudogenes (Fig. 7) (Sorenson y Quinn 1998, Song et al. 2008), algo que se ha reportado anteriormente para la familia Pipridae (Brumfield, Liu, Lum, y Edwards, 2008). Esto ocurrió de igual manera en secuencias obtenidas a partir de muestras de sangre y de tejido, lo cual en este caso podría ser resultado del uso de cebadores universales pues aunque son usados regularmente en otras investigaciones con grupos de aves y linajes cercanamente relacionados (Bensasson et al, 2001, Marini & Hackett, 2002, McKay et al, 2010, Capurucho et al, 2013, Agne, 2012, Cicero & Johnson, 1992, Sue et al, 2011, Milá et al, 2009, Joseph & Wilke, 2007) podrían dar lugar a este tipo de inconvenientes, por lo que se recomienda a futuro diseñar cebadores particulares para la especie.

Figura 7. Cromatograma del marcador Cytb, presencia de dobles picos característicos de pseudogenes nucleares.



Fuente: Autor.

De igual forma, es interesante cómo las poblaciones del Magdalena parecieran ser en términos de sus haplotipos un subconjunto de las poblaciones del Caribe, siendo posible que las poblaciones ubicadas más hacia el centro del país se hayan originado como resultado de una colonización reciente por parte de individuos que habitan en regiones del norte que lograron desplazarse hasta allí y permanecer en el tiempo, pero que bajo presiones ambientales diferentes y quizás tamaños de población efectiva pequeños, han divergido en su fenotipo (Boughman y Svanbäck, 2016), lo que contrasta con uno de los escenarios propuestos inicialmente, en donde bajo un evento de divergencia reciente en ambientes con características ambientales distintas encontraríamos divergencia fenotípica más no genotípica entre los individuos de las localidades.

6. CONCLUSIONES

Posterior al análisis del conjunto de datos morfológicos, genéticos y ecológicos asociados a las poblaciones disjuntas de *Chiroxiphia lanceolata* en Colombia, es posible concluir que existe divergencia fenotípica en términos de los rasgos morfológicos asociados al conjunto de pico, patas y alas entre individuos de cada localidad, además que las poblaciones en cada sitio están prefiriendo espacios ambientales diferentes, más aun así no son divergentes genotípicamente entre ellos. Por lo que *Chiroxiphia lanceolata* podría representar un interesante ejemplo de especiación incipiente, propiciado por un evento de colonización reciente en la región del Valle del Magdalena a partir de poblaciones más antiguas establecidas en la región Caribe, siendo también un modelo biológico que resalta el rol de la variación climática como promotor de diversificación en poblaciones de aves neotropicales.

RECOMENDACIONES

A futuro sería de utilidad aumentar el número de muestras colectadas en las localidades de Caribe y Magdalena, pero además lograr incluir poblaciones de otras localidades dentro de su distribución como son Panamá y Venezuela. De igual forma en términos del muestreo de datos genéticos sería interesante diseñar cebadores particulares para la especie, lo cual podría reducir el número de secuencias con amplificaciones inespecíficas. También se recomienda modelar la distribución de *C. lanceolata* y proyectarla hacia el pasado para evaluar cambios en la distribución geográfica de la especie a lo largo del tiempo.

REFERENCIAS

- Agne, C. E. (2012). Filogenia molecular de Chiroxiphia e Antilophia: aves: Pipridae (Master's thesis, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul).
- Araujo-Quintero, A., González, M., & Fernández-Ordóñez, J. C. (2017). Datos biológicos del saltarín cola de lanza (*chiroxiphia lanceolata*) en los bosques de la unellez, guanare, portuguesa, venezuela. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 33, 13-24.
- Arctander, P. (1995). Comparison of a mitochondrial gene and a corresponding nuclear pseudogene. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 262(1363), 13-19.
- Arnoux, E., Eraud, C., Navarro, N., Tougard, C., Thomas, A., Cavallo, F., ... & Garnier, S. (2014). Morphology and genetics reveal an intriguing pattern of differentiation at a very small geographic scale in a bird species, the forest thrush *Turdus lherminieri*. *Heredity*, 113(6), 514-525.
- Artimo, P., Jonnalagedda, M., Arnold, K., Baratin, D., Csardi, G., De Castro, E., ... & Grosdidier, A. (2012). ExPASy: SIB bioinformatics resource portal. *Nucleic acids research*, 40(W1), W597-W603.
- Babik, W., Branicki, W., Crnobrnja-Isailović, J., Cogălniceanu, D., Sas, I., Olgun, K., ... & Arntzen, J. W. (2005). Phylogeography of two European newt species—discordance between mtDNA and morphology. *Molecular Ecology*, 14(8), 2475-2491.
- Baldassarre, D. T., Thomassen, H. A., Karubian, J., & Webster, M. S. (2013). The role of ecological variation in driving divergence of sexual and non-sexual traits in the red-backed fairy-wren (*Malurus melanocephalus*). *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 75.
- Barrandeguy, M. E., García, M. V., Prinz, K., Pomar, R. R., & Finkeldey, R. (2014). Genetic structure of disjunct Argentinean populations of the subtropical tree *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 300(7), 1693-1705.

- Benham, P. M., & Witt, C. C. (2016). The dual role of Andean topography in primary divergence: functional and neutral variation among populations of the hummingbird, *Metallura tyrianthina*. *BMC evolutionary biology*, 16(1), 22.
- Bensasson, D., Zhang, D. X., Hartl, D. L., & Hewitt, G. M. (2001). Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses. *Trends in ecology & evolution*, 16(6), 314-321.
- BirdLife International. 2016. *Chiroxiphia lanceolata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22701074A93811666. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22701074A93811666.en>. Downloaded on 13 May 2017
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions*, 5(4), 165-174.
- Boughman, J. W., & Svanbäck, R. (2017). Synergistic selection between ecological niche and mate preference primes diversification. *Evolution*, 71(1), 6-22.
- Broenimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P.B., Petitpierre B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M., Randin, C., Zimmermann N. E., Graham, C. H. & Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global ecology and Biogeography*. 2012, 21:481-497.
- Brumfield, R. T., Liu, L., Lum, D. E., & Edwards, S. V. (2008). Comparison of species tree methods for reconstructing the phylogeny of bearded manakins (Aves: Pipridae, *Manacus*) from multilocus sequence data. *Systematic Biology*, 57(5), 719-731.
- Capurcho, J. M. G., Cornelius, C., Borges, S. H., Cohn-Haft, M., Aleixo, A., Metzger, J. P., & Ribas, C. C. (2013). Combining phylogeography and landscape genetics of *Xenopipo atronitens* (Aves: Pipridae), a white sand campina specialist, to understand Pleistocene landscape evolution in Amazonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110(1), 60-76.
- Cicero, C., & Johnson, N. K. (1992). Genetic differentiation between populations of Hutton's Vireo (Aves: Vireonidae) in disjunct allopatry. *The Southwestern Naturalist*, 344-348.
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(2), 157-168.

- De Leon, L. F., Bermingham, E., Podos, J., & Hendry, A. P. (2010). Divergence with gene flow as facilitated by ecological differences: within-island variation in Darwin's finches. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1543), 1041-1052.
- Doucet, S. (2006). Plumage coloration and morphology in *Chiroxiphia* manakins: interacting effects of natural and sexual selection (Doctoral dissertation).
- DuVal, E. H. (2007). Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, 124(4), 1168-1185.
- DuVal, E. H., & Kempnaers, B. (2008). Sexual selection in a lekking bird: the relative opportunity for selection by female choice and male competition. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1646), 1995-2003.
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary bioinformatics*, 1.
- Fok, K. W., Wade, C. M., & Parkin, D. T. (2002). Inferring the phylogeny of disjunct populations of the azure-winged magpie *Cyanopica cyanus* from mitochondrial control region sequences. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1501), 1671-1679.
- Franssen, N. R., Stewart, L. K., & Schaefer, J. F. (2013). Morphological divergence and flow-induced phenotypic plasticity in a native fish from anthropogenically altered stream habitats. *Ecology and evolution*, 3(14), 4648-4657.
- Gast, F., Escobar-Sarria, F., Repizzo, A., Alvarez, M., Mendoza-Cifuentes, H., & Villarreal-Leal, H. F. (1997). El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia. Villa de Leyva (Boyaca), Colombia: Instituto de Investigacion de Recursos Biologicos Alexander von Humboldt.
- Graham, C. H., Silva, N., & Velásquez-Tibatá, J. (2010). Evaluating the potential causes of range limits of birds of the Colombian Andes. *Journal of Biogeography*, 37(10), 1863-1875.
- Habel, J. C., Ulrich, W., Peters, G., Husemann, M., & Lens, L. (2014). Lowland panmixia versus highland disjunction: genetic and bioacoustic differentiation in two species of East African White-eye birds. *Conservation genetics*, 15(3), 655-664.

- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In *Nucleic acids symposium series* (Vol. 41, No. 41, pp. 95-98). [London]: Information Retrieval Ltd., c1979-c2000.
- Harrell Jr, F. E. (2015). Binary logistic regression. In *Regression modeling strategies* (pp. 219-274). Springer International Publishing.
- Helm-Bychowski, K., & Cracraft, J. (1993). Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: relationships within the corvine assemblage (class Aves) as inferred from complete sequences of the mitochondrial DNA cytochrome-b gene. *Molecular biology and Evolution*, 10(6), 1196-1214.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hilty, S. L., & Brown, B. (1986). *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., TerSteege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ...&Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927-931.
- Johns, G. C., & Avise, J. C. (1998). A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular Biology and Evolution*, 15(11), 1481-1490.
- Joseph, L., & Wilke, T. (2007). Lack of phylogeographic structure in three widespread Australian birds reinforces emerging challenges in Australian historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 34(4), 612-624.
- Kennedy, J. D., Borregaard, M. K., Jønsson, K. A., Marki, P. Z., Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2016, December). The influence of wing morphology upon the dispersal, geographical distributions and diversification of the Corvidae (Aves; Passeriformes). In *Proc. R. Soc. B* (Vol. 283, No. 1844, p. 20161922). The Royal Society.
- Kieleczawa, J. (2006). Fundamentals of sequencing of difficult templates—an overview. *Journal of biomolecular techniques: JBT*, 17(3), 207.

- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2016). What explains patterns of species richness? The relative importance of climatic-niche evolution, morphological evolution, and ecological limits in salamanders. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5940-5949.
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.
- Librado, P., & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11), 1451-1452.
- Licona-Vera, Y., & Ornelas, J. F. (2014). Genetic, ecological and morphological divergence between populations of the endangered Mexican sheartail hummingbird (*Doricha eliza*). *PloS one*, 9(7), e101870.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H., & Brown, J. H. (2006). *Biogeography* (pp. 227-74). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Losos, J. B. (2013). *The Princeton guide to evolution*. D. A. Baum, D. J. Futuyma, H. E. Hoekstra, R. E. Lenski, A. J. Moore, C. L. Peichel, ... & M. C. Whitlock (Eds.). Princeton University Press.
- Lozano-Jaramillo, M., Rico-Guevara, A., & Cadena, C. D. (2014). Genetic Differentiation, Niche Divergence, and the Origin and Maintenance of the Disjunct Distribution in the Blossomcrown *Anthocephala floriceps* (Trochilidae).
- Maijer, S., & FJELDÅ, J. (1997). Description of a new *Cranioleuca* spinetail from Bolivia and a “leapfrog pattern” of geographic variation in the genus. *Ibis*, 139(4), 606-616.
- Mairal, M., Pokorny, L., Aldasoro, J. J., Alarcón, M., & Sanmartín, I. (2015). Ancient vicariance and climate-driven extinction explain continental-wide disjunctions in Africa: the case of the Rand Flora genus *Canarina* (Campanulaceae). *Molecular ecology*, 24(6), 1335-1354.
- Marini, M. Â., & Hackett, S. J. (2002). A multifaceted approach to the characterization of an intergeneric hybrid manakin (Pipridae) from Brazil. *The Auk*, 119(4), 1114-1120.
- Marques, D. A., Lucek, K., Haesler, M. P., Feller, A. F., Meier, J. I., Wagner, C. E., ... & Seehausen, O. (2017). Genomic landscape of early ecological speciation initiated by selection on nuptial colour. *Molecular Ecology*, 26(1), 7-24.
- Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10(1), 105-108.

- Mayr, E. (1984). Commentary: The Contributions of Ornithology to Biology. *BioScience*, 250-255.
- McKay, B. D., Barker, F. K., Mays, H. L., Doucet, S. M., & Hill, G. E. (2010). A molecular phylogenetic hypothesis for the manakins (Aves: Pipridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(2), 733-737.
- Milá, B., Wayne, R. K., Fitze, P., & Smith, T. B. (2009). Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorhynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Molecular Ecology*, 18(14), 2979-2995.
- Milá, B., Wayne, R. K., Fitze, P., & Smith, T. B. (2009). Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorhynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Molecular Ecology*, 18(14), 2979-2995.
- Niemiller, M. L., Fitzpatrick, B. M., & Miller, B. T. (2008). Recent divergence with gene flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae: *Gyrinophilus*) inferred from gene genealogies. *Molecular ecology*, 17(9), 2258-2275.
- Norberg, U. M. (1995). How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology*, 48-54.
- Nosil, P. (2008). Speciation with gene flow could be common. *Molecular Ecology*, 17(9), 2103-2106.
- Nosil, P., & Crespi, B. J. (2004). Does gene flow constrain adaptive divergence or vice versa? A test using ecomorphology and sexual isolation in *Timema cristinae* walking-sticks. *Evolution*, 58(1), 102-112.
- Nosil, P., Harmon, L. J., & Seehausen, O. (2009). Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 145-156.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933-938.

- Ortiz-Ramírez, M. F., Andersen, M. J., Zaldívar-Riverón, A., Ornelas, J. F., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2016). Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 94, 74-86.
- Pacheco, A., & Laverde, O. (2004). Comportamiento reproductivo de *Chiroxiphia lanceolata* (Pipridae: aves) en un bosque intervenido del Tolima, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 9(1), 47.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Pizano, C y H. García. (2014). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ribeiro, Â. M., Lloyd, P., Dean, W. R. J., Brown, M., & Bowie, R. C. (2014). The ecological and geographic context of morphological and genetic divergence in an understory-dwelling bird. *PloS one*, 9(2), e85903.
- Robin, V. V., Vishnudas, C. K., Gupta, P., & Ramakrishnan, U. (2015, July). Deep and wide valleys drive nested phylogeographic patterns across a montane bird community. In *Proc. R. Soc. B* (Vol. 282, No. 1810, p. 20150861). The Royal Society.
- Ruegg, K., Slabbekoorn, H., Clegg, S., & Smith, T. B. (2006). Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Molecular ecology*, 15(11), 3147-3156.
- Rull, V. (2015). Pleistocene speciation is not refuge speciation. *Journal of Biogeography*, 42(3), 602-604.
- Salvidio, S., Crovetto, F., & Adams, D. C. (2015). Potential rapid evolution of foot morphology in Italian plethodontid salamanders (*Hydromantes strinatii*) following the colonization of an artificial cave. *Journal of evolutionary biology*, 28(7), 1403-1409.

- Schoener, T. W. 1968. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704–726.
- Sedano, R. E., & Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 37(2), 325-343.
- Seddon, N. (2005). Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution*, 59(1), 200-215.
- Sela, I., Ashkenazy, H., Katoh, K. and Pupko, T. (2015). GUIDANCE2: accurate detection of unreliable alignment regions accounting for the uncertainty of multiple parameters. *Nucleic Acids Research*, 2015 Jul 1; 43 (Web Server issue): W7-W14.; doi: 10.1093/nar/gkq443
- Sexton, J. P., Hangartner, S. B., & Hoffmann, A. A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: which pattern of gene flow is most common?. *Evolution*, 68(1), 1-15.
- Shibley, J. R., Contina, A., Batbayar, N., Bridge, E. S., Peterson, A. T., & Kelly, J. F. (2013). Niche conservatism and disjunct populations: a case study with Painted Buntings (*Passerina ciris*). *The Auk*, 130(3), 476-486.
- Shibley, J. R., Contina, A., Batbayar, N., Bridge, E. S., Peterson, A. T., & Kelly, J. F. (2013). Niche conservatism and disjunct populations: a case study with Painted Buntings (*Passerina ciris*). *The Auk*, 130(3), 476-486.
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., ...& Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(7527), 406-409.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian & Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Letters* 10:1115–1123.
- Song, H., Buhay, J. E., Whiting, M. F., & Crandall, K. A. (2008). Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proceedings of the national academy of sciences*, 105(36), 13486-13491.
- Sorenson, M. D., & Quinn, T. W. (1998). Numts: a challenge for avian systematics and population biology. *The Auk*, 115(1), 214-221.

- Sorenson, M. D., Ast, J. C., Dimcheff, D. E., Yuri, T., & Mindell, D. P. (1999). Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 12(2), 105-114.
- Suh, A., Paus, M., Kiefmann, M., Churakov, G., Franke, F. A., Brosius, J., ... & Schmitz, J. (2011). Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature communications*, 2, 443.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, et al. (2011). MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol* 28: 2731–2739.
- Tavares ES, Baker AJ (2008) Single mitochondrial gene barcodes reliably identify sister-species in diverse clades of birds. *BMC Evol Biol* 8: 81.ES TavaresAJ Baker2008Single mitochondrial gene barcodes reliably identify sister-species in diverse clades of birds.*BMC Evol Biol*881.
- Terry, A., Bucciarelli, G., & Bernardi, G. (2000). Restricted gene flow and incipient speciation in disjunct Pacific Ocean and Sea of Cortez populations of a reef fish species, *Girellanigricans*. *Evolution*, 54(2), 652-659.
- Thompson, J. N. (1998). Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(8), 329-332.
- Toby Pennington, R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Torres-Dowdall, J., Dargent, F., Handelsman, C. A., Ramnarine, I. W., & Ghalambor, C. K. (2013). Ecological correlates of the distribution limits of two poeciliid species along a salinity gradient. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(4), 790-805.
- Trainer, J. M., & Parsons, R. J. (2001). Uniformity of long-tailed Manakin songs from three localities in Costa Rica. *The Wilson Bulletin*, 113(4), 431-434.
- Warren, D.L., R.E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868-2883.
- Wiley, E.O. (1988) Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 513–542.

Wilson AM, Jetz W (2016). Remotely Sensed High-Resolution Global Cloud Dynamics for Predicting Ecosystem and Biodiversity Distributions. *PLoS Biol* 14(3): e1002415.

	SISTEMA DE GESTION DE LA CALIDAD FORMATO DE AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 1 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 02

Los suscritos:

_____ Leydi Mariana Cortés Escarraga	con C.C N°	_____ 1110545733
_____ Juan Luis Parra Vergara	con C.C N°	_____ 72.224.676
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____

Manifiesto (an) la voluntad de:

Autorizar

No Autorizar Motivo: _____

La consulta en físico y la virtualización de **mi OBRA**, con el fin de incluirlo en el repositorio institucional de la Universidad del Tolima. Esta autorización se hace sin ánimo de lucro, con fines académicos y no implica una cesión de derechos patrimoniales de autor.

Manifestamos que se trata de una OBRA original y como de la autoría de LA OBRA y en relación a la misma, declara que la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA, se encuentra, en todo caso, libre de todo tipo de responsabilidad, sea civil, administrativa o penal (incluido el reclamo por plagio).

Por su parte la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA se compromete a imponer las medidas necesarias que garanticen la conservación y custodia de la obra tanto en espacios físico como virtual, ajustándose para dicho fin a las normas fijadas en el Reglamento de Propiedad Intelectual de la Universidad, en la Ley 23 de 1982 y demás normas concordantes.

La publicación de:

Trabajo de grado	<input checked="" type="checkbox"/>	Artículo	<input type="checkbox"/>	Proyecto de Investigación	<input type="checkbox"/>
Libro	<input type="checkbox"/>	Parte de libro	<input type="checkbox"/>	Documento de conferencia	<input type="checkbox"/>
Patente	<input type="checkbox"/>	Informe técnico	<input type="checkbox"/>		
Otro: (fotografía, mapa, radiografía, película, video, entre otros)					<input type="checkbox"/>

Fecha Versión 02: 04-11-2016

	SISTEMA DE GESTION DE LA CALIDAD FORMATO DE AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 2 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 02

Producto de la actividad académica/científica/cultural en la Universidad del Tolima, para que con fines académicos e investigativos, muestre al mundo la producción intelectual de la Universidad del Tolima. Con todo, en mi condición de autor me reservo los derechos morales de la obra antes citada con arreglo al artículo 30 de la Ley 23 de 1982. En concordancia suscribo este documento en el momento mismo que hago entrega del trabajo final a la Biblioteca Rafael Parga Cortes de la Universidad del Tolima.

De conformidad con lo establecido en la Ley 23 de 1982 en los artículos 30 “...**Derechos Morales. El autor tendrá sobre su obra un derecho perpetuo, inalienable e irrenunciable**” y 37 “...**Es lícita la reproducción por cualquier medio, de una obra literaria o científica, ordenada u obtenida por el interesado en un solo ejemplar para su uso privado y sin fines de lucro**”. El artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “**los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores**” y en su artículo 61 de la Constitución Política de Colombia.

- Identificación del documento:

Título completo: Trabajo de grado presentado para optar al título de:

¿Divergencia genotípica y fenotípica entre poblaciones disjuntas *Chiroxiphia lanceolata* en Colombia?

- Proyecto de Investigación correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Informe Técnico correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Artículo publicado en revista:

- Capítulo publicado en libro:

- Conferencia a la que se presentó:

Fecha Versión 02: 04-11-2016

	SISTEMA DE GESTION DE LA CALIDAD FORMATO DE AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 3 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 02

Quienes a continuación autentican con su firma la autorización para la digitalización e inclusión en el repositorio digital de la Universidad del Tolima, el:

Día: **04** Mes: **08** Año: **2017**

Autores:

Firma

Nombre:	Leydi Mariana Cortés Escarraga	<u>Mariana Cortés E.</u>	C.C. 1'110.545.733
Nombre:	Juan Luis Parra Vergara	<u>Juan Luis Parra</u>	C.C. 72.224.676
Nombre:			C.C.
Nombre:			C.C.

El autor y/o autores certifican que conocen las derivadas jurídicas que se generan en aplicación de los principios del derecho de autor.

Fecha Versión 02: 04-11-2016