

1072



BIBLIOTECA
"Francisco Antequera"

A detailed scientific illustration of two capuchin finches (Sporophila) perched on a branch with several small, round flower heads. One bird is shown in profile facing right, while the other is shown from a rear-quarter view. The illustration is rendered in a fine-line, engraved style.

SISTEMÁTICA &
ESPECIACIÓN EN LOS
CAPUCHINOS
(AVES: SPOROPHILA)

Juan I. Avela



**SISTEMÁTICA &
ESPECIACIÓN EN LOS
CAPUCHINOS
(AVES: *SPOROPHILA*)**

Juan I. Areta



FACULTAD DE CIENCIAS
NATURALES Y MUSEO
Biblioteca

**Tesis Doctoral
en
Ciencias Naturales**

Director: Jorge I. Noriega
Co-director: Rolando Rivera



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**La Plata
2010**

A los que me hicieron de su sangre y su alma

*A todos los que vuelan
con plumas
con sueños
con cantos
con vida*

A Toto

*“Milonga pájaro soy,
y he nacido en libertad...”
Alfredo Zitarrosa*

AGRADECIMIENTOS



Nunca sospeché que hacer una tesis (o al menos esta tesis) implicara recorrer tantos espacios, tiempos, ideas y sentimientos. Este es un trabajo basado primordialmente en historia natural: los Capuchinos viven en la naturaleza, y es imposible intentar comprenderlos sin conocer su vida. Las pequeñas vidas que viven, rodeadas de pastizales, anegadas por el sol, cargadas de distancias y afinadas en escalas de viento, esconden la respuesta a preguntas que nadie ha formulado.

Muchas personas me acompañaron al campo y fueron compañía esencial para descubrir algo de la infinitud de secretos que los Capuchinos guardan: Hernán Povedano, Luis Pagano, Palito Jensen, Diego Isaldo, Leticia Haudemand, Solana Vila Moret, Violeta Gómez Serrano, Enrique “Cambá”, Joaquín Areta, Guadalupe Gárriz, Ingrid Holzmann, Vitor Piacentini, Erika Machado Costa Lima, Luís Fabio Silveira, Marcio Repenning, y Marcelo Pena Padua.

El trabajo con los cantos de los Capuchinos creció de manera increíble con los aportes de Marcio Repenning, Quillén Vidóz, Rosendo Fraga, Diego Monteleone, Álvaro Jaramillo, y Mark Pearman. Eduardo Iñigo-Elías, Greg Budney, Mike Andersen, Martha Fischer, Tammy Bishop, y Molly Brewton fueron esenciales durante mi visita al Cornell Lab of Ornithology, y Eduardo fue además el responsable de que pudiera visitar el laboratorio y aprovechar al máximo mi tiempo allá. Finalmente, quiero agradecer al espíritu naturalista siempre presente de Paul Schwartz: un hombre admirable que no pudo despertar más admiración antes de partir, pero cuyas grabaciones de pájaros continúan llevando lo mejor de sí a través del tiempo.

La investigación en los países vecinos fue posible gracias a numerosos amigos y colegas de Brasil (Vitor Piacentini, Edson Guilherme, Erika Machado Costa Lima, Carla Suertegaray Fontana, Giovanni y Aline Nachtigall Maurício, Márcio Repenning, Marcelo Pena Padua, y Mario Freeland), Bolivia (Bennett Hennessey, Sebastian Herzog, y Quillén Vidoz), y Uruguay (José Carlos Mazulla, Santiago Claramunt y Joaquín Aldabe). Agradezco muy especialmente a Márcio Repenning por confiar sus grabaciones, fotografías y datos aún no publicados de ‘os cablequines de os Campos de Cima da Serra’, y por compartir el trabajo de campo en las serranías gaúchas. La logística de varios viajes a la Ea. Rincón del Socorro fue sólo posible gracias a la ayuda de Sebastián Cirignoli.

La revisión de los especímenes de museo de Capuchinos no hubiera sido posible sin la colaboración de Sylke Frahnert (ZMB), Jean-François Voisin y Anne Préviate (MNHN), Laurent Lachaud (Muséum d'Histoire Naturelle de Bordeaux), Thomas Schulenberg (Cornell Lab of Ornithology), Robin Restall (COP), José Tello y Paul Sweet (AMNH), Gisela Bahler (MAS), Ada Echevarría (IML), Kristof Zyskowski (YPM), Joaquín Aldabe (MHNM), Juan Klimaitis (MOBbsas), John Bates (Chicago Field Museum), Bernd Nicolai (MH), Nathan Rice (ANSP), Stephen Rogers (CM), y Luís Fabio Silveira (MZSP). Las contribuciones bibliográficas de José de León (YPM), Luís Fabio Silveira, José Fernando Pacheco, Mike Bruford, Willy Soave, Diego Montalti, Marcelo Bettinelli, Robin Restall, Manuel Nores, Rosendo Fraga, y Stefan Kreft fueron esenciales para el desenvolvimiento de este estudio.

El apoyo económico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, el François Vuilleumier Fund, y las Collection Study Grants y Chapman Grants del American Museum of Natural History permitieron el trabajo de campo y de museo.

Varios cazadores de Capuchinos compartieron su vasta experiencia de campo conmigo: para ellos un agradecimiento anónimo como muestra de confianza recíproca, y un pedido de cese de cacería de estas pequeñas bestias. Pocho Ferro, Miguel Ángel Roda y Bernabé López-Lanús colaboraron en el campo y con sus datos de los Capuchinos de Buenos Aires, y Hugo Ferrari lo hizo en Santa Fé. José Carlos Mazulla compartió su conocimiento de los Capuchinos del Uruguay, y Ricardo Climaco de los Caboclinhos de Brasil. Daniel Almirón, Sofía Wasyluk, Patricia Capllonch, Diego Ortiz, Pedro Blendinger, Ricardo Clark, y Daniel Blanco contribuyeron algunos datos propios de distribución de Capuchinos.

Jorge Noriega y Paula Campos, junto a Joaco y Nico, dieron techo, y alimentaron el espíritu y la barriga de los esporos y del autor en Diamante: ellos, y yo se los agradecemos profundamente.

Agradezco a Lee Bersano, Arthur Grosset, Marcio Repenning, Carlos “Yuyito” Figuerero, James Lowen, Paul Smith, Silvia Vitale, Violeta Gómez Serrano, Lorenzo Calcaño y A. d’Affonseca por las fotografías. Los mapas fueron realizados por Z.Z. Joroscho (alias Betina Zucchini), y las distribuciones fueron mapeadas con la ayuda de Luis Pagano. Dos ilustradores de calidad superior, Luis Pagano y Aldo Chiappe, dan vida en sus ilustraciones a los pájaros que llenan las páginas de esta tesis.

Quiero expresar mi deuda intelectual y emocional a los grandes ornitólogos que dedicaron su pasión y sabiduría para entender y amar a los *Sporophila*, sumergiéndose en el laberinto infinito de su taxonomía y sus variaciones: Jean Cabanis, Carolo Luciano Bonaparte, Ludwig Sclater, Richard Bowdler Sharpe, Charles Hellmayr, Rodolphe Meyer de Schauensee, Helmut Sick, y Paul Schwartz.

Mateo Zelich, el primer estudioso de “las *Microsporophila*” en la naturaleza, fue una fuente constante de inspiración para el desarrollo de esta tesis: su vehemencia y sus relatos traídos de otro mundo hicieron que lo imposible fuera posible, y que esta tesis viera la luz luego de eones de oscuridad. Robin Restall compartió en todo momento su pasión por los *Sporophila* y apoyó incondicionalmente este trabajo de distintas maneras a lo largo del tiempo: con discusiones sobre hibridación, variación en plumajes, mediciones de especímenes, bibliografía, ilustraciones y la insistencia en la necesidad de realizar un estudio verdaderamente comparativo en los Capuchinos.

A los móviles que hicieron posibles las campañas: la camio (esporo cinnamomea) una máquina a la que “le gusta tomar”, el falcon del centro (esporo plumbea) que fue cama e impulso inicial entre medio de infinidad de Mistos y un mar de pastos sin Capuchinos, el troncomóvil (esporo pedomórfico o joven, difícil decir!), veloz y nocturno compañero final en los intentos por refutar el proceso iterativo, las movilidades bolivianas y demás cuadrúruedas.

El apoyo de mi director, Jorge Noriega, fue imprescindible durante todo el desarrollo de esta tesis. Sus palabras de aliento en el momento justo, los ajustes de clavijas flojas, la pasión pincharrata, y su visión de conjunto del sistema científico me mantuvieron atento a lo largo de un camino, no siempre claro, pero finalmente nítido.

Los tres miembros del jurado de esta tesis Rosendo Fraga, Jorge Marone y Roxana Aramburú, la evaluaron cordial y justamente, por lo que les agradezco.

Mi rudimentario e incipiente alemán no hubiera siquiera existido de no ser por el apoyo de Mecky Holzmann, Marta Ferrari y Kurt Holzmann, y los mundos de Müller, Cabanis, Burmeister, Pelzeln/Natterer, Hellmayr, Sick y Sabel hubieran permanecido ocultos a mis ojos sin su apoyo constante para develar estos escritos. Al monumental esfuerzo de estos precursores germánicos dedico el *zusammenfassung*, estoicamente escrito por Kurt.

Agradezco a mis amigos, que de mil maneras distintas son culpables de esta tesis: Palito Jensen, Lui Pagano, Kini Roesler, Emo Jordan, Jose Segovia, Ale Bodrati, Kristina Cockle, Fede Kacoliris, Pablo Grilli, Patrick Gado, Violeta Gómez Serrano, y Hernán Povedano. Al Dari, por estar siempre presente.

Le quiero dar las gracias a mi vieja, por hacerme terco y narigón y por darme su amor desde siempre, y a mi viejo, por darme algo que perdura más allá del claroscuro de las distancias.

A mis abus, por alimentarme con recuerdos en blanco y negro y con el color de sus mimos desde que tengo memoria.

A mis hermanos, manos de este barro que soy, gotas del río que recorremos.

A mis diminutos y grandiosos sobrinos, tres pequeños ejemplos de sonrisa perpetua y avidez por el mundo.

A mi Chinita, hrutita orientala, por ponerle un cascabel a cada día de mi vida y mostrarme mundos paralelos de erizos que hablan, de golondrín sobre una cabeza, de mariposas azules de verano, y de gordinis con nombre.

A los Capuchinos por mostrarme su belleza.

ÍNDICE



AGRADECIMIENTOS	4
ÍNDICE	6
Resumen (Castellano)	9
Abstract (Inglés)	10
Zusammenfassung (Alemán)	11
INTRODUCCIÓN	12
Objetivos y grupo de estudio	29
MATERIALES Y MÉTODOS	31
Sitios de estudio y trabajo de campo	31
Morfología	31
Plumajes	31
Morfometría	32
Vocalizaciones	32
Uso de hábitat	33
Migración y distribución geográfica	37
Bases conceptuales	40
La especie como categoría, taxón y entidad biológica	40
La especie como categoría	40
La especie como taxón	40
La especie como entidad biológica	40
Conceptos de especie, forma y morfo	42
Especie	42
Forma	42
Morfo	43
Base hipotético-deductiva y evaluación de límites de especie	43
Tratamiento taxonómico	46
RESULTADOS	47
Morfología	47
Plumajes	47
Plumajes en machos	47
Bloques de coloración	47
Variación de intensidad	48
Variación geográfica/subespecies	49
Adquisición del plumaje adulto/eclipse/reproductivo	50
Presumibles híbridos naturales	51
Híbridos en cautiverio	53
Plumajes de hembras y juveniles	54
Morfometría	61

Vocalizaciones	63
Vocalizaciones de machos	63
Homologías y generalidades	63
Tipos de nota por forma	64
Casos especiales	68
Superposición espacial y sintopía de regiolectos	68
Vocalizaciones de hembras	69
Vocalizaciones de jóvenes	69
Uso de hábitat	100
Uso de hábitat (territorialidad y cría)	100
Uso de hábitat (migración e invernada)	103
Uso de hábitat (forrajeo)	104
Distribución geográfica y migración	107
Distribución geográfica	107
Detalles por forma	107
Registros distribucionales a confirmar	107
Patrones biogeográficos generales	108
Migración, desplazamiento y agregaciones	109
Bandos mixtos migratorios	109
Agrupamientos invernales/no reproductivos	109
Voces y migración	110
Polimorfismo migratorio	111
Tiempos de la migración en el Grupo <i>ruficollis</i>	112
Tenacidad al sitio de cría	113
DISCUSIÓN	119
Sistemática y taxonomía	119
Límites de los sistemas de reconocimiento	123
Otros conceptos de especie	123
Tratamiento taxonómico	124
Polimorfismo	125
Híbridos y variabilidad	126
Hibridación y evolución	128
Vocalizaciones	130
Segregación ecológica	133
Distribución geográfica y migración	134
Bandadas mixtas, ecología y evolución	136
Patrón y proceso en la diferenciación de los Capuchinos	139
Patrón iterativo y proceso iterativo	139
Patrón iterativo	139
Proceso iterativo	139
Modularidad y genética de la iteración	140
Origen y geografía de la iteración	141
Hipótesis filogenética	143
Modelo de diversificación/especiación	146
Diversificación/especiación mediante aprendizaje	148
1) Improntado sexual	149
2) Improntado de hábitat	150
3) Colonización de nuevos hábitats	151
4) Modificación de cantos y plumajes	152
Consideraciones sobre diversificación/especiación mediante aprendizaje	152

Geografía de la diversificación	153
Refuerzo y estructura poblacional	155
Radiación en los Capuchinos	156
Barreras reproductivas entre formas	158
La especie no todo es	160
Secuencia taxonómica	161
CONCLUSIÓN	165
BIBLIOGRAFÍA	167
Apéndice 1 – Especímenes de museo examinados	178
Apéndice 2 – Grabaciones de vocalizaciones de machos	179
Apéndice 3 – Datos de uso de hábitat	181
Apéndice 4 – Descripciones originales	182

RESUMEN – Sistemática y evolución en los Capuchinos (Aves: *Sporophila*) – Los Capuchinos (*Sporophila* spp.) constituyen un grupo formidable de pequeños semilleros del Neotrópico. En este trabajo presento evidencia de la existencia de 16 formas diagnosticables de Capuchinos: Grupo A (*S. castaneiventris*, *S. melanogaster* y *S. "xumanxu"*), Grupo B (*S. minuta*), Grupo C (*S. hypoxantha*, *S. "uruguayana"*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. ruficollis*, *S. "caraguata"*, *S. palustris* y *S. "zelichi"*) y Grupo D (*S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, *S. pileata* y *S. "andorinha"*). Las hembras de todas las formas son muy similares en sus tonos pardoamarillentos, y son idénticas para la visión humana en el Grupo C (Grupo *ruficollis*). Los coloridos machos de estas formas responden a un modelo común de diseño (bauplan) con los siguientes bloques de plumaje: capucha, mejillas, nuca, espalda, rabadilla, garganta, vientre y flancos. Los miembros de espalda gris de las parejas *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. hypochroma/S. cinnamomea*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, *S. nigrorufa/S. bouvreuil* y *S. pileata/S. "andorinha"* pueden ser convertidos en los miembros de espalda coloreada mediante la aplicación de un algoritmo de transformación de patrón de reflexión ventrodorsal, donde "cuando la nuca tenga el mismo color que la garganta, la espalda y rabadilla tendrán el mismo color que el vientre". Los miembros de las parejas *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"* y *S. pileata/S. "andorinha"* son indistinguibles en vocalizaciones y hábitat reproductivo, y cada pareja debe ser reconocida como una especie distinta (especies macho-dimórficas). Los miembros de las parejas *S. hypochroma/S. cinnamomea* y *S. nigrorufa/S. bouvreuil*, así como *S. castaneiventris* y *S. minuta* son considerados especies distintas por sus diferencias en vocalizaciones y hábitat reproductivo (especies macho-monomórficas). Alternativamente, basado solamente en la falta de diferencias genéticas, es posible sugerir que las formas del Grupo *ruficollis* son parte de una única especie ultrapolimórfica. El patrón iterativo puede deberse a un proceso iterativo que ocurriría repetidamente en la evolución de los Capuchinos, generando las formas observadas. El patrón iterativo, los datos de historia natural y en menor medida la evidencia molecular, sugieren un esquema filogenético para todas las formas. Las vocalizaciones de las formas ampliamente distribuidas mostraron variación geográfica estructurada en regiolectos y, las formas con información previa, mostraron variación temporal en cronolectos. Las formas ampliamente distribuidas mostraron variación geográfica en uso de hábitat de cría en alopatria, y divergencia en uso de hábitat de cría con respecto a otras formas en simpatria. Las formas no se segregan en uso de hábitat durante el invierno ni en migración. Propongo un modelo de diversificación en cuatro pasos: 1) improntado sexual, 2) improntado de hábitat, 3) colonización de nuevos hábitats y 4) modificación de cantos y plumajes. Este modelo es consistente con los patrones de asociación morfología-voce-hábitat encontrados y con la falta de diferenciación genética en los Capuchinos del Grupo *ruficollis*, y es aplicable a los casos de diferenciación en simpatria (sin sintopía), alopatria y parapatria en todos los Capuchinos. La evolución de los Capuchinos parece haber ocurrido concomitantemente con sus movimientos migratorios y con cambios en la disposición espacial de sus hábitats de cría preferidos. La diferenciación de las formas involucradas en la radiación evolutiva de los Capuchinos ocurrió con poca divergencia genética, cambios en los parches de color de los patrones de plumaje de los machos, divergencias en uso de hábitat y voces, pero escaso cambio morfológico en tamaño y forma. Especialmente en el Grupo *ruficollis*, las limitaciones al libre intercambio genético entre las formas de Capuchinos parecen ser exclusivamente pre-apareamiento y no post-apareamiento. El límite al flujo genético entre formas, estaría dado porque las distintas formas, y sus morfós correspondientes, se reproducirían preferentemente entre sí de acuerdo a sus vocalizaciones, hábitat preferido y plumajes, y no por incompatibilidades genéticas intrínsecas entre las diferentes formas o por algún tipo de problema derivado de características en los híbridos. Aún si las formas hibridizan regularmente, las diferencias en hábitat, plumaje y voces se mantienen a lo largo del tiempo, y justifican el reconocimiento de especies macho-dimórficas y especies macho-monomórficas dentro de los Capuchinos. Es necesario poner minuciosamente a prueba el rol de la hibridación en la diferenciación y generación de morfologías en los Capuchinos y la importancia del aprendizaje de voces, plumajes y características de hábitat en la segregación de formas.

Palabras clave: Capuchinos, especiación/diversificación, especies, formas, morfós, patrón iterativo, proceso iterativo, radiación evolutiva, *Sporophila*, uso de hábitat, vocalizaciones

ABSTRACT – Systematics and speciation in the Capuchinos (Aves: *Sporophila*) – The Capuchinos (*Sporophila* spp.) constitute a formidable group of small Neotropical finches. In this work I present evidence on the existence of 16 dignosable forms of Capuchinos: Group A (*S. castaneiventris*, *S. melanogaster*, and *S. "xumanxu"*), Group B (*S. minuta*), Group C (*S. hypoxantha*, *S. "uruguayana"*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. ruficollis*, *S. "caraguata"*, *S. palustris*, and *S. "zelichi"*), and Group D (*S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, *S. pileata*, and *S. "andorinha"*). The brownish and yellowish females look much alike in all the forms, and are identical to human vision in Group C (*ruficollis* group). The colorful males of these forms share a common design model (bauplan), where the following plumage blocks can be identified: cap, cheeks, nape, back, rump, throat, belly and flanks. The gray-backed members of the pairs *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. hypochroma/S. cinnamomea*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, *S. nigrorufa/S. bouvreuil*, and *S. pileata/S. "andorinha"* can be transformed into the color-backed members through the application of a ventro-dorsal reflexion transformation pattern, where "when the nape has the same color of the throat, the back and rump will have the same color of the belly" The members of the pairs *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, and *S. pileata/S. "andorinha"* are indistinguishable in vocalizations and breeding habitat, and each pair must be recognised as a distinct species (male-dimorphic species). The members of the pairs *S. hypochroma/S. cinnamomea*, and *S. nigrorufa/S. bouvreuil*, as well as *S. castaneiventris* and *S. minuta* are each considered a different species due to their differences in vocalizations and breeding habitat (male-monomorphic species). Alternatively, based only in the lack of genetic differences, the forms of the *ruficollis* group could be considered a single ultrapolymorphic species. The iterative pattern could stem from the existence of an iterative process occurring repeatedly in the evolution of the Capuchinos, generating the known plumage forms. The iterative pattern, natural history data, and molecular evidence, suggest a phylogenetic scheme for all the forms. The vocalizations of widespread forms displayed geographic variation structured in regiolects, and those forms with previous information, evidenced temporal variation in cronolects. The widespread forms showed geographic variation in breeding habitat use in allopatry, and divergence in breeding habitat use with other forms in simpatry. The forms are not segregated by habitat use during migration and winter. I propose a four-step diversification model: 1) sexual imprinting, 2) habitat imprinting, 3) colonization of new habitats, and 4) modification of songs and plumages. This model is consistent with the morphology-voices-habitat association patterns uncovered, and with the lack of genetic differentiation in the Capuchinos of the *ruficollis* group, and is widely applicable to cases of sympatric (non-syntopic), allopatric, and parapatric differentiation in all the Capuchinos. The evolution of the Capuchinos apparently occurred in association with their migratory movements and with shifts in the spatial distribution of their preferred breeding habitats. The differentiation of the forms involved in the evolutionary radiation of the Capuchinos occurred with little genetic divergence, changes in the color of male plumage patches, divergence in habitat use and vocalizations, but little morphological change in size and shape. Especially in the *ruficollis* group, the limitations to free genetic exchange between forms seem to be exclusively premating and not postmating. The limit to genetic flux between forms (with their respective morphs) seems to be prevented by assortative mating based on vocalizations, preferred habitat and plumages, and not due to intrinsic incompatibilities between forms or any problem derived from hybrid features. Even if the forms hybridize regularly, the differences in habitat, plumage and voices are maintained through time, and support the recognition of male-dimorphic and male-monomorphic species within the Capuchinos. It is necessary to test in fine grain the the role of hybridization in the differentiation and generation of morphologies in the Capuchinos, and the importance of the learning of vocalizations, plumages and habitat features in the segregation of the forms.

Keywords: Capuchinos, evolutionary radiation, forms, iterative pattern, iterative process, morphs, speciation/diversification, species, *Sporophila*, habitat use, vocalizations.

ZUSAMMENFASSUNG – Systematik und Artenbildung in dem Kapuziner (Aves: *Sporophila*) –

Die Kapuziner (*Sporophila* spp.) stellen eine sehr beachtliche Gruppe kleiner Samenesser in der Neotropik dar. In dieser Arbeit gebe ich Zeugnis der Existenz von 16 erkennbaren Formen von Kapuzinern: Gruppe A (*S. castaneiventris*, *S. melanogaster* und *S. "xumanxu"*), Gruppe B (*S. minuta*), Gruppe C (*S. hypoxantha*, *S. "uruguayana"*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. ruficollis*, *S. "caraguata"*, *S. palustris* und *S. "zelichi"*) und Gruppe D (*S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, *S. pileata* und *S. "andorinha"*). Die Weibchen all dieser Formen sind sehr ähnlich untereinander, in ihren braungelben Tönungen und was die Gruppe C (Gruppe *ruficollis*) anbetrifft, für das menschliche Auge identisch. Die farbenkräftigen Männchen dieser Formen entsprechen einem gemeinsamen Zeichnungsmodell (Bauplan), mit folgenden Gefiederzonen: Kapuze, Wangen, Nacken, Rücken, Bürzel, Kehle, Bauch und Seitenflächen. Die graurückigen Zugehörigen zu den Pärchen *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. hypochroma/S. cinnamomea*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, *S. nigrorufa/S. bouvreuil* und *S. pileata/S. "andorinha"* können in Zugehörige mit farbigen Rücken verwandelt werden, mittels einer Veränderungsregel auf Grund der Bauch – Rückenspiegelung, nach der, wenn der Nacken die selbe Farbe wie die Kehle hat, der Rücken und Bürzel gleich mit dem Bauch ist. Die Zugehörigen der Pärchen *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, und *S. pileata/S. "andorinha"* sind unmöglich zu unterscheiden, was Gesang und Fortpflanzungsgebiet anbetrifft und jedes Paar muss als verschiedene Art erkannt werden (Arten mit zwei verschiedenen Männchenalternativen). Die Zugehörigen zu den Pärchen *S. hypochroma/S. cinnamomea*, und *S. nigrorufa/S. bouvreuil* sowie *S. castaneiventris* und *S. minuta* werden als verschiedene Arten betrachtet, auf Grund ihrer Unterschiede in Gesang und Fortpflanzungsgebiet (Arten mit einer einzigen Männchenalternative). Wenn man sich, andererseits, ausschließlich auf das Fehlen genetischer Unterschiede stützt, wäre es eventuell möglich anzunehmen, die Formen der Gruppe *ruficollis* seien Teile einer einzigen, extrem vielförmigen Art. Die Schematik der wiederholten Änderungen könnte auf einen oft wiederholten Wandlungsprozess bei der Entwicklung der Kapuziner zurückgeführt werden, der die heute zu beobachteten Formen verursacht hat. Die Schematik der wiederholten Änderungen, die naturwissenschaftlichen Daten und, in geringeren Maße, die molekularen Erkenntnisse deuten hin auf ein genetisch orientiertes Schema, für alle Formen. Die Gesangsformen der stark verbreiteten Arten zeigten eine Variation, die geographisch strukturiert ist nach Regionen und für die Arten mit bestehender Information, zeitabhängig nach Perioden. Die stark verbreiteten Arten zeigten eine geographische Variation mit getrennten Fortpflanzungsgebieten, in Abweichung von anderen Arten mit geselliger Nutzung der Fortpflanzungsgebiete. Die Arten sondern sich nicht ab bei der Verteilung des Lebensraumes, weder im Winter, noch bei den jährlichen Zügen. Ich schlage ein Modell zur Unterscheidung in 4 Schritten vor: 1) geschlechtliche Merkmale, 2) Lebensraumbedingungen, 3) Besiedlung neuer Lebensräume, 4) Veränderungen in Gesang und Gefieder. Dieses Modell bestätigt sich durch die gefundenen Richtlinien für Abhängigkeit von Körperform, Stimmen und Lebensraum, sowie den Mangel an genetischen Unterschieden bei den Kapuzinern der Gruppe *ruficollis* und ist anwendbar bei der Notwendigkeit der Unterscheidung aller Kapuziner, sei es bei gebietsgleichem Zusammenleben (nicht auf Kleinraum bezogen), sei es bei nicht gebietsgleichen Zusammenleben, oder Nebeneinanderleben. Die Entwicklung der Kapuziner scheint sich im Einklang mit ihren Wanderungen und den Änderungen der gebietsmäßig vorgezogenen Fortpflanzungsorte ergeben haben. Die Unterschiedlichkeit der mit der Entwicklung der Kapuziner verbundenen Formen, geschah mit geringer genetischer Unterschiedlichkeit, mit Wechseln der Farbflecke im Gefieder der Männchen, Änderungen der Nutzung des Lebensraumes, sowie der Stimmen, aber spärlichen Varianten der Gestalt, was Größe und Form anbetrifft. Besonders in der Gruppe *ruficollis* bestehen die Begrenzungen eines freien genetischen Austausches zwischen den Formen der Kapuziner, scheinbar ausschließlich vor der Paarung und nicht danach. Die Grenze des genetischen Flusses unter den Formen wäre nur gegeben, weil die verschiedenen Formen und entsprechenden Gestalten, sich vorzugsweise unter sich fortpflanzen, im Einklang mit ihren Stimmen, gewünschtem Lebensraum, sowie Gefieder und nicht wegen genetischer Unvereinbarkeit zwischen den verschiedenen Formen oder irgend einem, auf Kreuzungen zurückzuführendem Problem. Auch wenn sich die Formen regelmäßig kreuzen, bleiben die Unterschiede in Lebensraum, Gefieder und Gesang über die Zeiten erhalten und rechtfertigen die Erkenntnis von Arten unter den Kapuzinern, mit zwei Männchenvarianten, sowie solchen mit einer einzigen. Es ist notwendig, sehr gründlich die Rolle der Kreuzung, bei der Unterschiedlichkeit und Veränderung der Gestalt der Kapuziner zu prüfen, sowie die Wichtigkeit des Lernens von Gesang, des Gefieders und der Beschaffenheit des Lebensraumes in der absondern des Formen.

Schlüsselwörter: Arten, Artenbildung/Verschiedenen, evolutionär Strahlung, Formen, Gesang, Kapuziner, Lebensraum, Männchenalternative (morph), *Sporophila*, wiederholten Schema, wiederholten Wandlungsprozess.

INTRODUCCIÓN



“Las hembras visten de colores constantes diversos de los machos, que los tienen muy variables; por cuyo motivo Nosedá y yo los hemos descrito varias veces como especies diversas quando no teníamos suficientes conocimientos” (Azara 1802)

Los pastizales y áreas abiertas del Neotrópico tienen la buena fortuna de ser el hogar de un grupo excepcionalmente bello de pequeños pájaros amantes de las semillas: los *Sporophila*. El género *Sporophila* es muy especioso en comparación a la mayoría de los géneros de Passeriformes Oscines Neotropicales. En la actualidad se reconoce la validez de unas 30 especies, típicamente con picos cortos y gruesos aptos para abrir las semillas que constituyen la principal parte de su dieta, y caracterizadas por sus coloridos machos de voces melodiosas y hembras pardo-amarillentas (de Schauensee 1952, Armani 1985, Ridgely & Tudor 1989, Ouellet 1992).

La sistemática y clasificación de los *Sporophila* (Cabanis 1844), ha sido históricamente conflictiva tanto a nivel específico como a nivel de variantes geográficas e incluso a nivel genérico (Tabla 1, Swainson 1827, Wied 1830, Bonaparte 1850, Cabanis 1851, Pelzeln 1871, Sclater 1871, Sharpe 1888, Salvadori 1895, Hellmayr 1904, 1938, de Schauensee 1952, 1966, 1970, Sick 1962, Collins & Kemp 1976, Clark 1986, Ouellet 1992, Ridgway 1901, Sabel 1990, Stiles 2004). Se conocen diversos híbridos dentro del género y entre especies de *Sporophila* con otros géneros (Lordello 1957, Sick 1963, 1997, Short 1969, Sabel 1990, Ouellet 1992), y zonas híbridas (Olson 1981a, b), se ha propuesto la existencia de especies crípticas (Restall 2002), y de formas pedomórficas (Sick 1967, 1968, Areta 2009). El crisol de complejidades evolutivas y taxonómicas que representan estos diminutos semilleros del Neotrópico es difícil de igualar en todo el imperio de las aves.

El grupo de los Capuchinos o Caboclinhos constituye un sub-grupo dentro del género *Sporophila* (Figuras 11-14) y ha estado tradicionalmente constituido por 12 especies (Narosky & Yzurieta 1987, de la Peña 1989, *Grupo G* de Ridgely & Tudor 1989, *Tipo IV* de Ouellet 1992, Sick 1997). Adicionalmente, como parte del desarrollo de esta tesis presento cuatro formas no formalmente descritas pero que, de acuerdo a los criterios tradicionales de nominación de taxa dentro del grupo, podrían ser

reconocidos como especies plenas (Figuras 11-14). Aunque no hay características morfológicas discretas diagnósticas de los Capuchinos, los machos de sus miembros en general pueden distinguirse de otros *Sporophila* por su pequeño tamaño, picos negros en época reproductiva, y colores grises, negros, blancos y en una diversa gama de tonos rufos y castaños en las partes ventrales y dorsales. Otra característica distintiva es la calidad de sus vocalizaciones sincopadas, irregulares y complejas, que permiten instantáneamente separar a los miembros de los Capuchinos de otros *Sporophila* en la naturaleza. Los datos de secuencias de ADNmit, corroboran la holofilia de este agrupamiento (Lewis 1997, Lijtmaer et al. 2004).

El patrón de coloración de los Capuchinos está conformado por bloques discretos de plumajes con diferencias cromáticas (Figuras 11-14, Tabla 2). El bloque invariable es el de la capucha grisácea (i.e., gris o negra), las variaciones en el resto de ellos siendo utilizadas tradicionalmente para distinguir especies (Sclater 1871, Hellmayr, 1904, 1938, de Schauensee, 1952, Ouellet 1992). Es posible subdividir a los Capuchinos en grupos de acuerdo a la naturaleza y cantidad de bloques de coloración que presentan sus formas. El Grupo A está compuesto por *S. castaneiventris* y *S. melanogaster*, que poseen los flancos y el dorso, incluyendo la rabadilla, completamente grises, e incluye a *S. "xumanxu"* (Figuras 11-14). El Grupo B incluye únicamente a *S. minuta* caracterizado por su dorso y mejillas grises y rabadilla coloreada (Figuras 11-14), presentando características tanto del grupo anterior como el siguiente. El Grupo C (Grupo *ruficollis*) incluye a *S. hypoxantha*, *S. "uruguayana"*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. palustris*, *S. zelichi*, *S. ruficollis* y *S. "caraguata"*, caracterizados por sus mejillas coloreadas, boina (y espalda) gris y rabadilla coloreada (Figuras 11-14). El Grupo D, incluye a *S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, *S. pileata* y *S. "andorinha"*, con boina negra y rabadilla coloreada (Figuras 11-14). Las cuatro formas que no han sido descritas aún en la literatura son las denominadas informalmente como *S. "caraguata"*, *S. "uruguayana"*, *S. "xumanxu"* y *S. "andorinha"*. Excluyo explícitamente del grupo de los Capuchinos a *S. telasco* y *S. insulata* (Grupo F de Ridgely & Tudor 1989, Grupo V de Ouellet 1992), dos formas quizás cercanamente relacionadas con los verdaderos Capuchinos, pero que son tan diferentes en plumajes (dorsos estriados, bajo vientre y base de la cola blanca) y vocalizaciones (notas repetitivas ásperas en *S. telasco* y similares en *S. insulata*) como para poder ser excluidas sin riesgo de transformar a los Capuchinos en un grupo no natural (ver Salaman 1995, de las Casas 2004, Stiles 2004, Restall et al. 2006).

Las hembras de los Capuchinos son muy difíciles de separar entre sí, y las hembras del Grupo *ruficollis* son indistinguibles entre sí en base a inspecciones visuales a campo y de especímenes. Una hembra de cualquiera de ellas luciría a simple vista como la que se observa en la Figura 12. Las hembras de los otros grupos de especies de Capuchinos, pueden distinguirse en base a sutiles diferencias de plumaje (Hellmayr 1904, 1938, de Schauensee 1952, Sick 1997, obs. pers.), pero es posible que muchas hembras no puedan ser identificadas hasta el nivel de especie, sino solamente hasta determinar su pertenencia a uno u otro de los cuatro grupos delineados, basados en exámenes macroscópicos de sus plumajes.

El nombre vulgar de Capuchinos hace alusión a la similitud de su capucha con la tonsura de los monjes capuchinos, de manera parecida al término alemán Pfäffchen (pequeños monjes; aplicado en realidad a todos los *Sporophila*), mientras que el portugués Caboclinho (pequeño caboclo: producto de la cruce de nativo de piel oscura con invasor de piel blanca) hace alusión a sus tonalidades rufas, al igual que el argentino Coloradito. Otros nombres como Paraguayitos (en referencia a su procedencia geográfica [en realidad como parte de su ruta migratoria]), y Chilenitos (un nombre difícil de justificar) son menos utilizados. Quizás la primera mención de un agrupamiento informal similar a los Capuchinos, fue el grupo *Pyrrhomelanae* (dentro del género *Spermophila* Swainson 1827) bajo cuya diagnosis “*Minutae: cinereo-rufae*” (Bonaparte 1850: 495), se incluían varias de las especies consideradas como Capuchinos en la actualidad. Igualmente, los “*Spermophilæ pyrrhomelanæ*” (Sclater 1871: 2) incluyen casi en su totalidad especies de Capuchinos.

El status taxonómico de las formas de Capuchinos que difieren en sólo uno o dos bloques de coloración es muchas veces dudoso, y suele basarse en interpretaciones subjetivas sobre la semejanza en sus patrones de coloración y en interpretaciones parciales de sus patrones biogeográficos (Short 1969, 1975, Narosky 1977, Ridgely & Tudor 1989). Pese a su importancia biológica, las voces no han sido prácticamente utilizadas para el actual delineamiento taxonómico de los Capuchinos (Schwartz 1975, Silva 1995, Areta 2008). Las diversas propuestas actuales e históricas sobre la sistemática a nivel de especie de los Capuchinos se sintetizan en la Tabla 1 (ver Hellmayr 1938 para listas sinonímicas y Ouellet 1992 para una breve síntesis de la historia clasificatoria del género). Los tratamientos más modernos tienden a aceptar en principio a todas las especies como válidas y a realizar los comentarios pertinentes para cada caso conflictivo pero sin apoyar una alternativa

frente a las demás propuestas (Ouellet 1992, Sick 1997, Silva 1999, Claramunt 2000, Lijtmaer et al. 2004).

Los Capuchinos son, en términos generales, sumamente dependientes de ambientes palustres y de pastizales nativos. Poseen movimientos locales, de media y de larga distancia, vinculados a su especialización alimenticia que consiste en comer semillas “del tallo en pie” (Schwartz 1975, Remsen & Hunn 1979, Silva 1999). Cuando las gramíneas locales agotan sus recursos alimenticios los organismos migran, en su mayoría a los extensos pastizales del Cerrado y el Pantanal en búsqueda de nuevas semillas en sus tallos (Lill 1974, Silva 1999). Los grandes bandos mixtos con diversas formas en variados plumajes, resultan muy conspicuos tanto en sus sitios de invernada como durante la migración (Azara 1802, Mitchell 1997, Sick 1997, Cestari 2006, Kirwan & Areta 2009).

Los métodos moleculares han alterado la posición filogenética del género *Sporophila* al hallar que no debían ser incluidos en su posición tradicional de semilleros (finches) dentro de los Emberizini sino más bien en el grupo de los fruteros-semilleros (tanager-finches) dentro del clado Thraupini (Lewis 1997, Klicka et al. 2000). Sin embargo, las relaciones filogenéticas dentro de los Capuchinos no han sido satisfactoriamente resueltas en dos trabajos especialmente enfocados en el género (Lewis 1997, Lijtmaer et al. 2004): el grupo dentro del cual el grado de resolución fue menor fue el de los Capuchinos y especialmente en el Grupo *ruficollis* (Figura I5). La forma de peine en los diagramas arborescentes de Lijtmaer et al. (2004), la diversidad de diagramas discordantes dentro de un esquema básico pectinado y el bajo soporte estadístico para los nodos propuestos indica a) falta de identidad genética de las formas y b) ausencia de parentescos claramente definidos entre las diferentes formas de Capuchinos. El fracaso del código de barras genético en dilucidar diferencias a nivel de especie (Kerr et al. 2009) muestra que los Capuchinos desafían los intentos simples de conocer su historia evolutiva solamente basados en datos moleculares, e invitan a concebir una metáfora derivada de la historia natural de los Capuchinos (Figura I6). Los resultados filogenéticos y de similitud genética derivados de datos moleculares, no son congruentes con las claras diferencias vocales y ecológicas recientemente reportadas entre varias formas (Areta 2008, Areta et al. en prensa, Areta & Repenning en prep.). Esta aparente contradicción entre los datos de historia natural y los datos moleculares podría deberse esencialmente a tres hechos diferentes. Primero, los Capuchinos pueden haberse especiados recientemente, y las

diferencias no haberse aún evidenciado en los genes estudiados. Segundo, metodologías inadecuadas en los estudios moleculares pudieron haber enmascarado diferencias reales. Tercero, los Capuchinos del Grupo *ruficollis* podrían comportarse realmente como una especie ultrapolimórfica con diferentes grados de aislamiento reproductivo entre diferentes formas, explicando así las similitudes genéticas (Areta 2008).

Debido a los patrones diversos de las distribuciones geográficas, a las similitudes morfológicas y colorimétricas entre algunas especies, a la similitud de las hembras y al escaso aporte de los datos moleculares, es imposible resolver los problemas de la sistemática de los Capuchinos con la información esencialmente morfológica con que se cuenta actualmente. Es esencial la obtención de nuevos datos morfológicos, ecológicos, comportamentales y genéticos para determinar el status de las formas y sus afinidades (Ouellet 1992).

FIGURA II-1. Fotografías de todas las formas de Capuchinos (*Sporophila*) reconocidas en este estudio. De izquierda a derecha, y de arriba hacia abajo: *S. castaneiventris* (A. d'Affonseca), *S. minuta* (L. Calcaño), *S. melanogaster* (M. Repenning), *S. "xumanxu"* (M. Repenning), *S. hypoxantha* (J.I. Areta), *S. "uruguayana"* (J.I. Areta), *S. hypochroma* (J.I. Areta) y *S. cinnamomea* (J. I. Areta).



FIGURA 11-2. Fotografías de todas las formas de Capuchinos (*Sporophila*) reconocidas en este estudio. De izquierda a derecha, y de arriba hacia abajo: *S. palustris* (C. Figuerero), *S. "zelichi"* (L. Bersano), *S. ruficollis* (C. Figuerero), *S. "caraguata"* (J.I. Areta), *S. nigrorufa* (A. Grosset), *S. bouvreuil* (A. Grosset), *S. pileata* (P. Smith) y *S. "andorinha"* (COBRAP).



FIGURA 12. Fotografías de hembras, pichones y jóvenes de varias de las formas de Capuchinos (*Sporophila*) reconocidas en este estudio. De izquierda a derecha, y de arriba hacia abajo: hembra de *S. "uruguayana"* (J.I. Areta), hembra de *S. "uruguayana"* (J.I. Areta), nido con pichones de *S. hypoxantha* (V. Gómez-Serrano), volantón de *S. ruficollis* (J.I. Areta), joven de *S. palustris* (J.I. Areta), joven de *S. cinnamomea* (J.I. Areta), joven de *S. ruficollis* (P. Smith), y joven de *S. "caraguata"* (C. Figuerero).

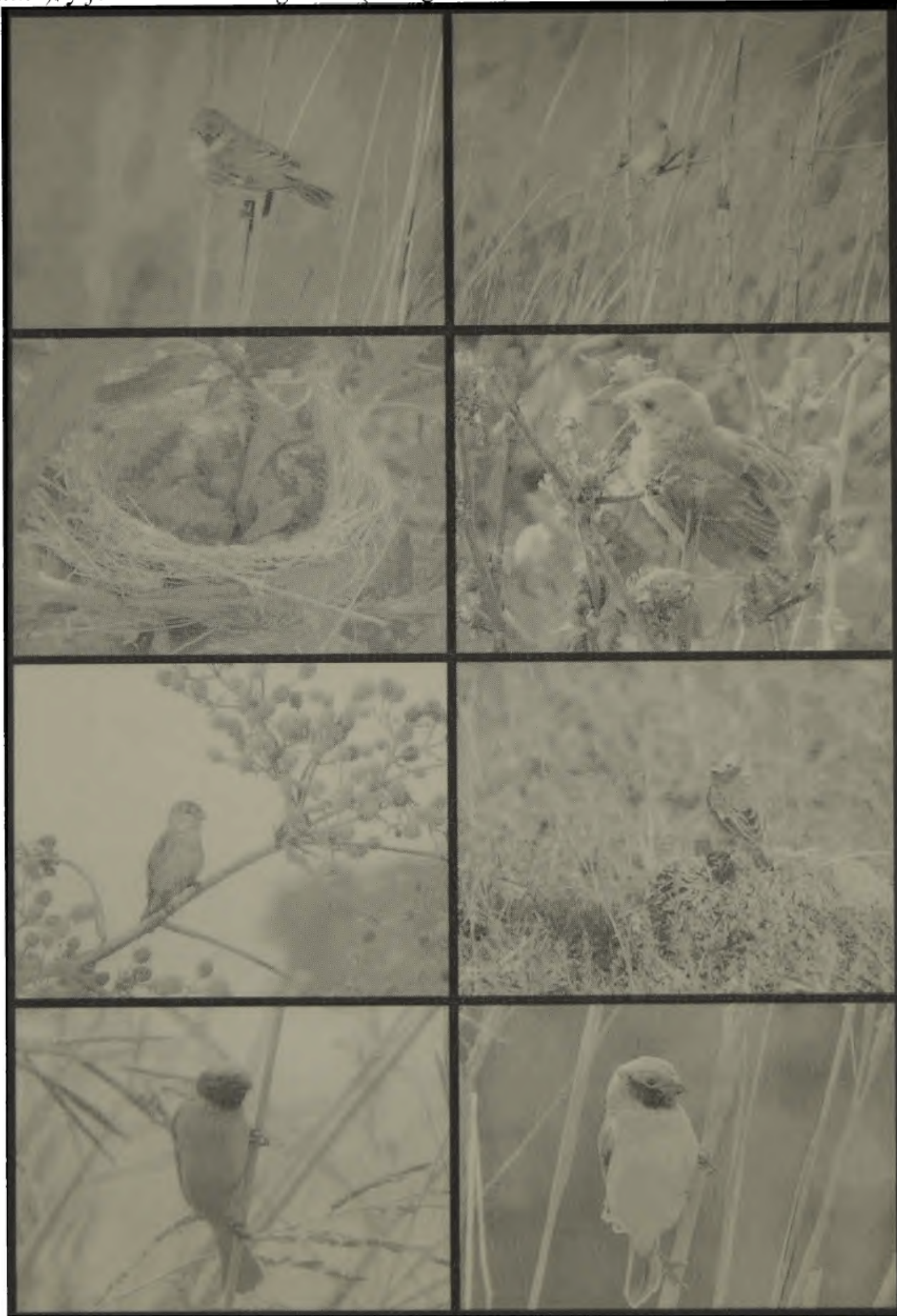


FIGURA 13. Esquema de rompecabezas del macho arquetípico de Capuchino mostrando los bloques/parches de plumaje (izquierda), y hembra de Capuchino del Grupo *ruficollis* (derecha).

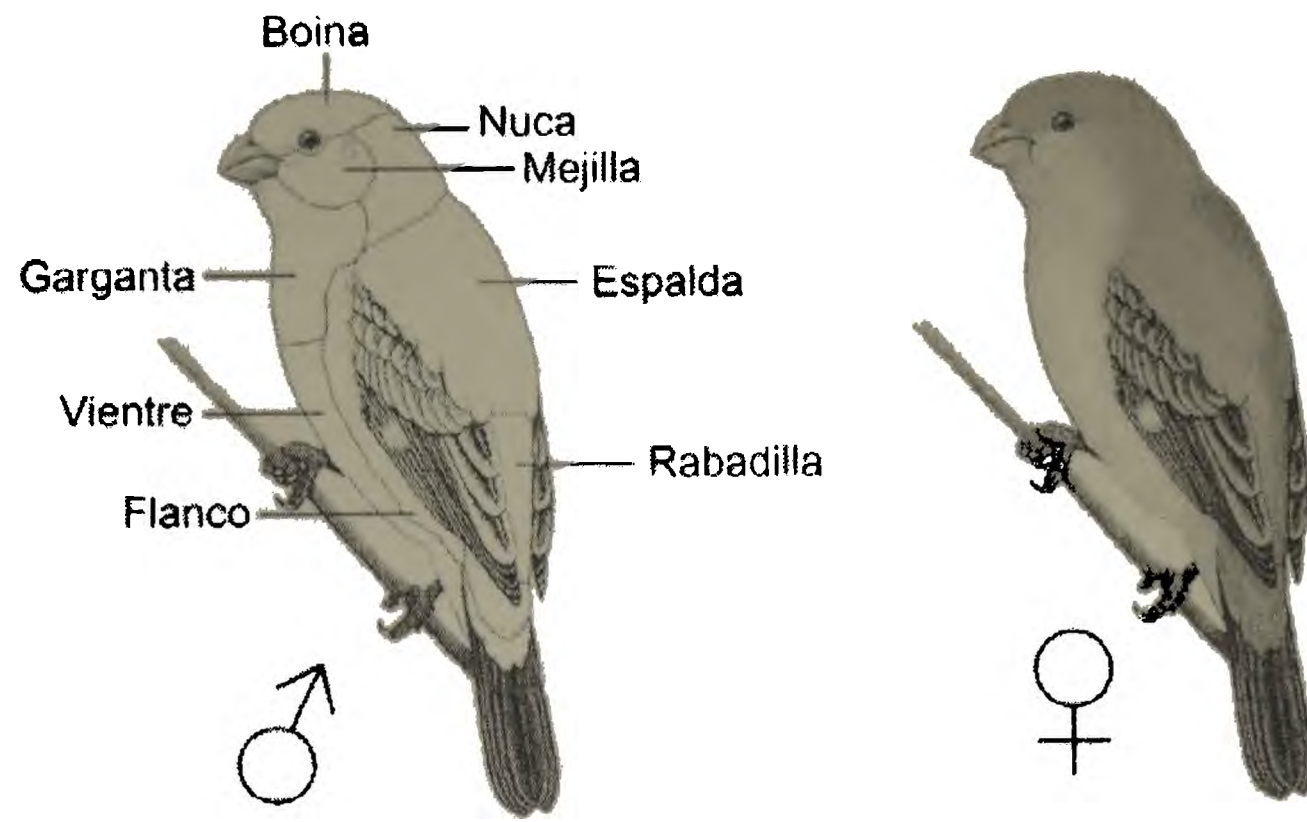
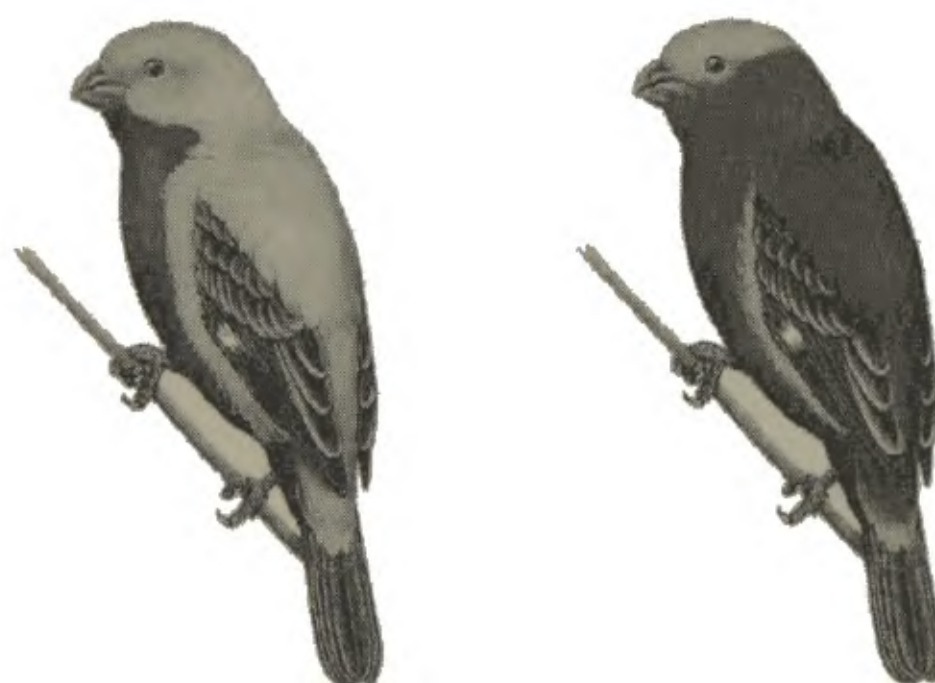
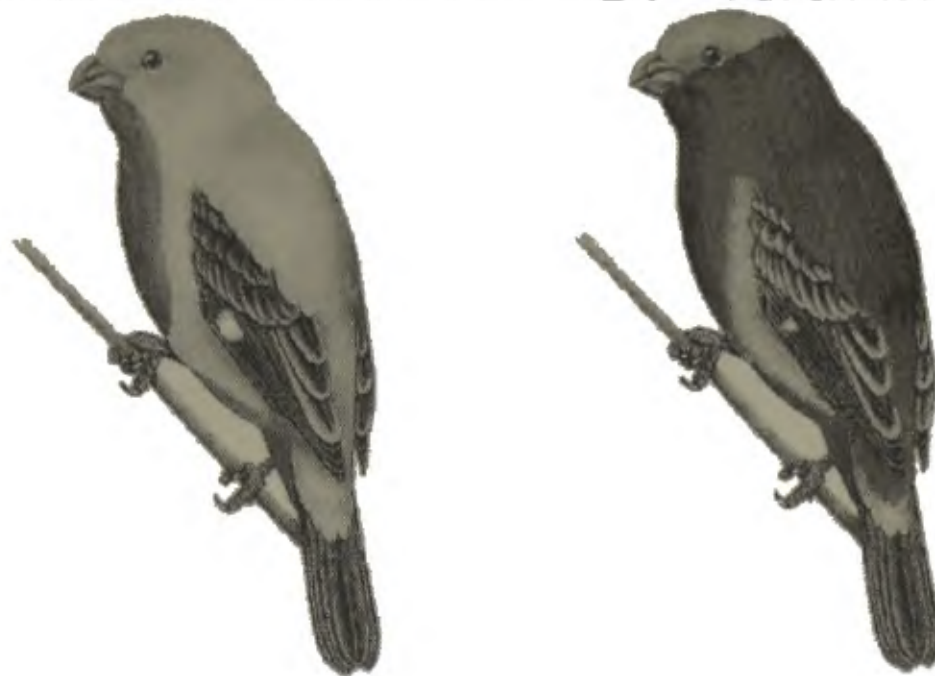
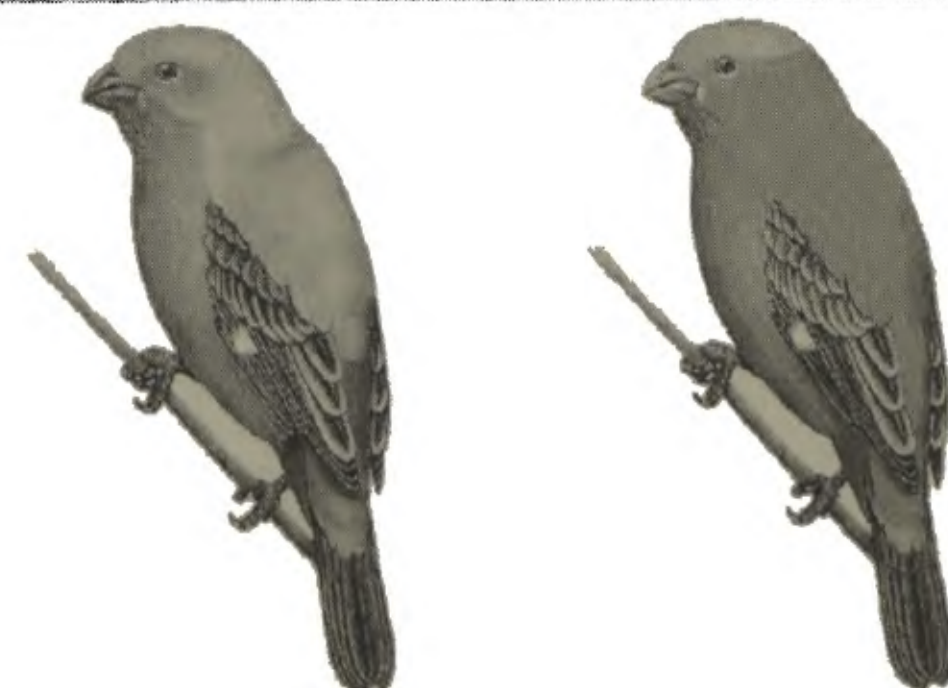


FIGURA I4-1. Capuchinos del Grupo A (arriba) y del Grupo B (abajo), mostrando el patrón iterativo.

S. castaneiventris *S. "ladrillito"*



S. melanogaster *S. "xumanxu"*



S. minuta

S. "llanera"

FIGURA 14-2. Capuchinos del Grupo C con garganta del mismo color que el vientre, mostrando el patrón iterativo.

S. hypoxantha *S. "uruguayana"*



S. hypochroma *S. cinnamomea*

FIGURA 14-3. Capuchinos del Grupo C con garganta de distinto color que el vientre, mostrando el patrón iterativo.

S. ruficollis *S. "caraguata"*



S. palustris

S. "zelichi"

FIGURA I4-4. Capuchinos del Grupo D, mostrando el patrón iterativo.

S. nigrorufa



S. bouvreuil



S. pileata



S. "andorinha"

FIGURA LI. Localidades visitadas durante este estudio.



ARGENTINA. Buenos Aires. 1-Saladillo (59°56'W, 35°30'S). **Entre Ríos.** 2-Ibicuy (59°09'W, 33°44'S), 3-Arroyo Ñancay (58°44'W, 33°23'S), 4-Ea. La Marita (58°35'W, 33°20'S), 5-Gualeguaychú (58°30'W, 33°00'S), 6-Las Piedras (58°33'W, 32°53'S), 7-Larroque (59°00'W, 33°02'S), 8-Urdinarrain (58°53'W, 32°41'S), 9-Pto. Liebig & Arroyo Caraballo (58°11'W, 32°09'S), 10-PN El Palmar (58°18'W, 31°55'S), 11-Arroyo Barú (58°27'W, 31°52'S), 12-San Salvador (58°30'W, 31°37'S). **Santa Fé.** 13-Sauce Viejo (60°50'W, 31°46'S), 14-Campo del Medio (60°08'W, 31°08'S). **Córdoba.** 15-Laguna Mar Chiquita (62°43'W, 30°57'S). **Corrientes.** 16-Mercedes (58°05'W, 29°10'S), 17-Ea. Rincón del Socorro (57°10'W, 28°32'S), 18-Cnia. Pellegrini (57°10'W, 28°35'S), 19-Cambá Trapo (56°51'W, 28°27'S), 20-Cuenca del Río Aguapey (56°56'W, 28°36'S), 21- Ea. San Juan Poriahú (57°11'W, 27°42'S)/PN Mburucuyá (58°05'W, 28°00'S), 22-Rincón Sta. María (56°35'W, 27°30'S). **Formosa.** 23-Ea. El Bagual (58°56'W, 26°10'S). **URUGUAY Rocha.** 24- Laguna Negra (53°40'W, 34°00'S), 25- Bañados de la India Muerta (53°50'W, 33°45'S), 26- Cebollatí (53°38'W, 33°15'S). **Paysandú.** 27- Lorenzo Geyres-Quebracho (57°55'W, 32°04'S), 28- Queguayar (57°50'W, 32°00'S). **BOLIVIA. Santa Cruz.** 29-Lomas de Arena (63°10'W, 17°56'S), 30-Pampas de Viru-Viru (63°08'W, 17°39'S). **Beni.** 31-Trinidad-Mamoré (64°54'W, 14°50'S). **BRASIL. Paraná.** 32-Faz Chapadão-Rio das Perdizes (49°51'W, 24°17'S). **Santa Catarina.** 33-Coxilha Rica (50°15'W, 28°18'S), 34-Estancia do Meio (50°15'W, 28°18'S), 35- Rio São Mateus (50°13'W, 28°21'S), 36-Pedra Branca (50°02'W, 27°55'S), 37-São Joaquim/Lages (49°55'W, 28°17'S). **Rio Grande do Sul.** 38-Capão Alto (50°58'W, 28°12'S), 39- São Pedro (50°56'W, 28°13'S), 40-Capão Bonito (51°16'W, 28°04'S), 41-Antiga Estação Férrea-Bom Jesus (50°44'W, 28°19'S), 42-Faz. Socorro/Rio Santana (50°48'W, 28°22'S), 43-Cachoeira dos Baggio (50°28'W, 28°40'S), 44-Guacho (51°05'W, 28°40'S), 45- Distr. Areal-Quarai (56°23'W, 30°26'S). **Mato Grosso.** 46-Campos do Encanto-Vila Bela da Santíssima Trindade (59°48'W, 15°03'S). **São Paulo.** 47-Mogi das Cruzes (46°07'W, 23°33'S), 48-Estação Ecológica Itirapina (47°55'W, 22°12'S). **Bahia.** 49-Boa Nova (40°13'W, 14°21'S).

BASES CONCEPTUALES

LA ESPECIE COMO CATEGORÍA, TAXÓN Y ENTIDAD BIOLÓGICA – El problema fundamental que motiva esta tesis es un problema biológico acerca de la identidad biológica y evolutiva de varios taxa y formas no formalmente descriptas según los requisitos de la ciencia contemporánea. Este problema biológico se mueve en la interfase de la nomenclatura con la sistemática y la biología evolutiva. Es necesario por esto mismo definir algunos conceptos que serán utilizados a lo largo de esta disertación. Pese a los numerosísimos intentos por acotar y universalizar una definición de especie, el término “especie” resulta desesperantemente polisémico, es decir que a esta única palabra se atribuyen varios significados distintos. Para el desarrollo de esta tesis es importante entender y discriminar tres de los grupos de significados más comunmente asociados a ella; éstos son la especie como categoría, la especie como taxón y la especie como entidad biológica (ver también Mayr 1942, 1963, Bock 2006).

La especie como categoría – El término especie constituye la unidad básica de clasificación de la jerarquía Linneana (Linnaeus 1758). La palabra especie como categoría no define más que un espacio jerárquico relativo dentro de un esquema abstracto de subordinaciones. Es un error grave el hecho de vincular a la especie como categoría con cualquier atributo biológico de un organismo real (ver Bock 2006). El *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica* (CINZ) no contiene ninguna aserción sobre el significado biológico del término especie como categoría (CINZ 1999).

La especie como taxón – Desde la perspectiva nomenclatorial, un taxón es cada uno de los grupos diagnosticables y publicados válidamente, delimitados por un taxónomo y asignados a una categoría definida. Cada unidad básica concreta binominal que ocupa aquel espacio abstracto delimitado por la categoría especie es un taxón especie, otorgando contenido a la estructura categorial preestablecida. El CINZ no contiene ninguna aserción sobre el significado biológico del término especie como taxón (CINZ 1999).

La especie como entidad biológica – Es fundamental reconocer que los dos conceptos anteriores son estrictamente nomenclatoriales/clasificatorios y por ello, en principio, absolutamente independientes de si describen o no adecuadamente fenómenos biológicos (patrones y procesos). Los conceptos de especie como categoría y de especie como taxón son inmunes y ciegos al mundo biológico que intentan

describir, ya que no hay parámetros biológicos incorporados en sus definiciones. Desde la perspectiva del uso de los términos, uno desea que los términos describan hechos o cosas significativos para las operaciones del pensamiento en que uno está interesado. Por esto, es habitualmente deseable que las especies como taxón sean equivalentes a las especies como unidades biológicas de algún tipo. Sin embargo, debe entenderse claramente que la nomenclatura es totalmente ascéptica acerca de la naturaleza de los sujetos a los que asigna nombres. El vínculo entre la nomenclatura y la realidad biológica depende enteramente de las decisiones del investigador. Un co-producto lógico de esto es que ante una amplia gama de fenómenos biológicos y un limitado número de categorías Linneanas, hay fenómenos biológicos que no pueden ser nombrados pertinentemente sin destruir sus peculiaridades, al subsumir una realidad diversa (diversas realidades biológicas particulares) dentro de una única categoría nomenclatorial, como por ejemplo la especie (i.e., hay más fenómenos que categorías para describirlos).

La mayor parte del debate moderno acerca de los conceptos de especie en la ornitología se ha centrado en cómo recortar fragmentos de la realidad que tengan un significado biológico claro y en intentar encajar la variabilidad natural en un único concepto con valor biológico. El debate sobre si el concepto biológico de especie, el concepto filogenético, el concepto de reconocimiento y otros conceptos son más o menos válidos como conceptos generales se enmarca en esta forma de pensamiento (ver Haffer 1997). El intento reciente de amalgamar varios conceptos de especie como si fueran aplicables en distintos momentos del devenir evolutivo de un linaje (de Queiroz 2007), carece de soporte empírico de cualquier tipo y no parece ser generalizable.

En esta tesis adopto un enfoque pluralista acerca de los fenómenos reproductivos capaces de mantener la identidad e impedir la diferenciación en poblaciones genéticamente cohesionadas, independientemente de cualquier categoría taxonómica preexistente. Para mantener claridad en este sentido, utilizaré los términos especie, forma y morfo tal como se definen a continuación.

CONCEPTOS DE ESPECIE, FORMA Y MORFO

Especie – Para este trabajo utilizaré como concepto de especie con significado biológico al Concepto de Reconocimiento de Especie (RSC, a partir del original en inglés Recognition Species Concept) propuesto por Paterson (1985). Por lo tanto *una especie será una población o conjunto de poblaciones cuyos individuos comparten un sistema de fertilización común* (Paterson 1980, 1985, 1986, Paterson & MacNamara 1984) Una parte esencial de este sistema de fertilización, lo constituye el sistema de reconocimiento específico de la pareja (SMRS, a partir del original en inglés Specific Mate Recognition System). *El SMRS es un subsistema del sistema de fertilización, que funciona en un ambiente normal o preferido y cuya función es traer juntos a los miembros de una pareja (o a sus gametas) para que interactúen reproductivamente.* El SMRS es una propiedad emergente de la especie, y necesita de por lo menos dos individuos para existir. Dado el sistema reproductivo sexual de las aves, el RSC predice que cada especie deberá tener a) un hábitat preferido en el cual el sistema de señalización funcionará de manera óptima y b) un sistema propio de señalización entre machos y hembras. El RSC puede enmarcarse dentro de la familia de conceptos de especie afines al concepto biológico de especie (Paterson 1985, Eldredge 1995, Lambert & Spencer 1995) y para muchos propósitos son esencialmente equivalentes.

En términos evolutivos, la coadaptación entre las señales de apareamiento de ambos sexos y su dependencia con el hábitat, permite predecir que los cambios en usos de hábitat actuarán como desestabilizadores del SMRS, promoviendo la diferenciación de una especie en otra cuando se coloniza un nuevo ambiente (Paterson 1978, 1980, 1985, Vrba 1995). Para las aves neotropicales este concepto de especie parece ser particularmente válido y de amplia aplicabilidad, dando cuenta de un fenómeno natural existente: que muchas especies neotropicales estrechamente emparentadas entre sí difieren en su preferencia de hábitat y en sus vocalizaciones (obs. pers.).

Forma – Utilizaré este término informal (i.e., sin validez nomenclatorial) para referirme a individuos o grupos de individuos cuyos machos comparten un plumaje diagnosticable cuando son maduros. De esta manera, bajo el concepto de forma se incluyen a todos los taxa reconocidos y a todos los plumajes no descriptos formalmente presentes en la Tabla 1 y en la Figura I4. La utilidad de este término radica en que el tratamiento de las unidades de análisis es en principio independiente de cualquier clasificación (taxonómica) realizada *a priori* y que evita la confluencia de

los varios significados atribuibles al término especie. En términos biológicos, una forma puede ser en sí misma una especie, un morfo dentro de una especie, un híbrido, o representar otro tipo de realidad biológica.

Morfo – Los polimorfismos genéticos de color están dados por la existencia de dos o más formas de color (morfos) genéticamente determinadas, en una única población reproductiva, donde la frecuencia del morfo más raro en la población es demasiado alta como para explicarse solamente mediante mutación recurrente (Ford 1945, Huxley 1955). De la definición anterior se desprende que un morfo es una variación discreta que ocurre siempre dentro de una especie, y que los morfos siempre son definidos de manera relacional (un morfo no existe en sí mismo, sino por comparación con otro morfo).

BASE HIPOTÉTICO-DEDUCTIVA Y EVALUACIÓN DE LÍMITES DE ESPECIE – La taxonomía tradicional rara vez utiliza explícitamente el método hipotético-deductivo para poner a prueba límites de especies (Areta 2008). En este trabajo, utilizaré el método hipotético-deductivo para derivar consecuencias observacionales que deberían cumplirse si las formas en estudio son especies de reconocimiento. El método funciona de la siguiente manera: 1) dado un problema determinado, 2) se plantea una hipótesis que es una solución positiva (respuesta en términos afirmativos) al problema, 3) mediante derivaciones lógicas de la afirmación contenida en la hipótesis, se derivan consecuencias observacionales (objetos empíricos) que deberían existir si la hipótesis es cierta, y 4) se pone a prueba la hipótesis procurando comprobar la existencia de las consecuencias observacionales predichas (Klimovsky 1997).

El método de las hipótesis múltiples de trabajo propone que una investigación es más robusta si se ponen a prueba varias hipótesis de manera simultánea, y de esta manera se evita el problema de la afección parental por alguna hipótesis dada (Chamberlin 1965). Utilizaré el método de las hipótesis múltiples para evaluar los límites de especie de las formas de Capuchinos.

Según el Concepto de Especie de Reconocimiento (ver *Conceptos de especie, forma y morfo*), el hábitat preferido y las voces serán elementos fundamentales del SMRS de cada especie de Capuchino. Dada la existencia de un *Sporophila* conflictivo al que llamaremos *Sporophila A*, ante la pregunta: es la forma *Sporophila A* una especie?, planteo la hipótesis “La forma A es una especie de reconocimiento”, de lo cual se deriva que “Si la forma *Sporophila A* es una especie de reconocimiento tendrá

vocalizaciones y un hábitat preferido exclusivos” (y distintos de otras especies de reconocimiento estrechamente emparentadas). De igual manera, pueden derivarse hipótesis alternativas que consideren a *Sporophila* A como un híbrido entre *Sporophila* B y *Sporophila* C, como un morfo de *Sporophila* B o cómo un morfo de *Sporophila* C. Ya que las relaciones tocogenéticas se dan entre dos individuos (lo que equivale a decir que para un descendiente inmediato [hijo/a] existen sólo dos ancestros inmediatos [un padre y una madre]), las cuatro hipótesis planteadas anteriormente agotan las posibles combinaciones de origen de un hijo (asignable a una forma) a partir de dos individuos (de una o dos formas u otras unidades parentales posibles) con reproducción sexual. Este mismo esquema de pensamiento puede aplicarse, entonces, a cualquier situación posible. Un individuo A puede pertenecer a la especie A (H1), o puede ser el producto de la cruce de B con C (H2), o puede ser un morfo de B (H3) o un morfo de C (H4). Ya que A no puede ser un morfo de A, porque esto implicaría la existencia previa de A, y este es justamente el caso que está poniéndose a prueba, tampoco A puede ser una cruce de A con B o C. Este esquema lógico permite incluir unidades parentales no definidas explícitamente en este estudio tales como híbridos entre híbridos, y retrocruzas con parentales puras. Las hipótesis y sus predicciones se sintetizan en la Tabla 3.

Los plumajes en los Capuchinos han sido históricamente utilizados como el único carácter para evaluar los límites de especie: un plumaje adulto diagnóstico se considera como indicador de una especie distinta. Sin embargo, para un único plumaje en *S. zelichi*, se han propuesto cuatro hipótesis distintas: que *S. zelichi* es una especie válida, que es un híbrido de *S. palustris* x *S. cinnamomea*, que es un morfo de *S. cinnamomea* y que es un morfo de *S. palustris* (Areta 2008), y hasta incluso ¡que es un morfo de *S. ruficollis*! (Sabel 1990, Lewis 1997). Por lo tanto, si deseamos evaluar la correspondencia entre plumajes y límites de especie, es necesario excluir a los plumajes como factores que indiquen *a priori* límites de especie: sería tautológico utilizar el plumaje como criterio de evaluación directo para la asignación de una forma a una especie distinta (i.e., de acuerdo a este criterio cada patrón diagnóstico es una especie distinta, y este es justamente el origen de las distintas posiciones taxonómicas conflictivas que queremos resolver).

Aunque en principio es posible comparar todas las formas entre sí aplicando el método anterior, las formas a considerar como integrantes de cada set de hipótesis para cada caso concreto de los Capuchinos, dependerán de diversos factores. Por

ejemplo, la existencia de caracteres de plumajes en una forma que sugieran su origen a partir de dos plumajes conocidos en otras formas, o la coexistencia geográfica de las formas en cuestión que permitirá evaluar *a priori* si tiene sentido o no proponer que dos formas hibridizan o que son morfos de una misma especie.

Además de la evidencia primaria (vocalizaciones y hábitats) en el marco hipotético-deductivo planteado, consideraré evidencia secundaria (abundancia, distribución geográfica y morfología) en un marco no formalmente deductivo para asistir en la evaluación de los límites de especie de las diferentes formas.

TABLA 3. Cuatro hipótesis y predicciones derivadas que permiten evaluar el status sistemático de diferentes formas de Capuchinos.

Hipótesis	Predicciones sobre <i>Sporophila A</i> (conflictivo)	
	Vocalizaciones	Hábitat preferido
H1 – <i>Especie buena</i>	Exclusivas <i>Sporophila A</i>	Exclusivo <i>Sporophila A</i>
H2 – <i>Hibridación</i>	Intermedias entre <i>Sporophila B</i> y <i>Sporophila C</i> o idénticas a <i>Sporophila B</i> o <i>Sporophila C</i>	Compartido por ambos <i>Sporophila B</i> y <i>Sporophila C</i>
H3 – <i>Morfo de color I</i>	Igual a <i>Sporophila B</i>	Igual a <i>Sporophila B</i>
H4 – <i>Morfo de color II</i>	Igual a <i>Sporophila C</i>	Igual a <i>Sporophila C</i>

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

El tratamiento taxonómico formal ha sido mantenido en el mínimo indispensable para garantizar la no utilización de nombres erróneos para las diferentes formas, pero no se detallan listas sinonímicas extensas ni usos parciales de nombres en la literatura. Los detalles taxonómicos serán publicados en una contribución pertinente para tal fin, pero no afectan el uso de los nombres aquí presentados, y he preferido un manuscrito corto y conciso antes que uno extenso plagado de detalles que resultan de poco interés para los argumentos centrales de esta tesis. Todos los especímenes tipo disponibles en colecciones de museo han sido examinados, personalmente, o mediante fotografías. La citación completa de los trabajos con las descripciones originales de todas las formas, los nombres originales utilizados y los especímenes tipo o material de referencia se encuentran en el Apéndice 4.

RESULTADOS



MORFOLOGÍA

*“pileo cinereo: remigibus, reatricibusque nigricantibus,
griseo-marginatis; speculo alarum albo”*

(Bonaparte 1850)

*“Der Unterschied in der Färbung zwischen den Extremen [...] is so groß, daß man
– mit diesen bieder Stücken allein – geneigt wäre, zwei Arten anzunehmen”*

(Hellmayr 1904)

PLUMAJES

PLUMAJES EN MACHOS – Los datos obtenidos a partir de pieles de museo y observaciones de campo de machos de todas las formas se sintetizan a continuación.

Bloques de coloración – Los patrones de coloración de los machos adultos de Capuchinos son simples y pueden describirse fácilmente suponiendo la existencia de un Capuchino arquetípico compuesto por bloques discretos de plumaje (Figura I3, ver *Introducción*). En este protocapuchino imaginario (una suerte de eidos platónico) podemos distinguir bloques que denominaremos de acuerdo a su posición topográfica como Capucha, Nuca, Espalda, Rabadilla, Babero, Mejillas, Vientre y Flancos. Todas las formas presentadas en la Tabla 1, e ilustradas en la Figura I3, se describen por la presencia de colores particulares en cada uno de estos bloques de plumaje (Tabla 2). La idea de un *bauplan* (plan estructural) basado en bloques de coloración se sostiene sólo a la luz de comparaciones entre diferentes formas y en el desarrollo ontogenético de las distintas formas, ya que no todos los bloques pueden distinguirse en todas las formas cuando dos bloques adyacentes tienen el mismo color (e.g., el babero no puede distinguirse del vientre, y la boina no puede distinguirse de la nuca y la espalda en *S. hypochroma*, pero sí pueden distinguirse la boina en *S. cinnamomea* y el babero en *S. ruficollis*, mientras los jóvenes de *S. cinnamomea* muestran los parches de nuca y babero). Estas comparaciones sugieren que, aunque los bloques no puedan observarse

en los adultos de una forma dada, todas las formas presentan los mismos bloques, y este *bauplan* subyace a todas las morfologías observadas.

Variación de intensidad – Todas las formas de Capuchinos varían en la intensidad de coloración de sus plumajes entre individuos pálidos e individuos oscuros. Típicamente, los colores se hacen más intensos y el contraste entre parches es mayor con el envejecimiento en todas las formas, sin embargo, la intensidad de coloración en los parches es muy variable dentro de una misma forma y esta variación en intensidad de coloración puede deberse a: a) diferencias en la edad de los individuos (típicamente más intensos con más edad), b) diferencias entre individuos (individuos de igual edad de diferentes padres e incluso individuos hermanos de la misma edad pueden mostrar diferencias de coloración al menos en *S. ruficollis*), c) diferentes estadios de mudas, d) variación geográfica, y/o, e) diversas anomalías pigmentarias. Mientras que algunas formas como *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. pileata* y *S. bouvreuil* son muy variables en saturación, otras parecen ser poco variables, como *S. hypochroma*, *S. castaneiventris* y *S. melanogaster*, y otras muestran un grado intermedio de variabilidad como *S. palustris*. La amplia gama de variación en saturación no será discutida en profundidad en este trabajo, sin embargo tres formas (*S. ruficollis*, *S. hypoxantha* e *S. hypochroma*) resultan de peculiar interés e ilustran el patrón general de variación en intensidad en las otras formas.

Los especímenes de museo de *S. ruficollis* muestran una gran variación en la intensidad de todos los parches de coloración (Figura M1), y también variación en el tamaño del babero oscuro (Figura M1). En el campo, observé repetidamente individuos de *S. ruficollis* con el babero de colores que van entre rufo fuerte y castaño oscuro en vez de negro. Todos los individuos con esta morfología que observé en el campo vocalizaban como *S. ruficollis* en áreas donde solamente reproduce *S. ruficollis* (ver *Presumibles híbridos naturales*). Las variaciones en el tamaño del babero también se observan a campo fácilmente. Aunque no encontré ningún patrón de variación geográfica notable (Figura M1), es posible que los individuos de *S. ruficollis* del norte de su distribución tiendan a tener baberos más cortos que los del sur.

La variación observada en la intensidad de especímenes de *S. hypoxantha* es muy marcada, sobre todo en los colores ventrales y particularmente en el contraste entre la garganta y el resto del vientre. Algunos machos poseen la garganta muy clara,

contrastada con el color canela del vientre, mientras que otros son de color canela uniforme en todo el lado ventral, incluyendo la garganta (Figura M2). En series grandes de especímenes (AMNH, MACN) es posible conectar los extremos morfológicos de *S. hypoxantha* e *S. hypochroma* mediante una sutil gradación de color en distintos especímenes (Figuras M2-M3). Los datos de campo, de individuos observados e identificados conjuntamente con base en sus plumajes y vocalizaciones, sugieren que *S. hypochroma* es poco variable en saturación (de castaño fuerte a marrón chocolate) (Figura M3), mientras que en *S. hypoxantha* los individuos identificados a campo mediante voces y plumajes, demuestran que es muy variable en saturación (de canela claro a casi castaño) (Figura M2). Esta variación en plumajes dificulta la identificación de individuos a campo, y también en museos: ya que no existen datos sobre vocalizaciones y uso de hábitat de los especímenes de museo, es difícil establecer un límite preciso entre ambas formas utilizando solamente especímenes. No pude encontrar ninguna variación geográfica significativa y consistente, pero es posible que los individuos del norte de la distribución posean garganta en general más clara que los individuos del sur de la distribución.

Variación geográfica/subespecies – No detecté ningún patrón obvio y diagnóstico de variación geográfica en los individuos examinados de todas las formas. Todas las formas son consideradas monotípicas, salvo la única forma con variación estructurada geográficamente, *S. minuta*, con las subespecies *minuta*, *parva* y *centralis* (Hellmayr 1938). Además, es posible que existan poblaciones locales con diferencias notables en plumajes, dentro de estas subespecies (R. Restall in litt.). Otra forma politípica, *S. bouvreuil* con las subespecies *bouvreuil*, *saturata* (una forma de color oscuro) y *crypta* (una forma que no adquiere el plumaje adulto típico) es ahora considerada monotípica (Lima 2008, pero ver Sick 1967, 1968 y Areta 2009 para discusión sobre *crypta*).

Las colecciones de especímenes en museos no permitieron la examinación detallada de la relación entre morfología y regiolectos, esencialmente porque los machos colectados no fueron relacionados a actividad reproductiva local, ni a vocalizaciones particulares (ver *Vocalizaciones*).

Adquisición del plumaje adulto/eclipse/reproductivo – Durante su primer año de vida, los machos de Capuchinos son posiblemente indistinguibles de las hembras. La secuencia de maduración típica en los machos de Capuchinos involucra, esquemáticamente, la adquisición secuencial de plumas coloreadas en dos grupos de bloques. Primero, aparecen numerosas plumas coloreadas en los parches de capucha y garganta (y nunca en simultáneo con la garganta cuando garganta y nunca tienen el mismo color) mientras que no se observan cambios sustanciales en los colores pardos y pardo-amarillentos del resto de los parches (ver Figura 12 para formas con garganta madura, y formas con collar maduro). Segundo, los restantes parches de coloración adquieren gradualmente la coloración que define el patrón de los machos de cada forma, generalmente comenzando por los flancos y subcaudal, luego cerrándose hacia el centro del vientre, a la par que la espalda y la rabadilla adquieren color. Estas dos etapas están unidas por un gradiente marcado de maduración de los distintos bloques de coloración: en general se observan algunas pocas plumas dispersas con color en los parches del segundo grupo, cuando el primer grupo ya ha alcanzado la total madurez de color.

Es posible que los machos adultos de muchas o todas las formas de Capuchino adquieran plumaje ‘eclipse’ fuera de la época reproductiva. Durante el plumaje de reposo reproductivo, los machos de Capuchinos se parecen más, a nuestra visión, a las hembras y jóvenes de cada forma, y el pico adquiere tonalidades amarillentas y rosáceas en vez de oscuras como en época reproductiva. Por ejemplo, grandes bandadas de Capuchinos conteniendo *S. ruficollis*, *S. hypochroma*, y *S. nigrorufa* observados durante Julio de 2008 en Vila Bela da Santissima Trindade en Mato Grosso (Brasil) resultaban difíciles de identificar a nivel de especie por sus plumajes, y en muchos casos parecía tratarse de adultos abandonando su plumaje de reposo. Esto mismo ocurrió en bandadas numerosas con *S. hypoxantha*, *S. hypochroma* y *S. ruficollis* observados en Octubre de 2006 en los pastizales cercanos a la ciudad de Trinidad en Beni (Bolivia). También se han reportado plumajes de reposo en *S. minuta* (Sharpe 1888), *S. bouvreuil* (Sharpe 1888, Sabel 1990, pero ver Lima 2008), *S. pileata* (Blaauw 1919, Sick 1997, Lima 2008, obs. pers.), *S. palustris* (Sabel 1990, obs. pers.) y *S. melanogaster* (Sick 1997). En los individuos más viejos, las mudas a plumaje eclipse parecen ir haciéndose menos obvias, cambiando sobre todo el color del pico, pero poco el plumaje (Sabel 1990 para *S. bouvreuil*, H. Alvarenga in Lima 2008 para *S. pileata*). Durante el comienzo de la época reproductiva, en Octubre, en

los Esteros del Iberá en Corrientes (Argentina), se observan numerosos plumajes transicionales de *S. hypoxantha*, *S. palustris*, *S. hypochroma* y *S. cinnamomea*, consistentes con el patrón de adquisición de color descrito más arriba. Aunque considero que este patrón de adquisición del plumaje se asocia con la maduración desde la juventud a la adultez del plumaje, es también muy posible que esta secuencia de adquisición de plumaje se repita cada vez que un individuo pasa de plumaje de reposo a uno de actividad sexual (ver Sabel 1990: 143). Esta segunda opción explicaría la gran variabilidad de plumajes dentro de cada forma al comienzo de la época reproductiva, cuando los machos están en estadios distintos de re-adquisición del plumaje colorido. Ambas explicaciones no son mutuamente excluyentes, y en conjunto parecen explicar una gran parte de la variación encontrada.

Este patrón ontogenético de adquisición de color en el plumaje de los Capuchinos, apoya la idea de que los bloques de color definidos anteriormente constituyen unidades naturales de desarrollo que pueden variar de manera independiente, o sea, que los bloques de coloración constituyen módulos ontogenéticos cuasi-independientes.

Presumibles híbridos naturales – En esta sección presento datos nuevos, y una compilación de supuestos híbridos de Capuchinos ocurridos en la naturaleza publicados previamente.

Lester Short consideró tres especímenes de Capuchinos como híbridos mediante anotaciones en etiquetas de museo, pero estos datos no fueron publicados y merecen descripción, junto con un repaso de dos supuestos híbridos que fueron publicados por él mismo (Short 1969).

- *S. ruficollis* x *S. hypoxantha* (AMNH-798520, 5 Diciembre 1961, Ea. San Luis del Palmar, Corrientes, Argentina): garganta color marrón oscuro, vientre y rabadilla canela y resto de las partes dorsales gris (Figura M4). Culmen expuesto 8,6mm, cuerda del ala 56mm, longitud de la cola 40mm, tarso 15,5mm.

- *S. ruficollis* x *S. hypochroma* (AMNH-798522, 4 Noviembre 1961, Ea. Rincón de Luna, Corrientes, Argentina): garganta color castaño-chocolate, algunas manchas castañas algo más suaves y varias manchas notablemente más suaves en el vientre, rabadilla rufo-oscuro, nuca y manto pardo claras,

baja espalda y boina color gris (Figura M4). Medidas: culmen expuesto 7,85mm, cuerda del ala 50mm, longitud de la cola 35,5mm, tarso 14,5mm.

- *S. hypoxantha* x *S. bouvreuil* (AMNH-798521, 29 Octubre 1961, Ea. Rincón de Luna, Corrientes, Argentina): garganta y cuellos canela claros y manchas canelas en dorso y algo de canela insinuado en el vientre que es mayormente pálido (Figura M5). Medidas: culmen expuesto 7,85mm, cuerda del ala 51mm, longitud de la cola 35mm, tarso 14,5mm.

- *S. hypochroma* x *S. castaneiventris* (ANSP-10472, fecha desconocida, Sudamérica): mejillas y dorso grises salvo por una delgada rabadilla castaña, ventralmente castaño con delgados flancos grises (Figura M6). Medidas: culmen expuesto 7,93mm, longitud de la cola 40,56mm, cuerda del ala 50,5mm, tarso 9,92mm (medido por Nathan Rice). Este espécimen fue considerado una nueva subespecie de *S. castaneiventris* por de Schauensee (1952), quién no le asignó nombre y la describió como “exactamente intermedia entre *S. castaneiventris* Cabanis y *S. hypochroma* Todd” (p. 194), suponiendo que vendría de una posible zona de contacto entre *S. hypochroma* y *S. castaneiventris* en la región del Guaporé. Es interesante que en este trabajo, de Schauensee no utiliza una referencia directa a la hibridación entre ambas formas, aunque podría interpretarse que era esto lo que estaba pensando. Posteriormente, este individuo fue explícitamente considerado un híbrido entre *S. castaneiventris* y *S. hypochroma* por Short (1969).

- *S. castaneiventris* x *S. minuta* (British Guiana Natural History Museum-119, 12 Diciembre 1953, Rio Abary, British Guiana, tipo de *Sporophila hypochroma rothi* Sing 1960): mejillas y dorso grises un poco más oscuros que en *S. hypochroma* y parecidos a *S. castaneiventris*, vientre, flancos y ancha rabadilla color castaño mucho más claro que en *S. hypochroma* y un poco más claro que en *S. castaneiventris*. Medidas: culmen expuesto 8mm, longitud de la cola 42mm, ala plana 51mm, tarso n/d (medidas tomadas de Singh 1960). Este individuo originalmente descrito como *S. hypochroma rothi* fue considerado un híbrido entre *S. castaneiventris* x *S. minuta* por Short (1969) basado en la gran distancia geográfica entre la Guyana y la distribución de cría de *S. hypochroma*, los caracteres morfológicos y de colores; mientras que tanto *S. castaneiventris* como *S. minuta* serían comunes en la región del Río Abary. Muy por el contrario, de Schauensee (1966), consideró que la

existencia de *S. hypochroma rothi* justificaba la separación de *S. hypochroma* y *S. castaneiventris* como especies válidas, dadas su supuesta superposición espacial, cambiando así su postura previa (de Schauensee 1952) donde consideraba a *S. hypochroma* como una subespecie de *S. castaneiventris* (Tabla 1). El tipo de *S. hypochroma rothi* no pudo ser hallado en el museo, y parece perdido (M. Braun in litt., D. Ascanio in litt.).

El gran Helmut Sick reportó los siguientes casos de híbridos naturales de Capuchinos, pero sin proveer descripciones detalladas ni procedencia geográfica (Sick 1963, 1997):

- *S. bouvreuil* x *S. lineola*: sin detalles.
- *S. bouvreuil* x *S. plumbea*: con marcas intermedias entre *S. bouvreuil* y *S. plumbea* (Sick 1963).
- *S. pileata* x *S. lineola*: con caracteres de *S. pileata* pero con una insinuación de blanco en la corona (Sick 1963).
- *S. pileata* x *S. plumbea*: sin detalles.

Híbridos en cautiverio – Karl Sabel (1990) reporta los siguientes híbridos de Capuchinos en cautiverio:

- *S. cinnamomea* (macho) x *S. ruficollis* (hembra): sin detalles.
- *S. ruficollis* (macho) x *S. palustris* (hembra): la hembra de *S. palustris* construyó un nido, copuló con el macho de *S. ruficollis*, pero no puso huevos.
- *S. palustris* (macho) x *S. ruficollis* (hembra): no fueron descritos en detalle, aunque menciona que “no crecieron a tamaño normal” (pp. 140-141, presumiblemente no llegaron a la adultez, dada la ambigüedad de la frase en el original en alemán).
- *S. palustris* (macho) x *S. ruficollis* o *S. hypoxantha* (hembra): esta pareja realizó dos puestas: una de dos huevos y otra de tres, criando exitosamente cinco pichones. Los huevos puestos por la hembra de esta pareja fueron más chicos que otros huevos de hembras de *S. ruficollis* (15-16 x 11-12 mm, vs. 15 x 11 como máximo), y de color más claro (blancos ligeramente azulados con pequeñas manchitas entre marrones y negras). Los jóvenes se desarrollaron normalmente, y los dos machos tienen el lado ventral de un marrón rojizo un poco más brillante (que el macho *S. palustris*), pero con unas manchitas claras, pero no blancas, en la región de la garganta. Esta descripción de los machos

parece haber sido hecha luego de varios años de vida de los machos producto de la cruce: las cópulas ocurrieron en 1979 y 1980, y en 1990 Sabel menciona que los machitos aún viven. Aunque Sabel comienza la cría en cautiverio pensando que la hembra es de *S. ruficollis*, ante los resultados de los machos de la cruce menciona que es posible que la hembra haya sido en realidad una *S. hypoxantha*, pues el negro no emerge en la garganta de estos machos. Tanto el macho como la hembra eran provenientes de Argentina.

PLUMAJES DE HEMBRAS Y JUVENILES – Las hembras, al igual que los jóvenes dentro de su primer año de vida, son indistinguibles entre las distintas formas de los Capuchinos del Grupo *ruficollis* en base a inspección visual, y responden a un diseño común de tonalidades pardas y pardo-amarillentas (Figuras I2-I3). Al menos en algunas formas como *S. cinnamomea* y *S. minuta*, algunas hembras (presumiblemente muy viejas) adquieren insinuaciones de caracteres secundarios masculinos en sus plumajes: algunas plumas del cuerpo adquieren el color de los machos de la forma correspondiente. Las hembras y jóvenes de otras especies de Capuchinos son identificables en base a sutiles diferencias de plumaje (Sabel 1990, Sick 1997, obs. pers.), pero no profundizaremos en ellas en el presente trabajo.

En algunas formas de Capuchinos del Grupo *ruficollis* (como *S. ruficollis* y *S. palustris*) y del Grupo D (como *S. bouvreuil*), los machos maduros pueden mantener un plumaje similar al joven durante el período reproductivo, y presumiblemente durante toda su vida. Este fenómeno de retención de caracteres inmaduros en la adultez se conoce como pedomorfosis, y se ha propuesto su existencia en varias especies del género *Sporophila* (Areta 2009).

FIGURA M1. Variación de plumajes en *S. ruficollis*. A-C) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal de una serie de especímenes ordenados de izquierda a derecha por intensidad decreciente (AMNH), y D) vista ventral de series de especímenes ordenados de izquierda a derecha por intensidad decreciente (AMNH), mostrando ausencia de patrón geográfico en la variación primera línea: Tucumán (Argentina), segunda línea: Ea. Garabata, Ea. Rincon de Luna (Corrientes, Argentina), tercera línea: Chaco y Santiago del Estero (Argentina), y cuarta línea: Córdoba (Argentina).



FIGURA M2. Variación de plumajes en *S. hypoxantha*. A-C) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal de una serie de especímenes oscuros ordenados de izquierda a derecha por intensidad decreciente (AMNH), y D-F) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal de una serie de especímenes claros ordenados de izquierda a derecha por intensidad decreciente (AMNH).



FIGURA M3. Variación de plumajes en *S. hypochroma*. A-C) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal de dos especímenes (AMNH).

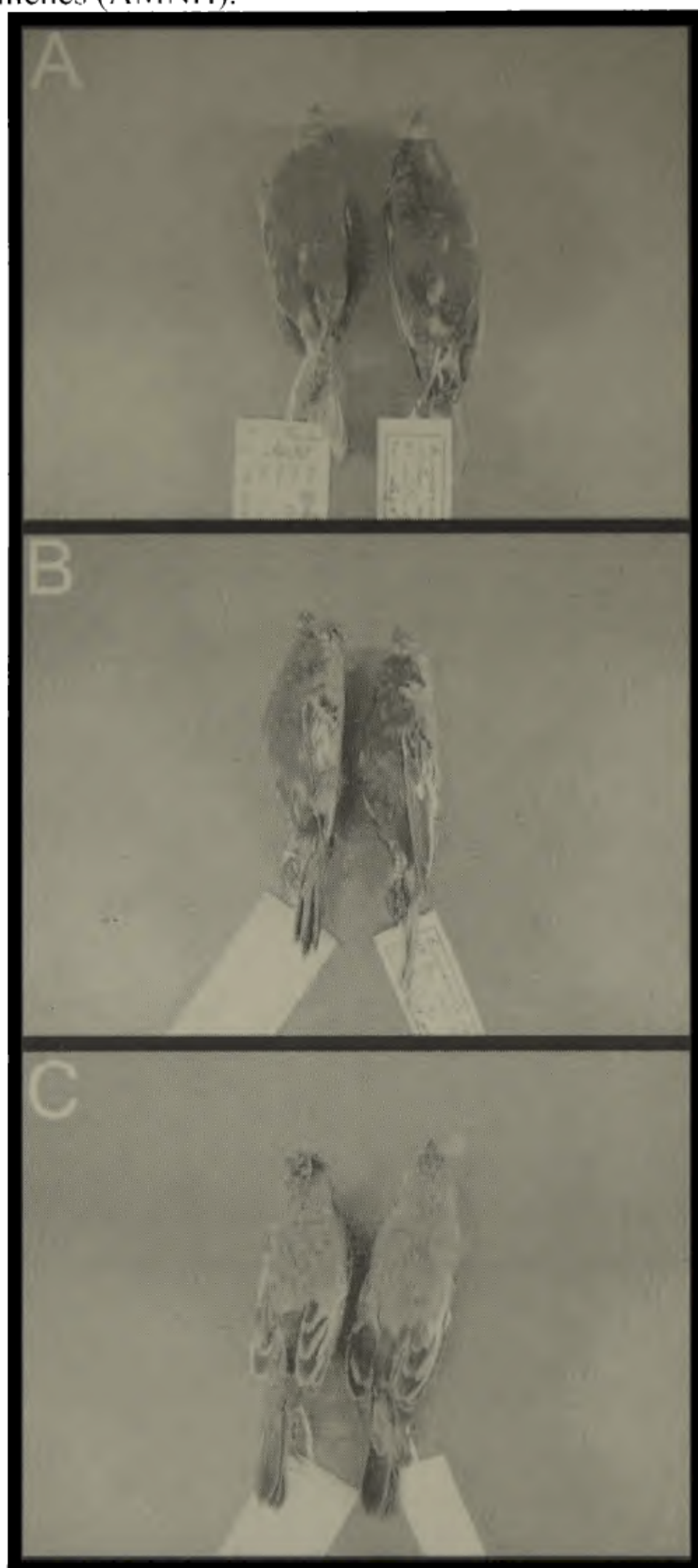


FIGURA M4. Presumibles híbridos naturales *S. ruficollis* x *S. hypoxantha* y *S. ruficollis* x *S. hypochroma* según Lester Short, y comparación con machos de las supuestas formas parentales. A-C) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal, de izquierda a derecha, de un espécimen macho adulto de *S. ruficollis* (AMNH), un espécimen macho adulto de *S. hypoxantha* (AMNH) y un macho presumiblemente híbrido de *S. ruficollis* x *S. hypoxantha* (AMNH-798520), y D-F) vistas ventral, lateral izquierda y dorsal, de izquierda a derecha, de un espécimen macho adulto de *S. hypochroma* (AMNH), un espécimen macho adulto de *S. ruficollis* (AMNH) y un macho presumiblemente híbrido de *S. ruficollis* x *S. hypochroma* (AMNH-798522).

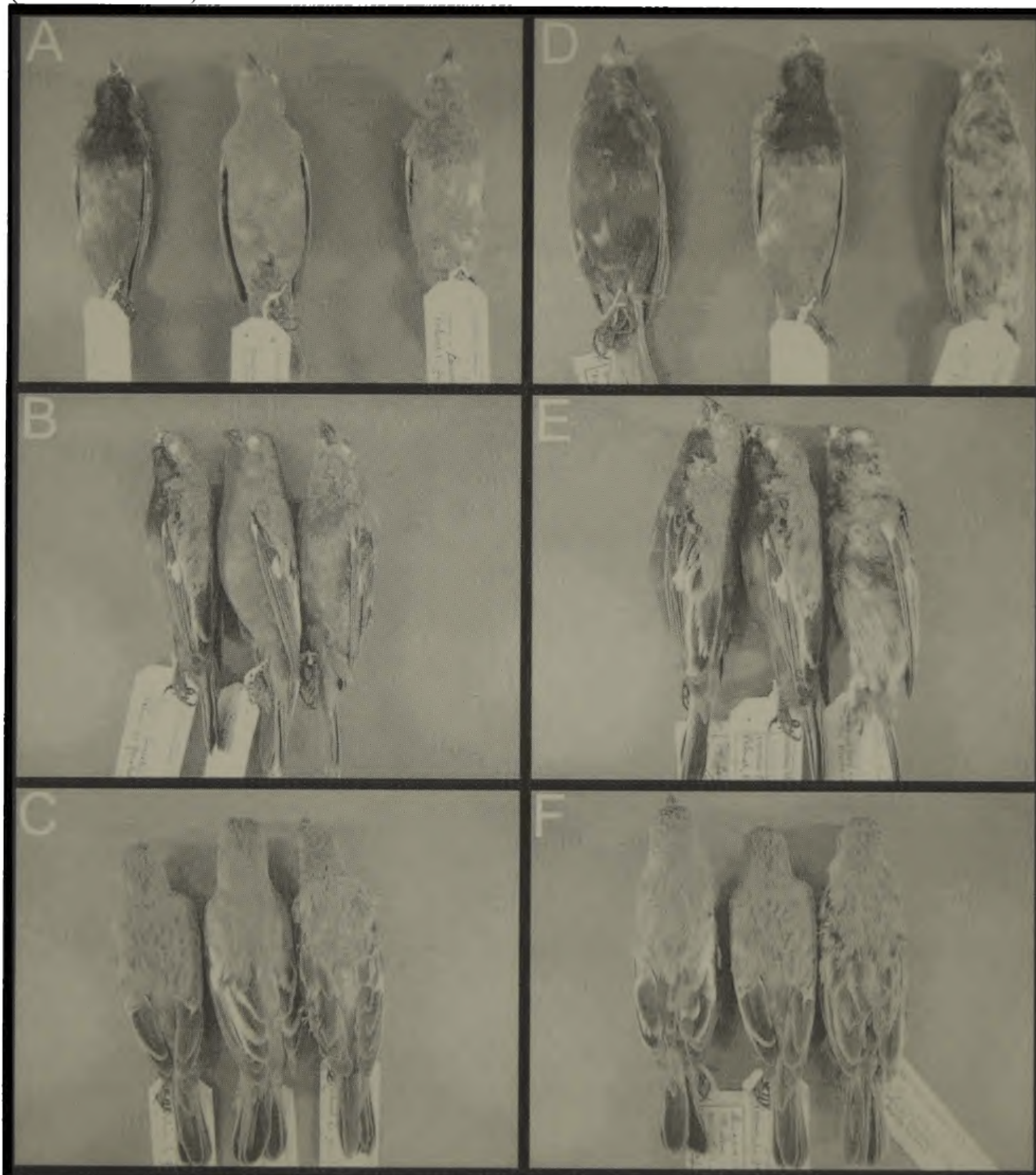


FIGURA M5. Presumible híbrido natural *S. hypoxantha* x *S. bouvreuil* según Lester Short, y comparación con machos de las supuestas formas parentales. A-C) Vistas ventral, lateral izquierda y dorsal, de arriba hacia abajo/izquierda a derecha, de un espécimen macho adulto de *S. bouvreuil* (AMNH), un espécimen macho adulto de *S. hypoxantha* (AMNH) y un macho presumiblemente híbrido de *S. hypoxantha* x *S. bouvreuil* (AMNH-798521), y D-F) vistas ventral, lateral izquierda y dorsal, de arriba hacia abajo/izquierda a derecha, de un espécimen macho adulto de *S. pileata* (AMNH), un espécimen macho adulto de *S. hypoxantha* (AMNH) y un macho presumiblemente híbrido de *S. hypoxantha* x *S. bouvreuil* (AMNH-798521).

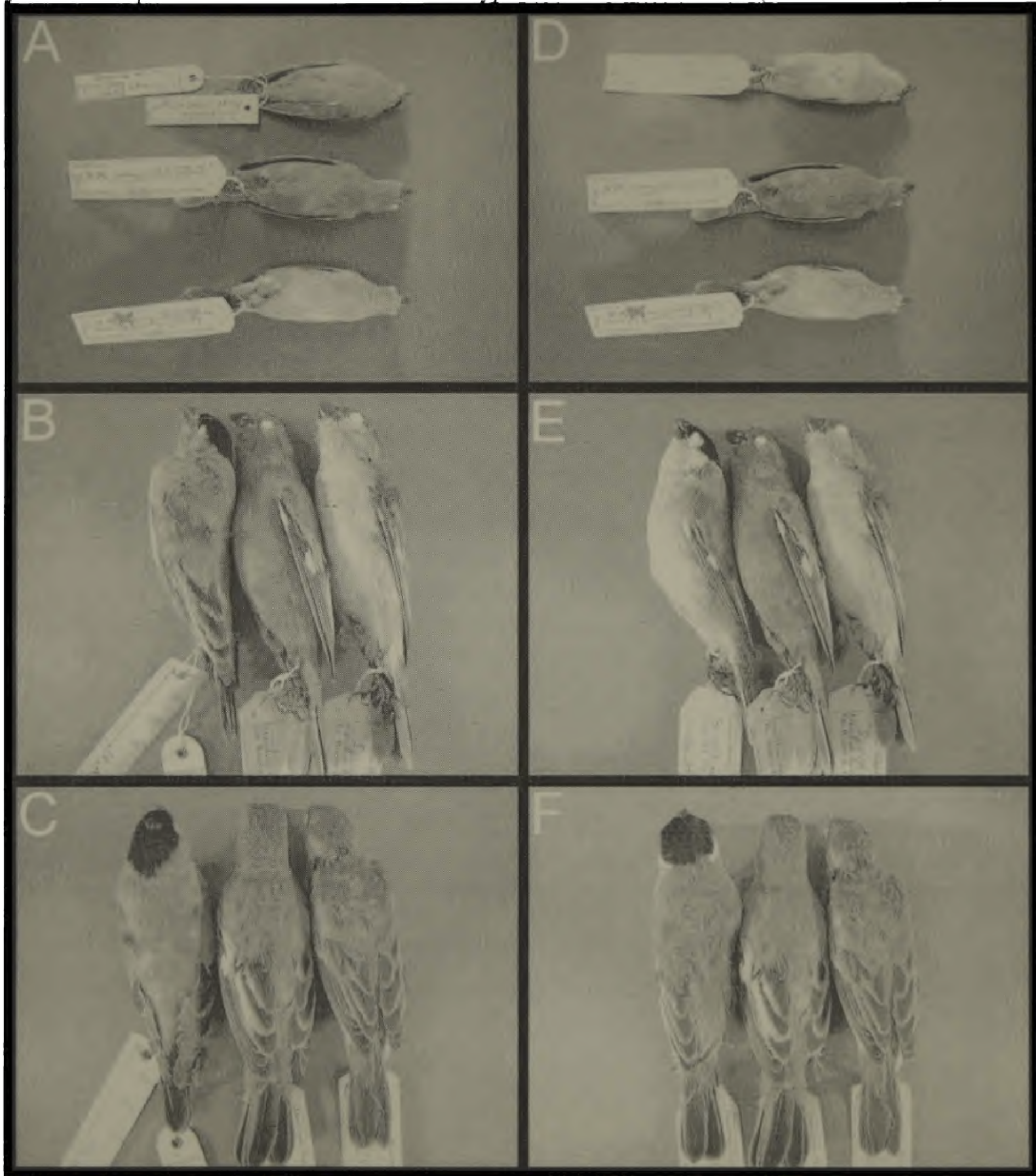
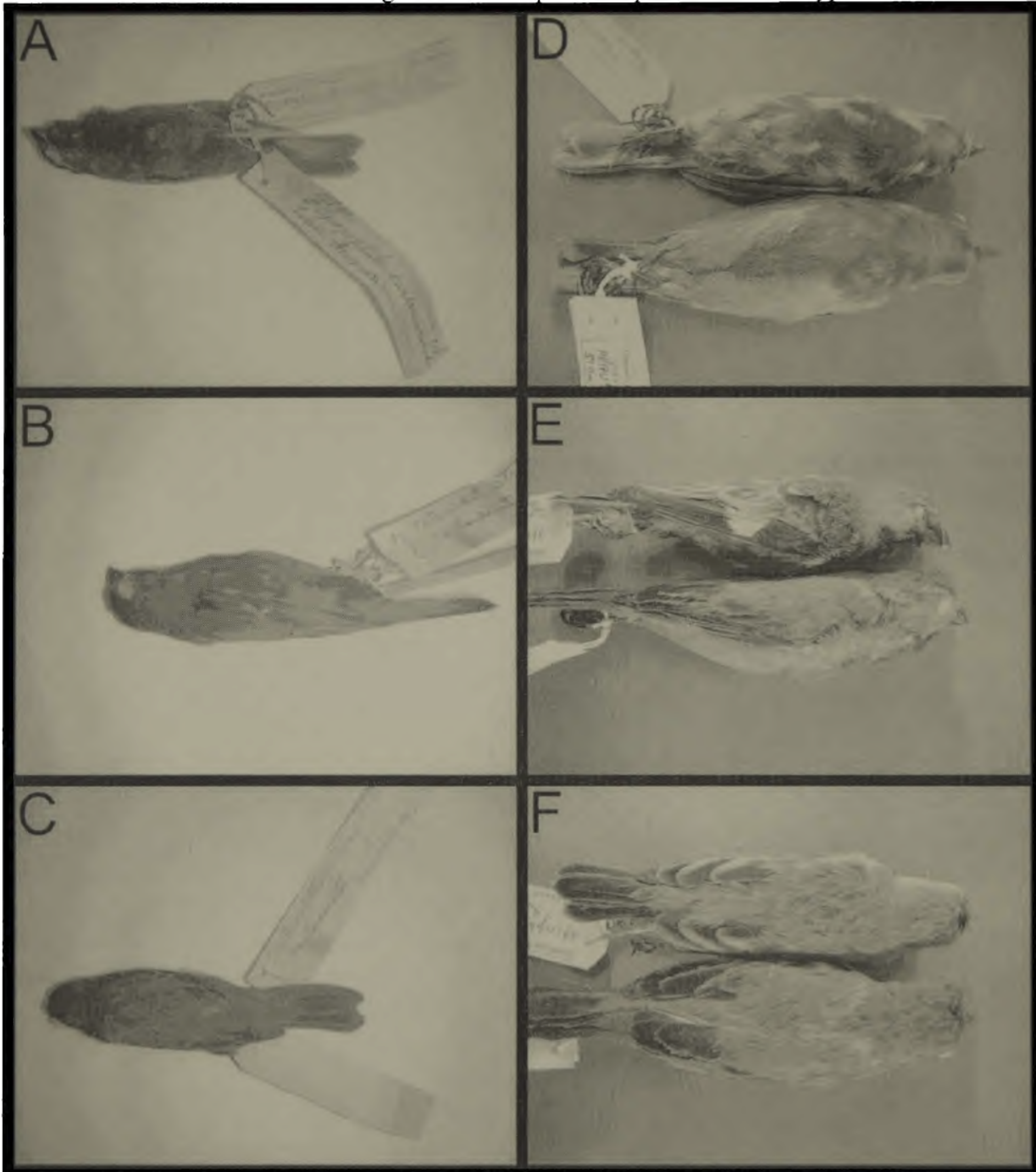


FIGURA M6. Presumible híbrido natural *S. hypochroma* x *S. castaneiventris* según Short (1969), y comparación con machos de las dos formas del Grupo A. A-C) Vistas ventral, lateral derecha y dorsal, de un macho presumiblemente híbrido de *S. hypochroma* x *S. castaneiventris* (ANSP-10472), y D-F) vistas ventral, lateral derecha y dorsal, de arriba hacia abajo, de un espécimen macho adulto de *S. melanogaster* (AMNH), y un espécimen macho adulto de *S. castaneiventris*. Ver Figuras M3-M4 para comparación con *S. hypochroma*.



MORFOMETRIA

Los datos de morfología obtenidos contribuyen poco a responder las preguntas centrales de este estudio. Los Capuchinos son morfológicamente homogéneos para las variables consideradas, y aunque parecen existir diferencias en las medidas promedio entre varias formas, los rangos se superponen de manera notable haciendo que las medidas pierdan su poder diagnóstico (Tabla 4). No realicé ningún análisis estadístico de significancia para evaluar las diferencias de las medias por considerarlos inútiles a los fines de la evaluación taxonómica (y de cualquier significado biológico en el contexto de este estudio). Sin embargo, resulta interesante apreciar que las formas del grupo A son similares entre sí en sus medidas, las formas del grupo C son variables pero no diagnosticables entre sí, y la única forma del grupo B y las formas del grupo D son las más pequeñas en general (Tabla 4).

TABLA 4. Comparación morfológica de tamaños de pico (culmen expuesto), ala (cuerda del ala), cola (longitud de cola) y tarso (longitud del tarso) de machos de las formas de Capuchinos reconocidas en este estudio. Para cada forma, las medidas se indican como promedio±desvío estándar (n) [rango]. Ver Apéndice 2 para especímenes examinados.

Especie\Medida	Culmen expuesto	Cuerda del ala	Longitud de cola	Longitud de tarso
<i>S. castaneiventris</i>	8,13±0,41 (31) [7,15–8,90]	50,72±1,15 (32) [47,5–57]	37,17±1,71 (32) [33,5–41]	13,90±0,79 (30) [12,5–15,5]
<i>S. melanogaster</i>	8,21±0,25 (4) [7,95–8,45]	54,00±0,79 (5) [53–55]	38,10±1,14 (5) [37–39,5]	13,80±0,57 (5) [13–14,5]
<i>S. "xumanxu"</i>	–	–	–	–
<i>S. minuta</i>	7,90±0,51 (19) [7–9]	49,66±1,26 (19) [46,5–51,5]	38,34±2,93 (19) [28–42]	13,76±0,51 (19) [13–15]
<i>S. hypoxantha</i>	7,99±0,49 (56) [6,90–8,92]	52,94±1,74 (56) [51–56,5]	38,36±1,93 (54) [34,9–42]	14,02±0,57 (54) [12,5–15]
<i>S. "uruguayana"</i>	8,03±0,18 (2) [7,85–8,21]	52,25±1,25 (2) [51–53,5]	37,2±2,83 (2) [35–39]	13,86±0,64 (2) [13,22–14,5]
<i>S. hypochroma</i>	7,96±2,84 (4) [7,75–8,35]	52,6±2,39 (4) [50–55,77]	41,00±6,89 (4) [34,5–48,88]	12,79±0,30 (3) [12,57–13,00]
<i>S. cinnamomea</i>	8,42±0,44 (9) [7,50–9,05]	52,82±1,37 (9) [50,95–54,45]	37,25±0,87 (4) (36–38)	13,65±0,73 (9) (12,60–14,35)
<i>S. ruficollis</i>	8,15±0,11 (56) [7,65–8,75]	53,17±1,19 (67) [50–55]	38,37±1,78 (58) [35–41,5]	14,03±0,65 (64) [12,5–15]
<i>S. "caraguata"</i>	8,47±0,30 (2) [8,26–8,68]	52,75±0,35 (2) [52,5–53]	37,50±1,41 (2) [36,5–38,5]	14,58±0,24 (2) [14,41–14,75]
<i>S. palustris</i>	8,39±0,34 (4) [8,06–8,8]	53,83±1,03 (5) [52,58–54,86]	43,57±4,38 (5) [40,29–49,52]	13,97±0,17 (3) [13,8–14,14]
<i>S. "zelichi"</i>	8,00±0,00 (2) [8–8]	54,50±0,71 (2) [54–55]	36,50±0,71 (2) [36–37]	12,00±0,00 (2) [12–12]
<i>S. nigrorufa</i>	7,95±0,07 (2) [7,9–8]	50,75±1,77 (2) [49,5–52]	36,00±2,83 (2) [34–38]	–
<i>S. bouvreuil</i>	7,64±0,44 (22) [6,95–8,58]	50,73±1,77 (24) [44,5–53]	35,67±1,40 (23) [34–38,5]	13,56±0,82 (20) [12–15]
<i>S. pileata</i>	7,89±0,47 (10) [6,9–8,45]	52,90±1,41 (10) [51–55]	37,95±1,91 (10) [35,5–41]	13,60±0,57 (10) [12,5–14,5]
<i>S. "andorinha"</i>	–	–	–	–

VOCALIZACIONES

“Resting one hot November noon in the scanty shade of a bush on the edge of one of the large marshes which border the lower Uruguay, my ear caught the notes of a song...”

(Barrows 1883)

VOCALIZACIONES DE MACHOS – Analicé formalmente grabaciones de vocalizaciones de 350 individuos machos de 15 de las 16 formas de Capuchinos reconocidas en este estudio (Apéndice 2). El método utilizado permitió detectar variación geográfica (regiolectos) y temporal (cronolectos) en las voces (tipos de notas) de algunas formas. Los tipos de notas encontrados para cada forma, incluyendo los regiolectos y cronolectos, pueden verse en las Figuras S1-S29, y la frecuencia de cada nota en estas mismas unidades, en la Tabla 5.

Generalidades y homologías – Las vocalizaciones de los Capuchinos pueden ser divididas de manera más o menos artificial en tres grandes grupos: introducción, canto y llamados/notas sueltas.

Introducción. En muchas formas fue posible delimitar una introducción que antecede al canto, mientras que en otras esto no fue posible. La introducción no parece diferir de manera radical de las otras notas del canto, salvo por dos características que parecen validar su separación: a) en general tienen mayor volumen y alcance que el canto, y b) son frecuentemente emitidas independientemente del canto completo. Adicionalmente, es fácil percibir que las introducciones son homólogas en las formas que las tienen, demostrando que la categoría tiene valor por cuanto reconoce una estructura evolutiva.

Canto. La sucesión de notas complejas y estereotipadas emitidas en un orden generalmente predecible constituyen el canto en los Capuchinos. En todas las formas se observan variaciones en la secuencia con que las notas son emitidas, y estas variaciones parecen ser de naturaleza puramente intra-individual, ya que un mismo individuo puede variar el orden de los elementos entre cantos sucesivos, aunque generalmente utilice la secuencia típica de la forma. El número de notas en cada vocalización varía según el grado de excitación del individuo, hasta el punto en que resulta difícil separar dos cantos entre sí cuando están conectados sin solución de continuidad. Los nombres de las notas en las Figuras S1-S29 intentan reflejar el orden en que son emitidas las vocalizaciones cuando los machos cantan de manera continua.

En las formas con cronolectos, fue posible reconocer notas homólogas en diferentes secciones de tiempo: las notas reconocidas en cronolectos previos, fueron halladas también en cronolectos posteriores de forma modificada. Aunque no lo investigué sistemáticamente, algunas notas pudieron reconocerse de forma modificada en varias formas, es decir, notas homólogas existen en diferentes formas y dentro de una misma forma, notas homólogas existen en distintos regiolectos. Así, por ejemplo, las notas *a* (y *b* cuando *b* es una nota áspera) de *S. hypochroma* Corrientes (Figura S14-S15), *S. melanogaster* (Figuras S2-S3), *S. "xumanxu"* (Figura S4), *S. bouvreuil* (Figura S24-S25), *S. pileata* Guaraní (Figura S27), *S. pileata* São Paulo (Figuras S28-S29) y las dos primeras notas de *S. castaneiventris* (Figura S1) resultarían homólogas, al igual que las notas *i-j* de *S. hypoxantha* Brasil (Figuras S10-S11), *i-j* de *S. "uruguayana"* Brasil (Figura S13), *g* de *S. melanogaster* (Figuras S2-S3) y *g* de *S. "xumanxu"* (Figura S4), las notas *k* de *S. ruficollis* Mesopotamia (Figura S19), *k* de *S. "caraguata"* (Figura S20), *i* de *S. bouvreuil* São Paulo (Figura S24), *k* de *S. bouvreuil* Bahia (Figura S25), *q* de *S. hypoxantha* Brasil (Figura S10), *l* de *S. hypoxantha* Formosa (Figura S6), *l* de *S. hypoxantha* Corrientes (Figura S7), *k* de *S. hypoxantha* Entre Ríos (Figura S8), y *n* de *S. palustris* y *S. "zelichi"* (Figura S21) y las notas *a*, *b*, y *c* de *S. hypoxantha* Corrientes (Figura S7), *S. "uruguayana"* Corrientes (Figura S12) y de *S. ruficollis* Mesopotamia (Figura S19). Dentro de la forma *S. bouvreuil*, las notas *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, e *i* del regiolecto Bahia 2007 (Figura S24), son homólogas a las notas *a*, *b*, *c*, *d*, *f*, *h*, *i*, *j*, y *k* del regiolecto São Paulo 2007 (Figura S25), respectivamente; al igual que varias de las notas ya mencionadas anteriormente donde las homologías se dan tanto entre formas como dentro de regiolectos y cronolectos de una misma forma.

Llamados/notas aisladas. Los llamados y notas aisladas se encontraron tanto formando parte del canto, como en forma aislada, y siguen el mismo patrón de homologías que el descripto para los cantos anteriormente.

Tipos de notas por forma – A continuación se presentan los mismos datos sintetizados en las Figuras S1-S29 y de la Tabla 5 en forma redactada.

S. castaneiventris. Esta forma no fue estudiada en detalle en el campo. Las grabaciones disponibles no permiten evaluar la existencia de variación geográfica, ni la presencia de cronolectos (Figura S1).

S. melanogaster. No presenta regiolectos, y pude comparar grabaciones de dos cronolectos 1979-1982 (Figura S2) y 2007-2009 (Figura S3). De las 19 notas detectadas en el cronolecto 2007-2009, 12 pudieron ser vinculadas con sus homólogas en el cronolecto 1979-1982, mientras que 7 fueron exclusivas de 2007-2009 y 4 exclusivas de 1979-1982 en el cual se detectaron un total de 16 notas.

S. "xumanxu". Las cuatro grabaciones disponibles de esta forma (Figura S4) son indistinguibles de las grabaciones de *S. melanogaster* del cronolecto 2007-2009 (Figura S3), con la cual comparte las 13 notas que detecté.

S. minuta. Esta forma no fue estudiada en detalle a campo. Las grabaciones disponibles sugieren la existencia de variación geográfica. No obtuve información que permitiera evaluar la presencia de cronolectos (Figura S5).

S. hypoxantha. Esta forma presenta cuatro regiolectos: Formosa (Figura S6), Corrientes (Figura S7), Entre Ríos (Figura S8) y sudeste de Brasil (Figuras S10-S11); y un quinto regiolecto sub-estudiado en Bolivia (Figura S9). Únicamente pudieron compararse cronolectos dentro del regiolecto del sudeste de Brasil en 1971 (Figura S10) y 2006-2009 (Figura S11). Todos los regiolectos tuvieron una introducción. En el regiolecto Formosa identifiqué 15 notas (Figura S6), en el regiolecto Corrientes 13 notas (Figura S7), en el regiolecto Entre Ríos 15 notas (Figura S8), en el regiolecto Bolivia 6 notas (Figura S9), y en el regiolecto Brasil 22 notas (Figuras S10-S11). De las 22 notas reconocidas en el cronolecto del sudeste de Brasil 2006-2009, 17 pudieron ser reconocidas como homólogas en el año 1971, y lo mismo ocurrió con la introducción.

S. "uruguayana". Esta forma presenta dos regiolectos: Corrientes (Figura S12) y sudeste de Brasil (Figura S13). El material disponible no permite comparar cronolectos. La introducción y las notas de esta forma fueron indistinguibles de las presentes en los correspondientes regiolectos de *S. hypoxantha*: *S. "uruguayana"* de Corrientes comparte las 6 notas detectadas y la introducción con el regiolecto de Corrientes de *S. hypoxantha* (comparar Figuras S7 y S12), mientras que *S. "uruguayana"* del sudeste de

Brasil comparte las 19 notas detectadas y la introducción con el regio(crono)lecto de Brasil 2006-2009 de *S. hypoxantha* (comparar Figuras S11 y S13).

S. hypochroma. Esta forma presenta dos regiolectos: Corrientes (Figuras S14-S15) y Bolivia (Figura S16). Dos cronolectos pudieron compararse en Corrientes: 1993 (Figura S14) y 2004-2008 (Figura S15). En el regiolecto Bolivia encontré una introducción y 17 notas (Figura S16), mientras que en el regio(crono)lecto Corrientes encontré 27 notas y una introducción en 2004-2008 (Figura S14), de las cuales 18 notas y la introducción pudieron ser homologadas a las presentes en 1993 (Figura S15). Ver *Casos especiales* más abajo.

S. cinnamomea. Esta forma no presenta regiolectos, y pudieron compararse dos cronolectos: 1991-1993 (Figura S17) y 2003-2007 (Figura S17). De las 11 notas delimitadas para el cronolecto 2003-2007, encontré los precursores para 9 de ellas en el cronolecto 1991-1993 (Figura S17).

S. ruficollis. Esta forma presenta dos regiolectos: Apolo-Madidi (Figura S18) y Mesopotamia (Figura S19). No pudieron compararse cronolectos por falta de material comparativo. En el regiolecto Apolo-Madidi identifiqué una introducción y 11 notas (Figura S18), mientras que en el regiolecto Mesopotamia identifiqué una introducción y 19 notas (Figura S19).

S. "caraguata". Las grabaciones de *S. "caraguata"* (Figura S20) son indistinguibles de las de *S. ruficollis*: *S. "caraguata"* comparte las 19 notas y la introducción con *S. ruficollis* (comparar Figuras S19 y S20).

S. palustris. Esta forma no presenta regiolectos, pero pudieron compararse dos cronolectos: 1991-1993 (Figura S21) y 2003-2007 (Figura S21). De las 15 notas detectadas en 2003-2007, 11 pudieron trazarse a lo largo del tiempo a 1991-1993, mientras que 4 fueron exclusivas de 2003-2007 y 3 fueron exclusivas de 1991-1993 que totalizó 14 notas.

S. "zelichi". Las vocalizaciones de esta forma (Figura S21) fueron indistinguibles de las de *S. palustris* (Figura S21), mostrando los mismos cambios a lo largo del tiempo

en ambas formas (cambios en tándem). En *S. "zelichi"* el cronolecto 1991-1993 comparte con *S. palustris* 1991-1993 sus 10 notas, mientras que 7 de estas notas pueden ser trazadas a lo largo del tiempo hasta *S. "zelichi"* 2003-2007 que posee 13 notas, todas presentes también en *S. palustris* 2003-2007 (Figura S21). Tanto en *S. "zelichi"* como en *S. palustris*, las tres notas exclusivas 1991-1993, no se encontraron en 2003-2007 (Figura S21). Ver *Casos especiales* más abajo.

S. nigrorufa. Presumiblemente no habría regiolectos de acuerdo a los datos obtenidos. Pude comparar dos cronolectos: 1994 (Figura S22) y 2008 (Figura S23). Ya que las grabaciones propias fueron obtenidas durante el invierno, fuera de época reproductiva, no cuantifiqué el porcentaje de individuos que vocalizaban cada nota, focalizándome en buscar notas homólogas entre ambos cronolectos. Encontré 11 notas homólogas entre ambos (comparar Figuras S22 y S23).

S. bouvreuil. Dos regiolectos fueron encontrados en esta forma: Bahia (Figura S23) y São Paulo (Figura S24). En el regiolecto Bahia se hallaron 11 notas y una introducción (Figura S23), al igual que en el regiolecto São Paulo (Figura S24).

S. pileata. Esta forma presentó tres regiolectos: Corrientes (Figura S26), Guaraní (Figura S27) y São Paulo (Figuras S28-S29). Cada regiolecto, presentó dos cronolectos: Corrientes 1997 (Figura S26) y 2005-2007 (Figura S26), Guaraní 2002 (Figura S27) y 2005 (Figura S27), y São Paulo 1999 (Figura S28) y 2007 (Figura S29). De los 13 elementos y la introducción encontrados en Corrientes 2005-2007, 9 homólogos fueron encontrados en Corrientes 1997 (Figura S26), pero no encontré la introducción. Las 7 notas derivadas del cronolecto Guaraní 2005 y su introducción, fueron encontradas en su forma ancestral en el 2002 (Figura S27). El regiolecto Guaraní requiere de más estudio para corroborar su existencia, dado el escaso número de grabaciones analizadas. En el cronolecto São Paulo 2007 encontré 17 notas y la introducción, y 13 notas pudieron rastrearse en el cronolecto 1999, pero no hallé homólogo para la introducción.

S. "andorinha". No obtuve grabaciones de esta forma.

Casos especiales – Tres de los 350 individuos grabados (0,86%), no encajan en el patrón general de vocalizaciones descripto, y se describen a continuación.

Solamente encontré dos casos en que una forma con un canto propio exclusivo, estaba vocalizando el canto de otra forma. En ambos casos, la forma fue *S. hypochroma*. En el primer caso, un macho de *S. hypochroma* grabado en Octubre de 2009 en Ea. Rincón del Socorro (área del regiolecto Corrientes de *S. hypochroma*, ver Figura S15) vocalizaba como *S. cinnamomea* (ver Figura S17). En el segundo caso, un macho atribuido a *S. hypochroma* grabado por M. Pearman en Febrero de 1992 en Gualeguaychú vocalizaba como *S. palustris* (ver Figura S21). Durante este estudio nunca registré individuos típicos de *S. hypochroma* territoriales en Entre Ríos, por lo cual no poseo datos vocales comparativos.

En una sola ocasión se registró un posible morfo de color, vocalizando un canto de otra especie distinta a la cual correspondería: un macho de la forma *S. "zelichi"* (posible morfo de *S. palustris*, ver Figura S21) grabado en Octubre de 2008 en los Esteros del Iberá (Corrientes) por S. Wasylyk y D. Almirón vocalizaba como *S. cinnamomea* (ver Figura S17). Dos machos no territoriales de esta forma, que fotografié (pero no grabé) en Octubre de 2009 cerca de Mercedes y en la Ea. Rincón del Socorro (Corrientes), vocalizaban como *S. palustris*.

Superposición espacial y sintopía de regiolectos – Los regiolectos de casi todas las formas fueron alopátricos durante la época reproductiva, sin embargo, dados los movimientos estacionales de los Capuchinos, es esperable su superposición espacial durante su migración o en las áreas de invernada.

Únicamente encontré sintopía de regiolectos en *S. hypoxantha* (dos regiolectos en dos áreas distintas). En Campo del Medio, Santa Fé (Argentina) encontré coexistiendo en sintopía dos machos del regiolecto Formosa y uno del regiolecto Entre Ríos el 20 Febrero de 2006. Esta superposición podría ser efímera, ya que las aves del regiolecto Entre Ríos se supone que migran por esta región, mientras que los del regiolecto Formosa podrían reproducirse en esta área. Una pareja de *S. hypoxantha* fue vista alimentando volantones en esta localidad, pero el macho no vocalizó, y fue imposible por lo tanto asignarlo a algún regiolecto. El escaso tiempo pasado en la zona no permite una respuesta sobre el significado de la sintopía de estos tipos vocales, ni sobre el status migratorio de las aves en Campo del Medio. En la Ea. La Marita, Entre Ríos (Argentina), un único individuo del regiolecto Formosa, fue

grabado realizando llamados el 12 de Diciembre de 2003, entre territorios de individuos del regiolecto Entre Ríos. No confirmé actividad reproductiva de este macho en el área netamente dominada por individuos del regiolecto Entre Ríos. Estos datos muestran que las barreras entre los regiolectos no son absolutas, sino que podrían ser en cierto grado permeables.

Fuera de época reproductiva, también en *S. hypoxantha*, encontré superposición del regiolecto Bolivia con el regiolecto Entre Ríos cerca de la ciudad de Trinidad, Beni (Bolivia) (ver *Distribución geográfica y migración – Voces y migración*).

VOCALIZACIONES DE HEMBRAS – Nunca encontré hembras vocalizando el canto complejo de los machos, sino solamente llamados aislados que no fueron analizados en detalle. Sin embargo, en al menos algunas ocasiones en cautiverio, hembras de *S. hypoxantha* (M. Repenning in litt.) o hembras viejas en *S. minuta* (R. Restall in litt.), pueden esporádicamente emitir cantos como los de los machos. Una evaluación preliminar de sus voces, muestra elementos diagnósticos forma-específicos en las notas de las hembras, con diferencias del mismo tenor que las presentes en los machos (Areta & Repenning datos sin publicar).

VOCALIZACIONES DE JÓVENES – Obtuve grabaciones de canto plástico de jóvenes de *S. hypoxantha*, *S. ruficollis* y *S. cinnamomea*, durante la época reproductiva, en los cuales se repetían en forma desordenada y repetitiva elementos similares a los del canto de los adultos de la forma respectiva. También obtuve grabaciones de canto plástico de individuos jóvenes de *S. nigrorufa* fuera de época reproductiva.

FIGURA S1. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila castaneiventris*. A) Canto (CM2, Careiro do Castanho), B) Nota (CM2, Careiro do Castanho), C) Nota (CM2, Careiro do Castanho), y D) Nota (CM2, Careiro do Castanho). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

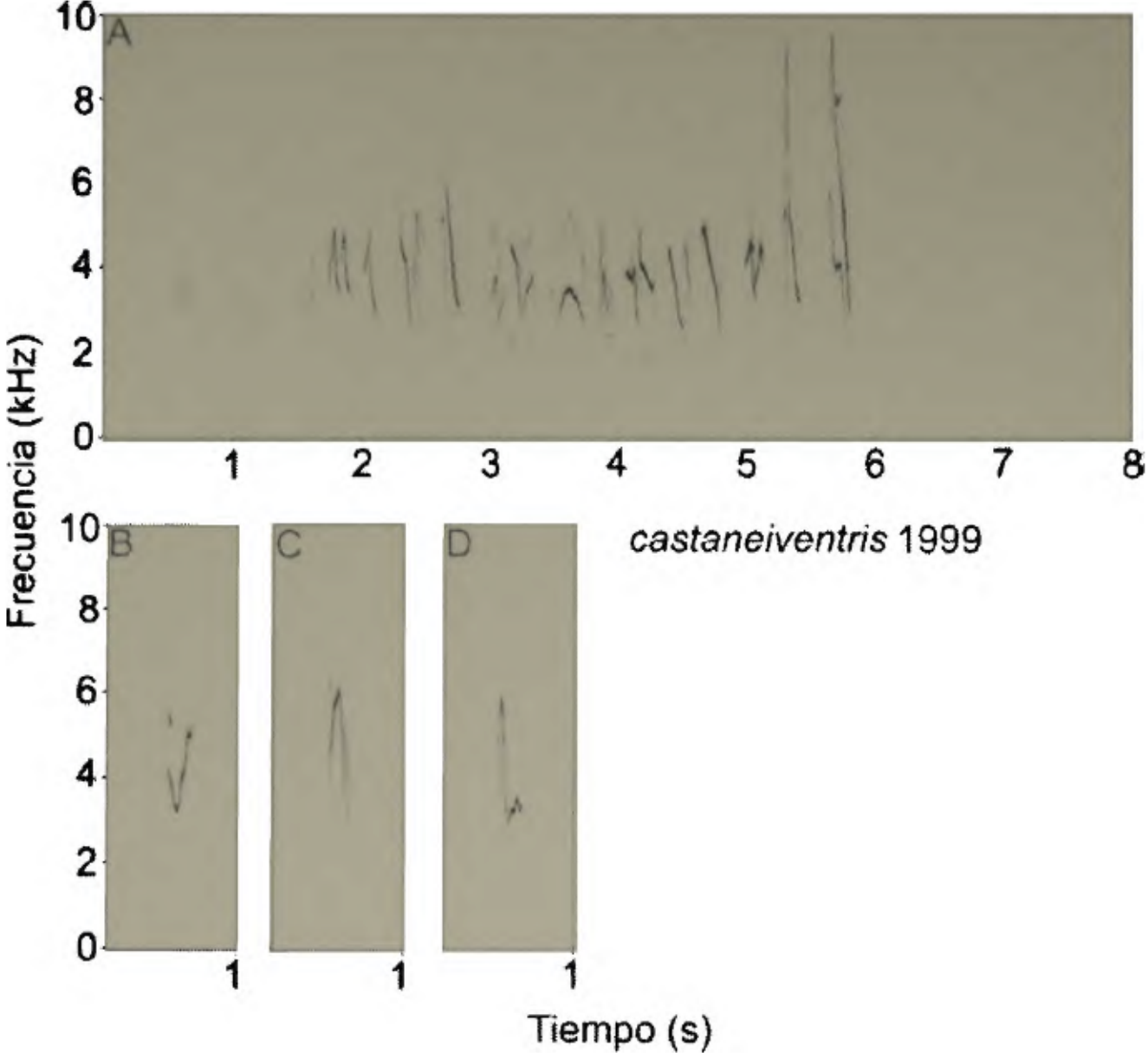


FIGURA S2. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila melanogaster* 1979-1982. A) Intro (I1, São Francisco de Paula), B) Canto (TP12, São Francisco de Paula), C) Canto (TP12, São Francisco de Paula), D) Canto (FS11, São Francisco de Paula), E) Nota (FS11, São Francisco de Paula), F) Nota (TP12, São Francisco de Paula), G) Nota (TP12, São Francisco de Paula), y H) Nota (TP12, São Francisco de Paula). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

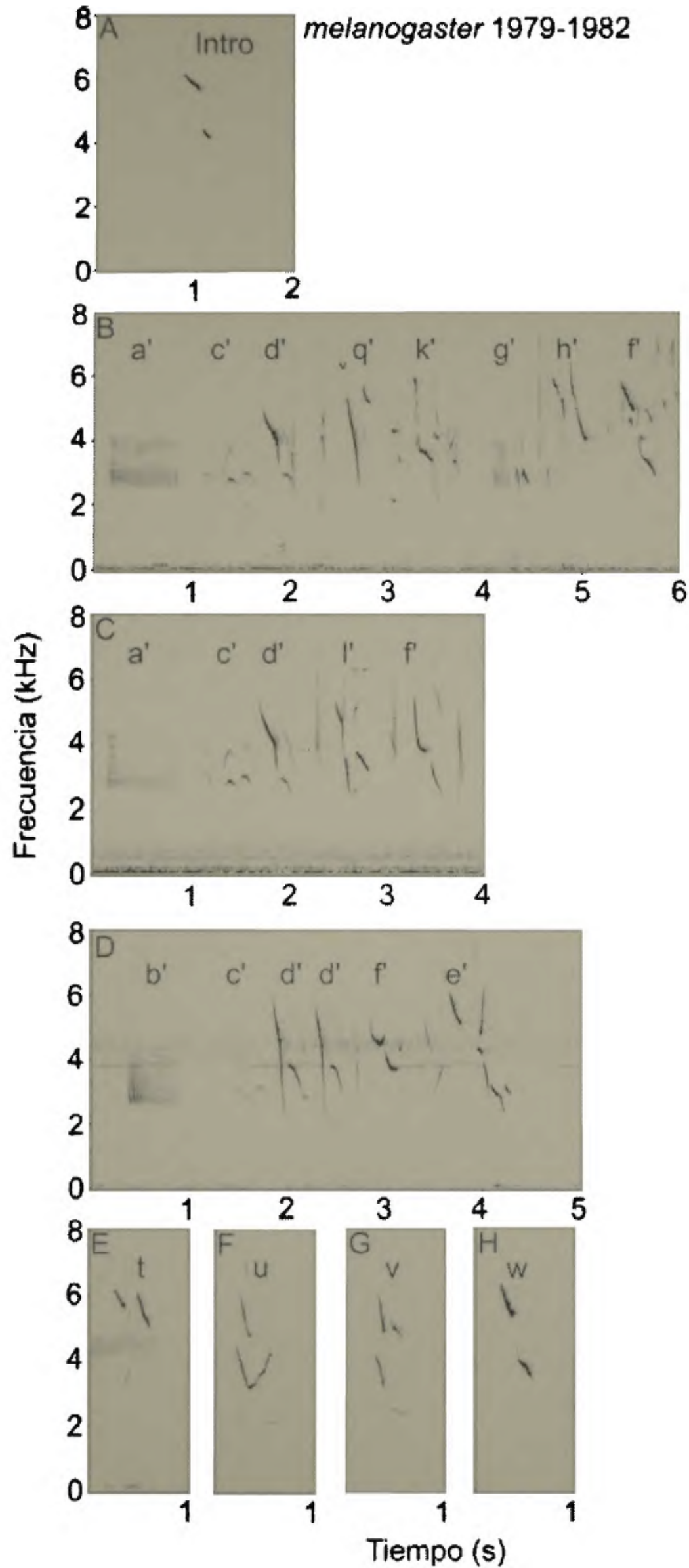


FIGURA S3. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila melanogaster* 2007-2009. A) Intro (2, São Joaquim/Lages), B) Intro (10, Fazenda Socorro), C) Canto (7, Coxilha Rica), D) Canto (9, Coxilha Rica), E) Canto (9, Coxilha Rica), F) Nota (7, Coxilha Rica), G) Nota (5, Coxilha Rica), H) Nota (10, Fazenda Socorro), I) Nota (9, Coxilha Rica) y J) Nota (7, Coxilha Rica). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

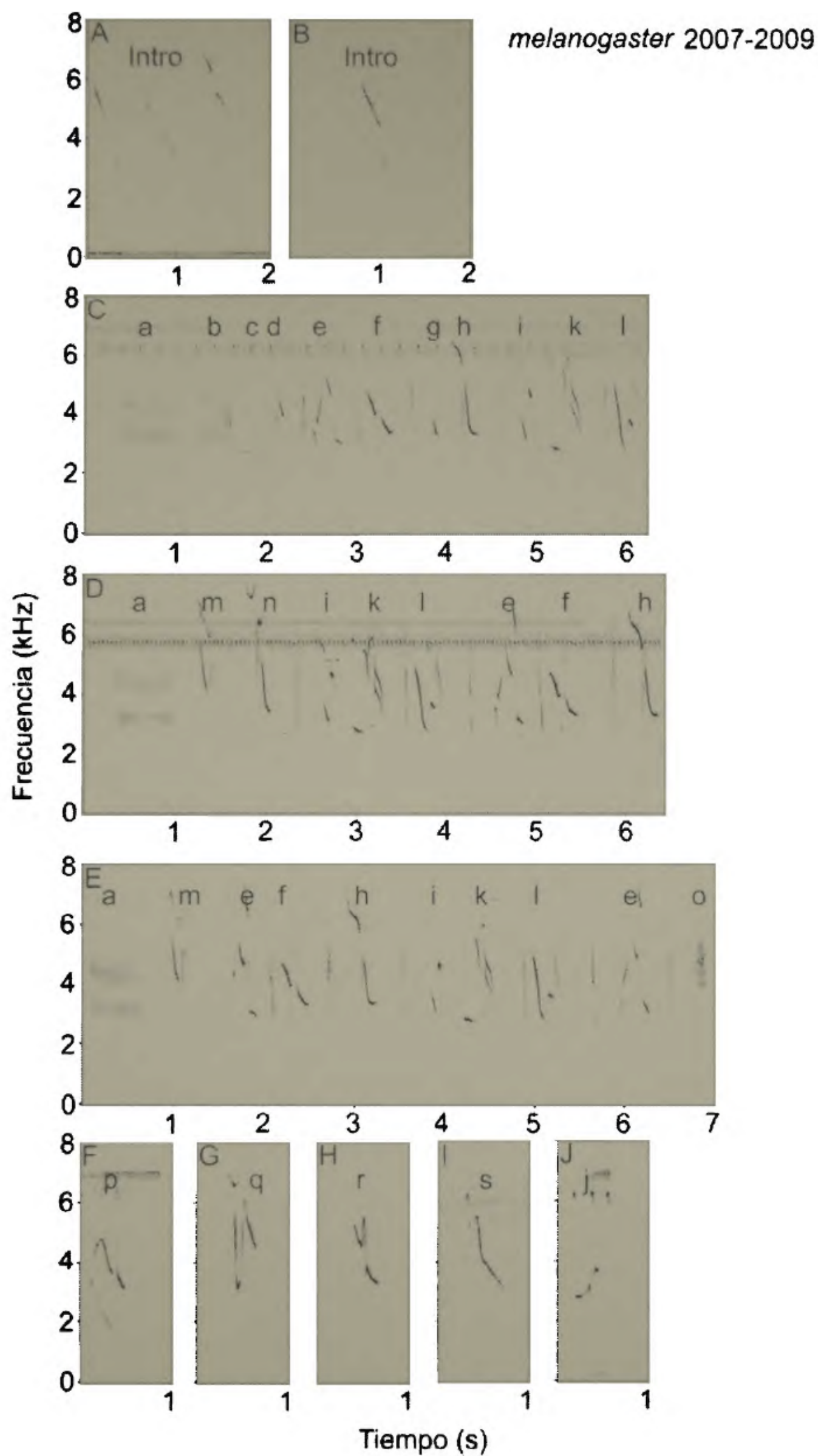


FIGURA S4. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila* "xumanxu". A) Canto (MR1, Coxilha Rica), B) Nota (MR1, Coxilha Rica), y C) Nota (MR1, Coxilha Rica). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

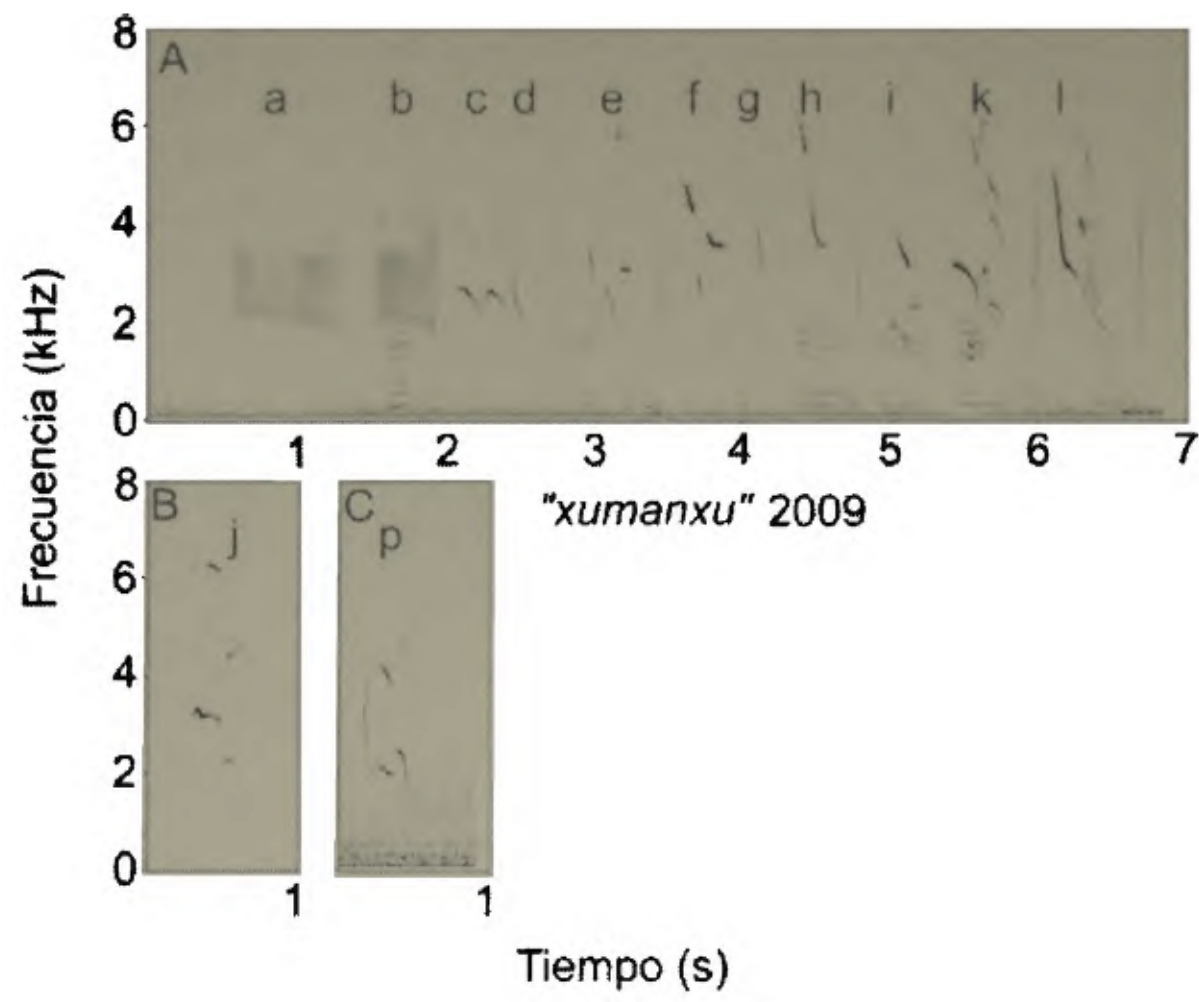


FIGURA S5. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila minuta*. A) Canto (PAS7, Caracas), B) Canto (PAS19, Caracas), C) Canto (PAS1, Caracas), y D) Canto (EM21, Aeropuerto Tocumún). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

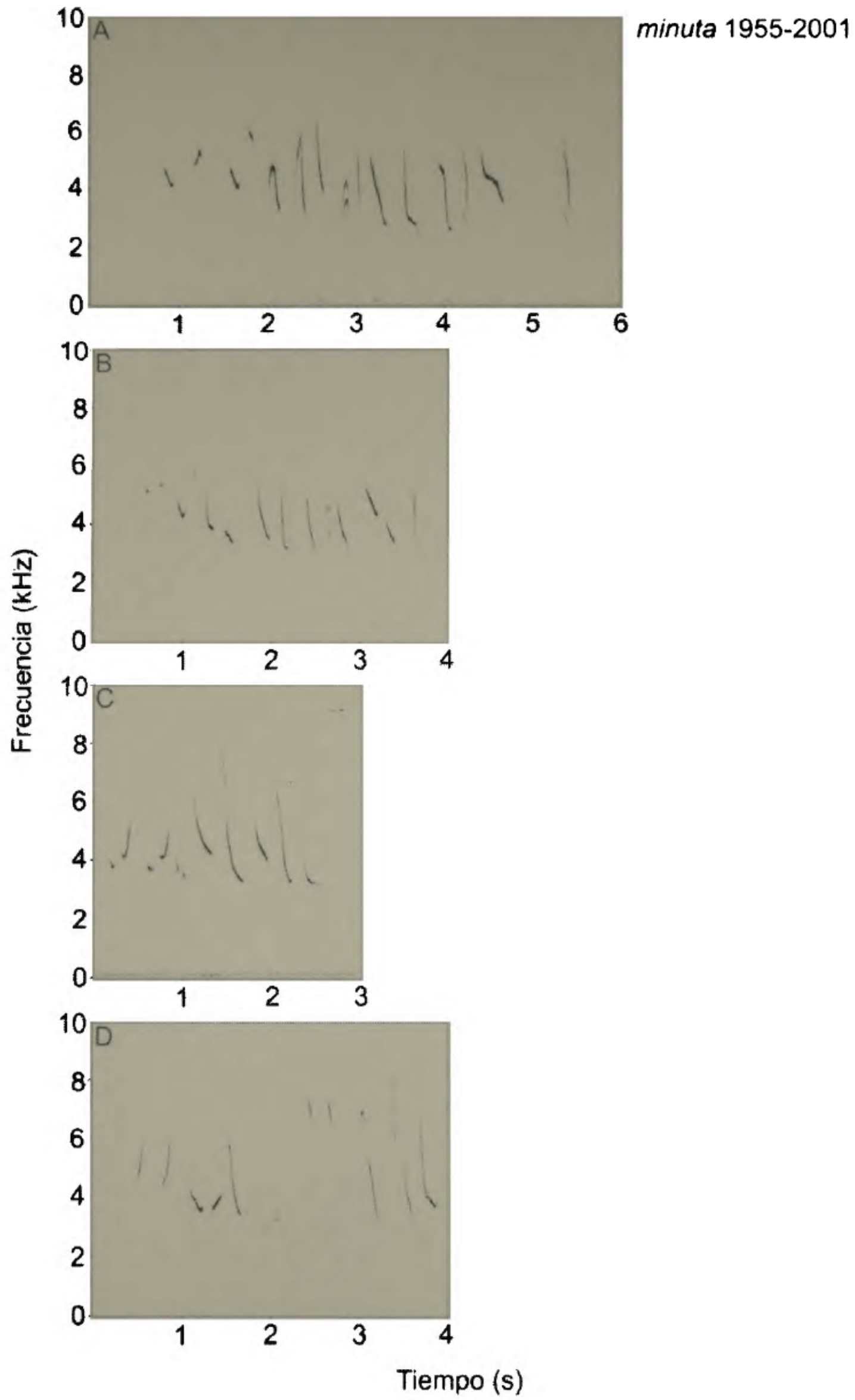


FIGURA S6. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* (regiolecto Formosa). A) Intro (47, Ea. El Bagual), B) Intro (52, Ea. El Bagual), C) Canto (47, Ea. El Bagual), D) Canto (52, Ea. El Bagual), E) Canto (52, Ea. El Bagual), F) Nota (50, Ea. El Bagual), G) Nota (50, Ea. El Bagual), H) Nota (50, Ea. El Bagual), I) Nota (50, Ea. El Bagual), y J) Nota (56, Ea. El Bagual). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

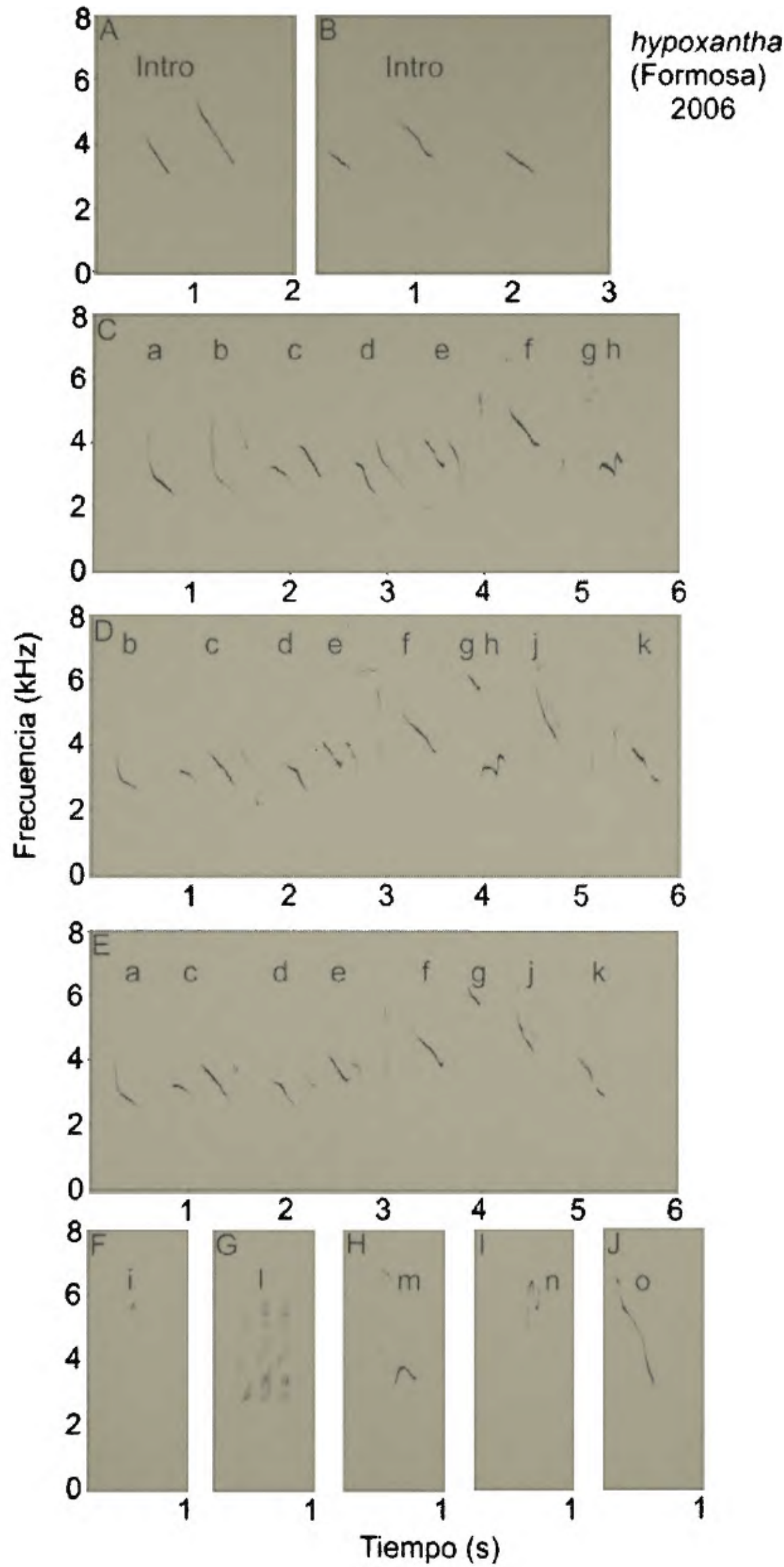


FIGURA S7. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* (regiolecto Corrientes). A) Intro (14, Mercedes), B) Intro (17, Colonia Pellegrini), C) Intro (24, Ea. Rincón del Socorro), D) Intro (24, Ea. Rincón del Socorro), E) Canto (25, Ea. Rincón del Socorro), F) Canto (14, Mercedes), G) Canto (27, Ea. Rincón del Socorro), y H) Nota (20, Ea. Rincón del Socorro). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

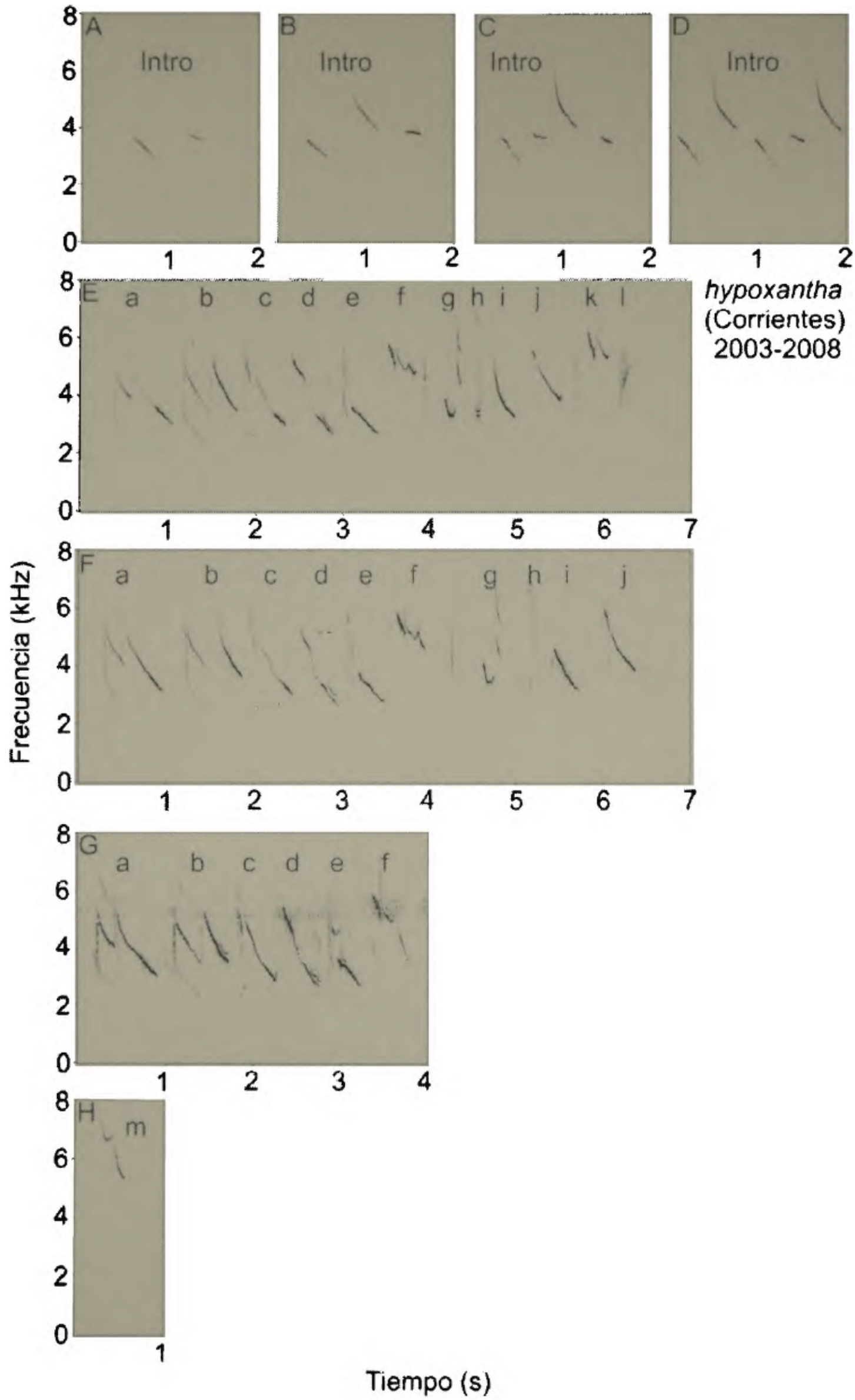


FIGURA S8. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* (regiolecto Entre Ríos). A) Intro (32, Ea. La Marita), B) Intro (32, Ea. La Marita), C) Intro (33, Ea. La Marita), D) Intro (38, Campo del Medio), E) Canto (32, Ea. La Marita), F) Canto (33, Ea. La Marita), G) Canto (38, Campo del Medio), H) Nota (32, Ea. La Marita), I) Nota (32, Ea. La Marita), J) Nota (35, Ea. La Marita), y K) Nota (38, Campo del Medio). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

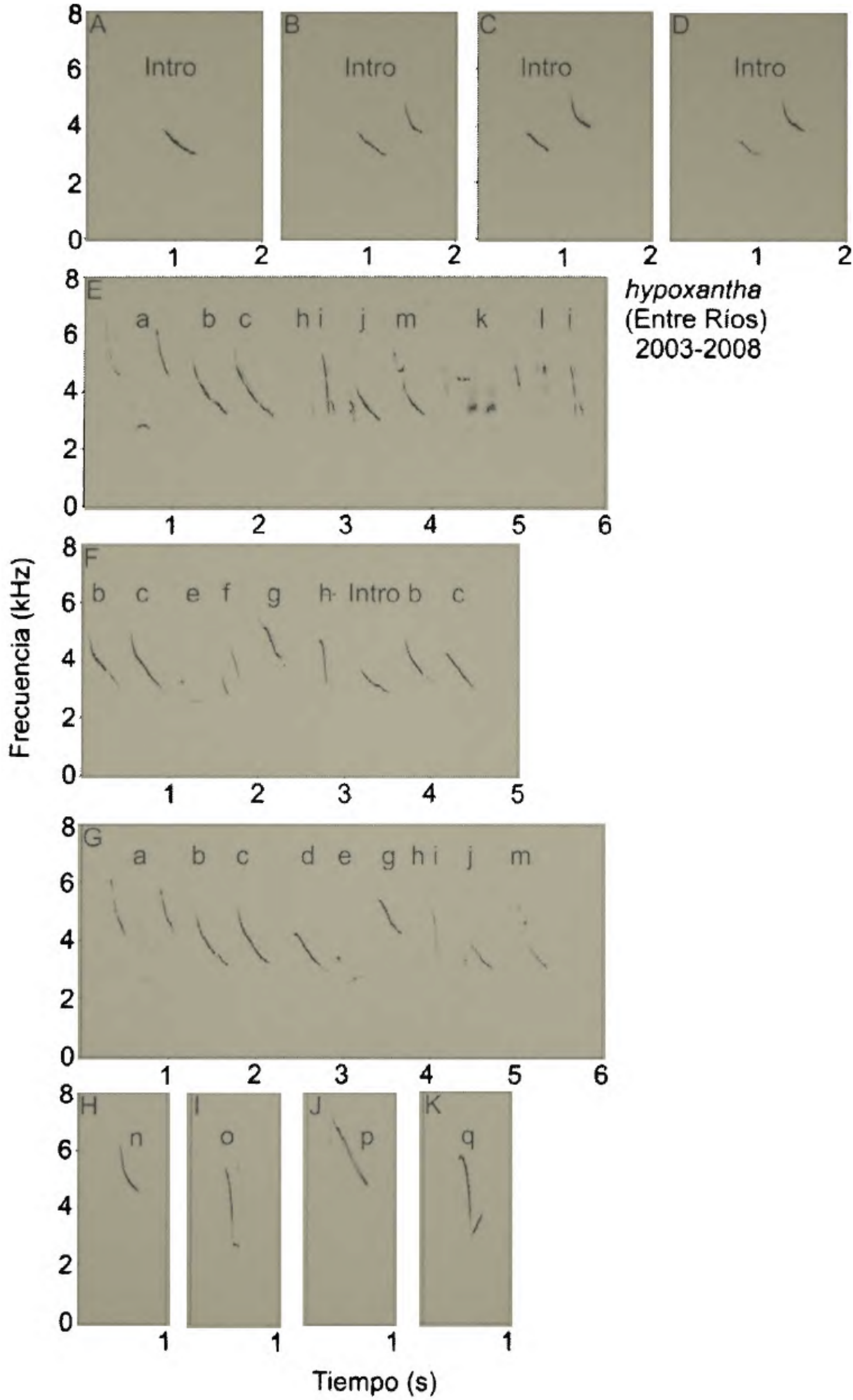


FIGURA S9. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* (regiolecto Bolivia). A) Intro (SM68, Trinidad), B) Intro (SM68, Trinidad), C) Intro (SM68, Trinidad), D) Intro (SM68, Trinidad), E) Canto parcial (SM69, Trinidad), y F) Canto parcial (SM69, Trinidad). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

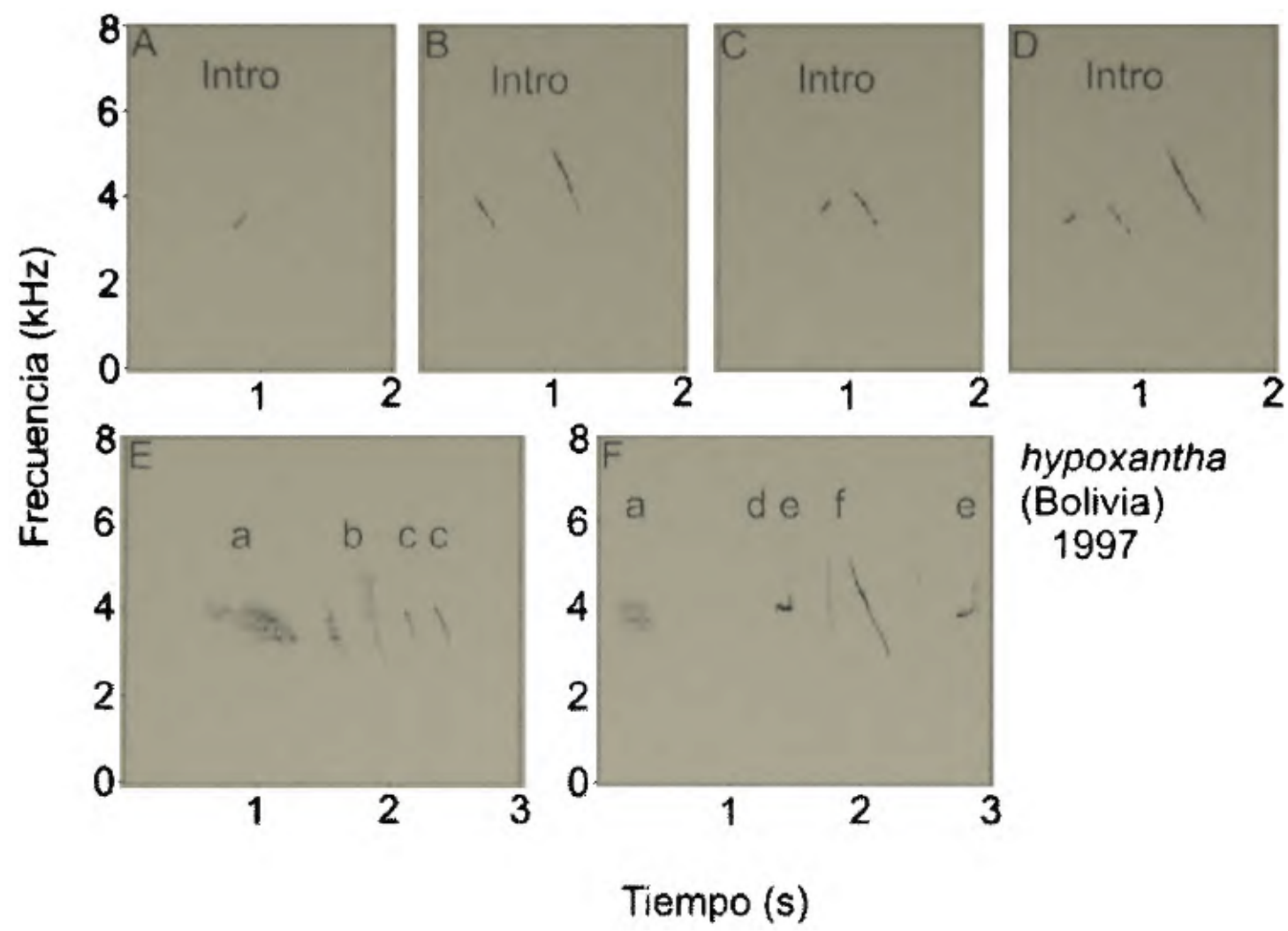


FIGURA S10. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* 1971 (regiolecto SE Brasil). A) Intro (PAS123, Guacho), B) Intro (PAS125, Guacho), C) Canto (PAS124, Guacho), D) Canto (PAS125, Guacho), E) Canto (PAS124, Guacho), F) Nota (PAS124, Guacho), y G) Nota (PAS123, Guacho). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

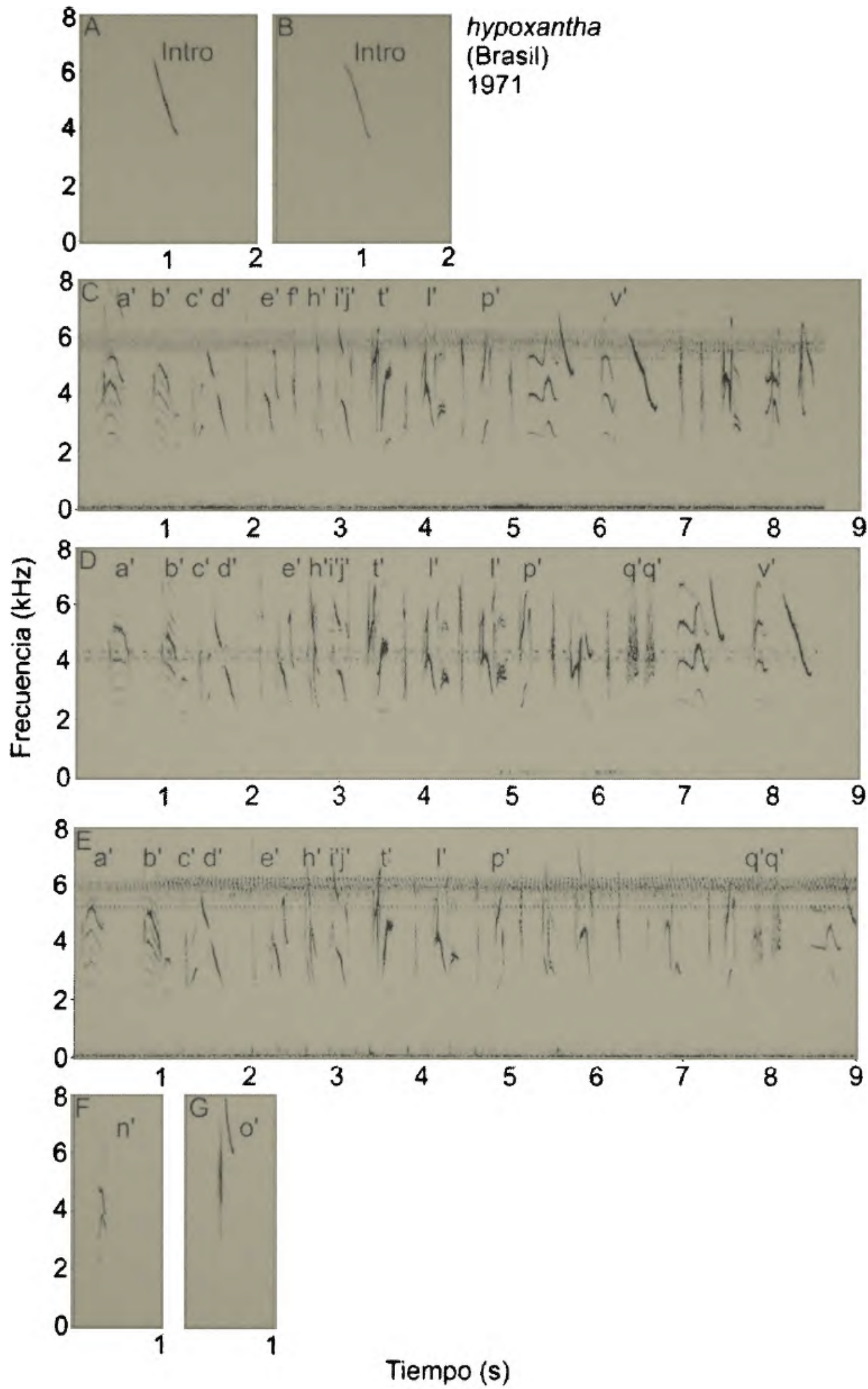


FIGURA S11. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypoxantha* 2006-2009 (regiolecto SE Brasil). A) Intro (MR115, Capão Alto), B) Intro (MR101, Coxilha Rica), C) Intro (MR119), D) Intro (82, Fazenda Socorro), E) Canto (MR115, Capão Alto), F) Canto (MR116, Capão Alto), G) Canto (MR117, Capão Alto), H) Nota (MR115, Capão Alto), I) Nota (MR115, Capão Alto), J) Nota (MR116, Capão Alto), K) Nota (MR116, Capão Alto), y L) Nota (MR106, Faz Chapadão-Rio das Perdizes). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

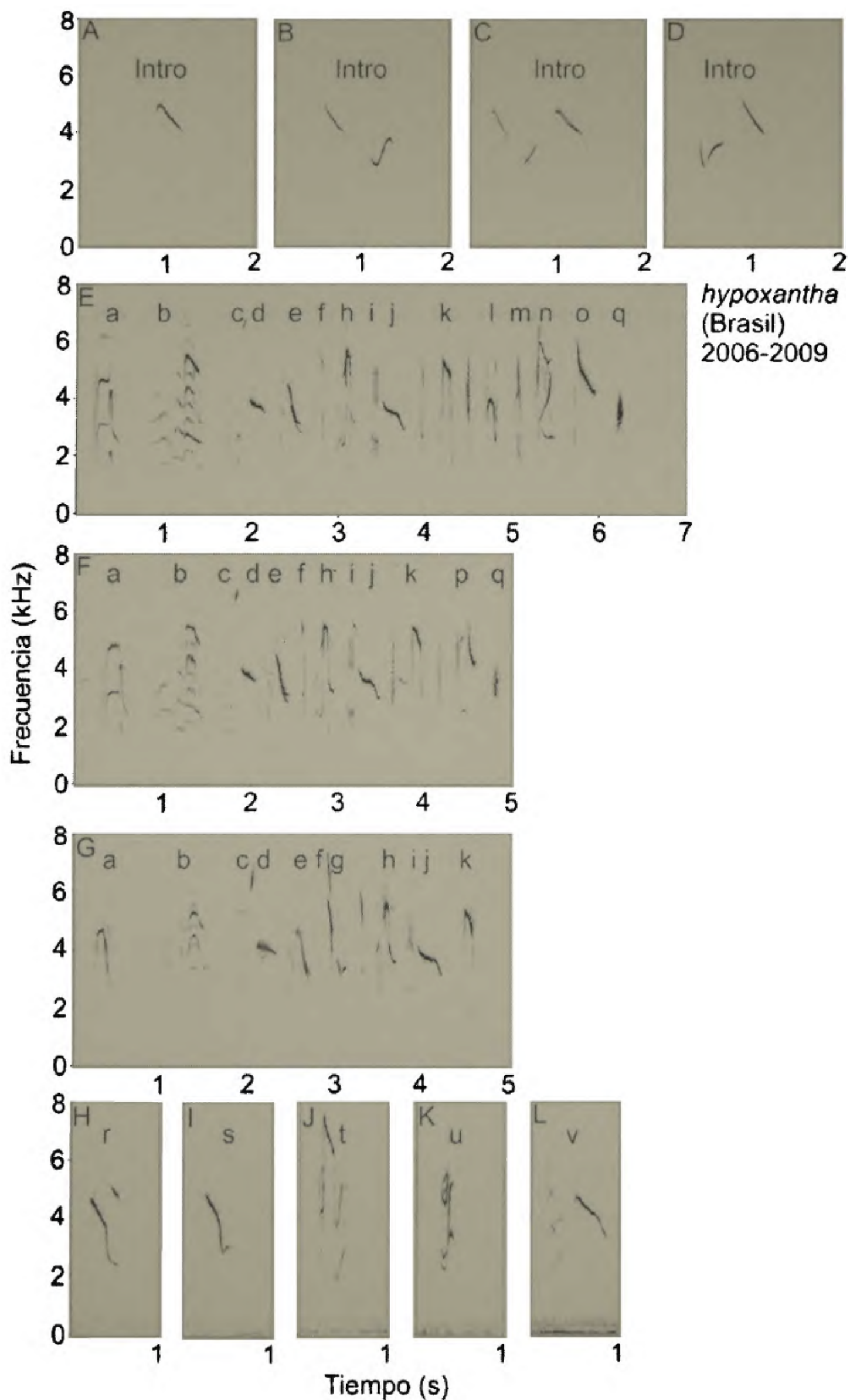


FIGURA S12. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila "uruguayana"* 2009 (regiolecto Corrientes). A) Intro (2, Ea. Rincón del Socorro), B) Canto (2, Ea. Rincón del Socorro), C) Canto (2, Ea. Rincón del Socorro), y D) Nota (2, Ea. Rincón del Socorro). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

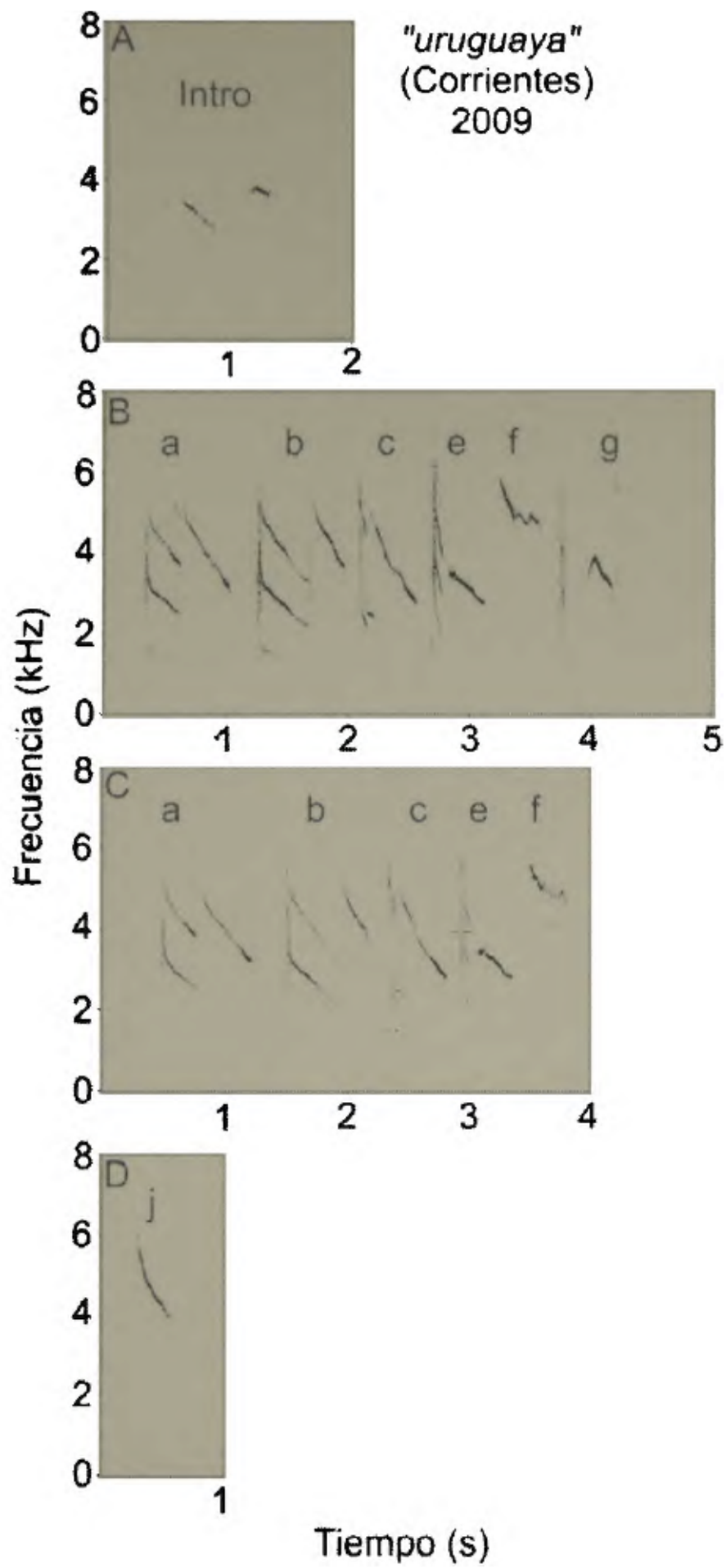


FIGURA S13. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila "uruguayana"* 2009 (regiolecto SE Brasil). A) Intro (MR1, Coxilha Rica), B) Canto (MR1, Coxilha Rica), C) Canto (MR1, Coxilha Rica), D) Canto (MR1, Coxilha Rica), E) Nota (MR1, Coxilha Rica), y F) Nota (MR1, Coxilha Rica). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

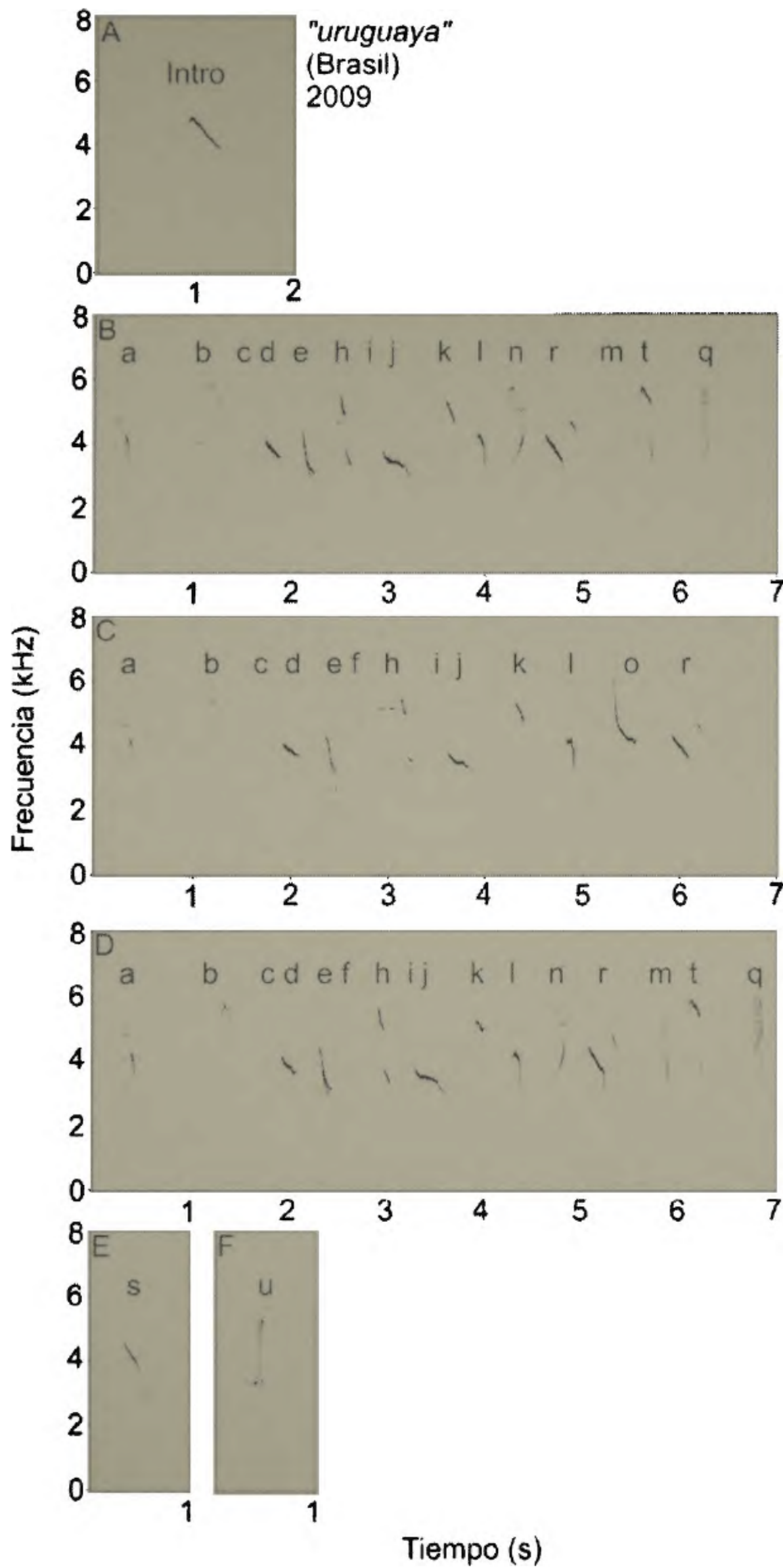


FIGURA S14. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypochroma* 1993 (regiolecto Corrientes). A) Intro (AJ18, Esteros del Iberá), B) Intro (AJ19, Esteros del Iberá), C) Canto parcial (AJ19, Esteros del Iberá), D) Canto parcial Intro (AJ19, Esteros del Iberá), E) Nota (AJ19, Esteros del Iberá), F) Nota (AJ19, Esteros del Iberá), G) Nota (AJ19, Esteros del Iberá), H) Nota (AJ19, Esteros del Iberá), y I) Nota (AJ19, Esteros del Iberá). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

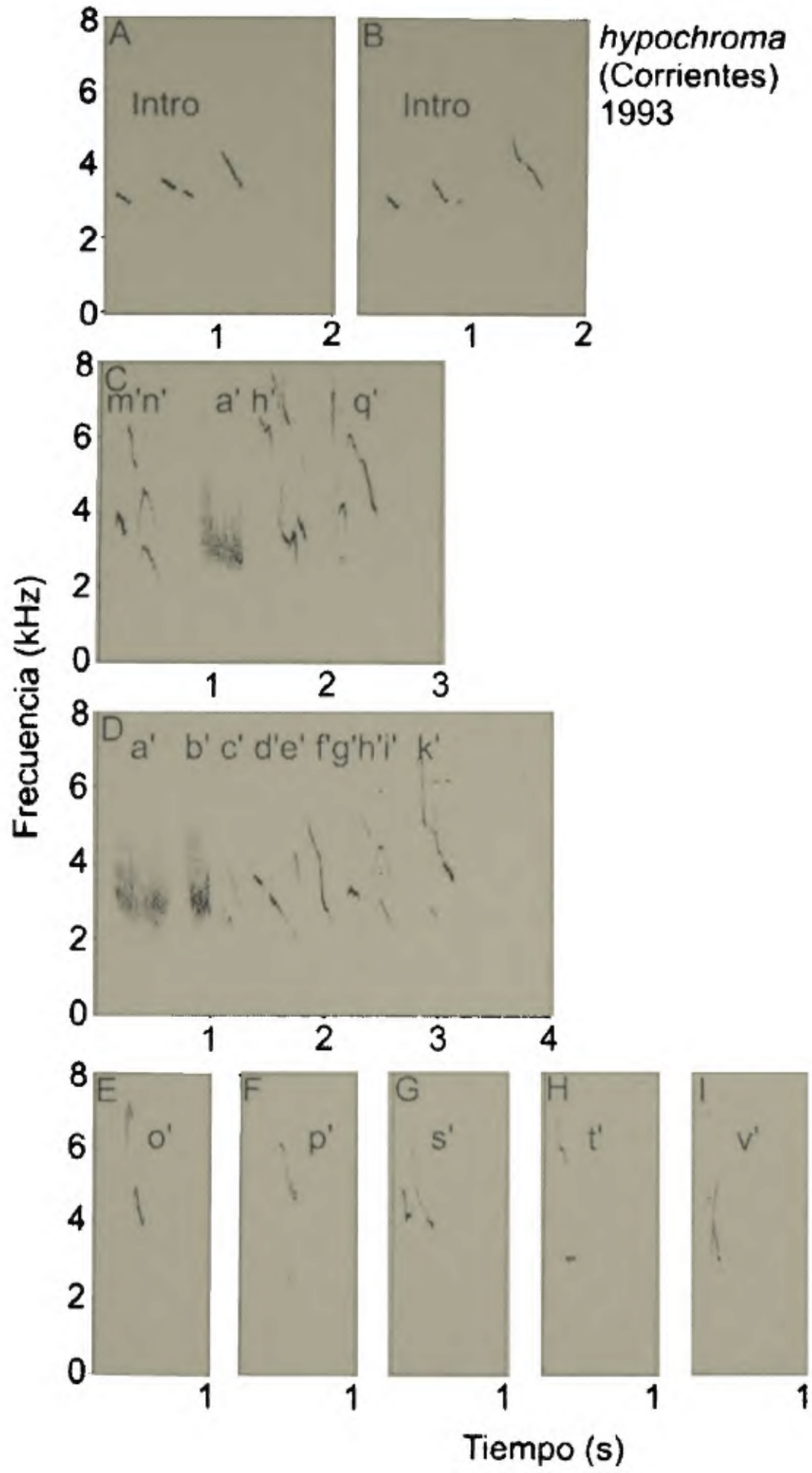


FIGURA S15. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypochroma* 2004-2008 (regiolecto Corrientes). A) Intro (16, Campo del Medio), B) Intro (7, Cnia. Pellegrini), C) Intro (11, Ea. Rincón del Socorro), D) Canto (16, Campo del Medio), E) Canto (25, Vila Bela da Santíssima Trindade), F) Canto (13, Ea. Rincón del Socorro), G) Nota (9, Ea. Rincón del Socorro), H) Nota (11, Ea. Rincón del Socorro), I) Nota (11, Ea. Rincón del Socorro), J) Nota (13, Ea. Rincón del Socorro), K) Nota (12, Ea. Rincón del Socorro), L) Nota (13, Ea. Rincón del Socorro) y M) Nota (16, Campo del Medio). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

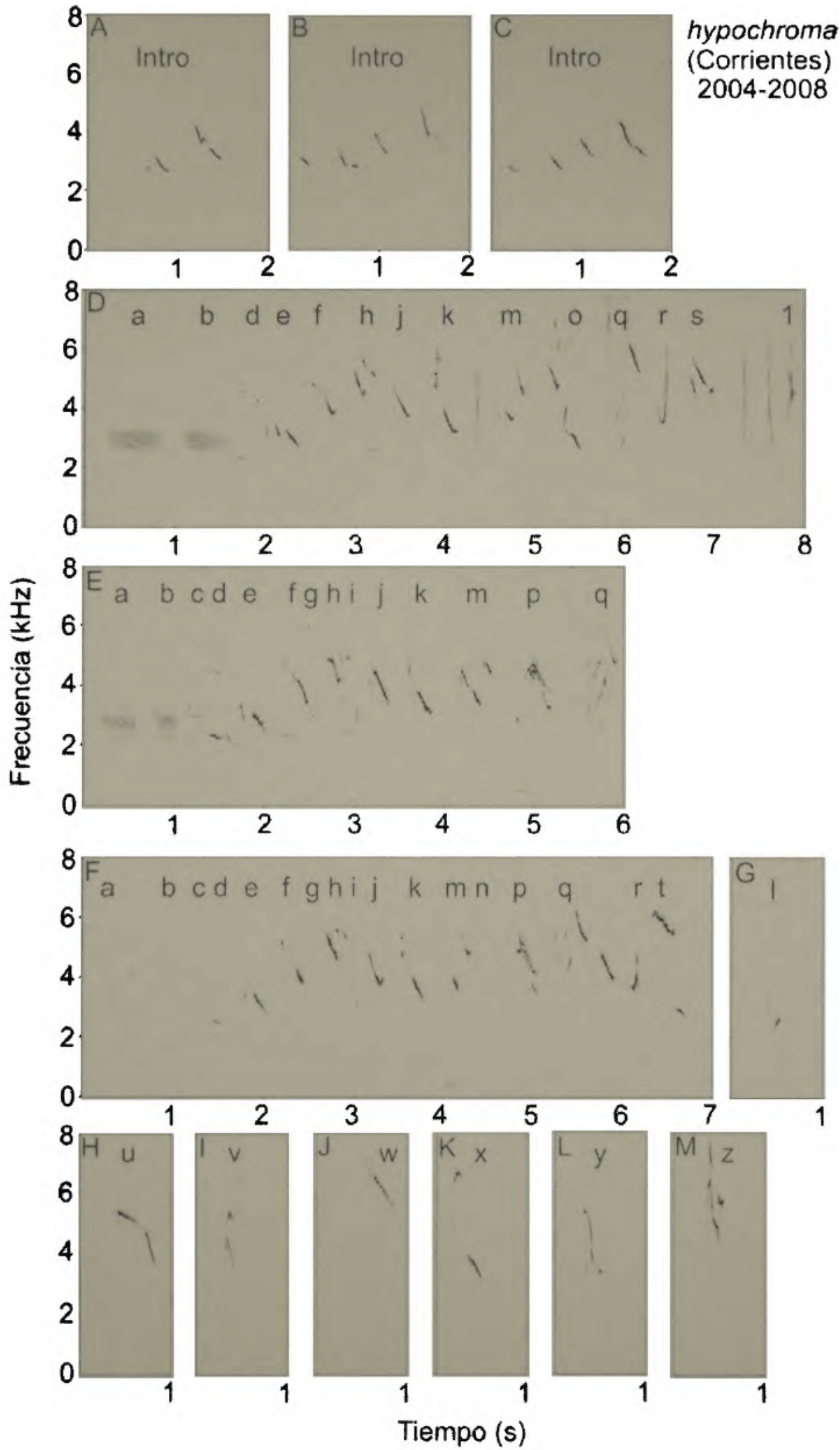


FIGURA S16. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila hypochroma* 2009 (regiolecto Bolivia). A) Intro (QV27, Ea. Caparú), B) Intro (QV26, Ea. Caparú), C) Canto (QV27, Ea. Caparú), D) Canto (QV27, Ea. Caparú), E) Nota (QV26, Ea. Caparú), F) Nota (QV27, Ea. Caparú), G) Nota (QV27, Ea. Caparú), y H) Nota (QV27, Ea. Caparú). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

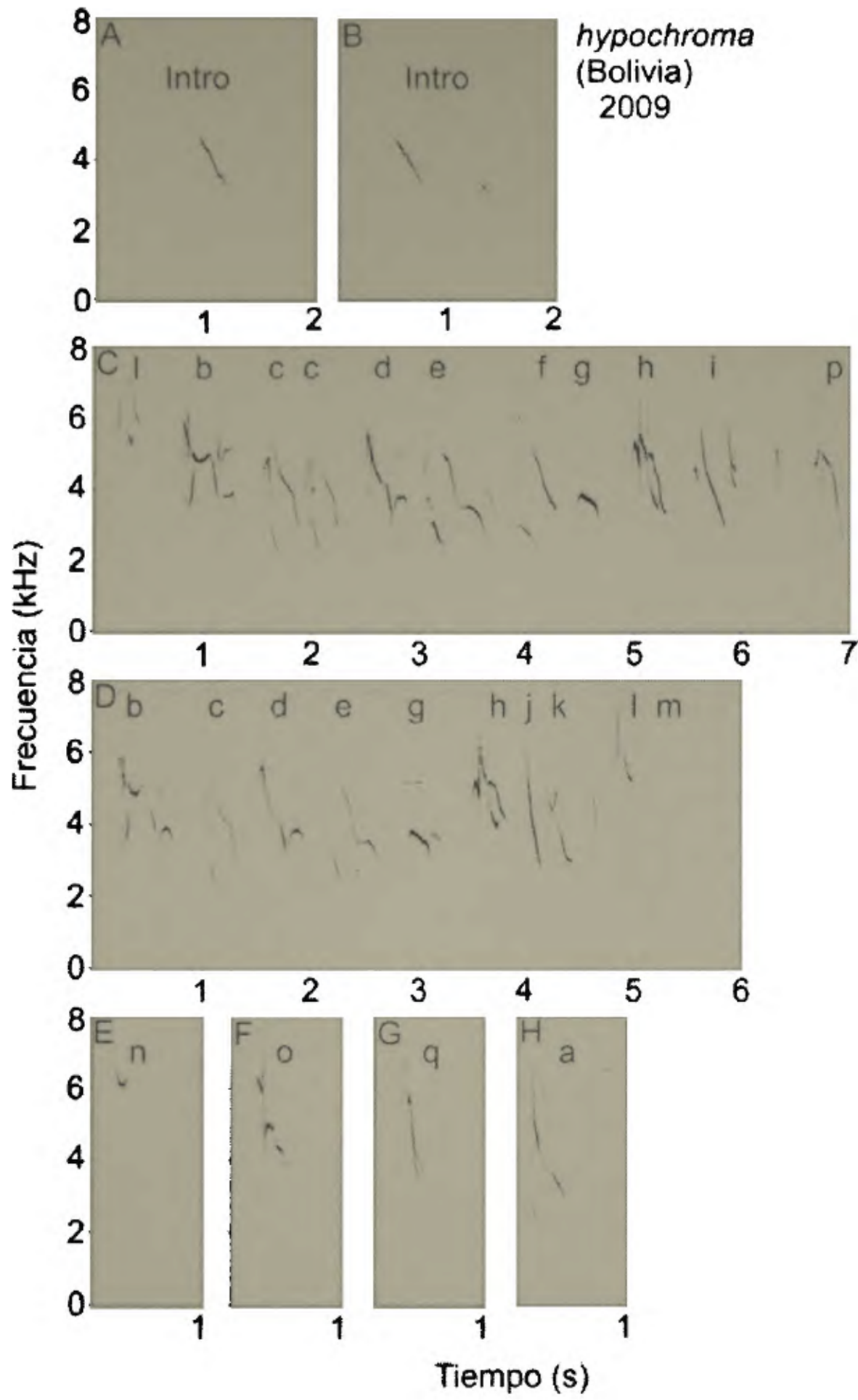


FIGURA S17. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila cinnamomea* (tomado de Areta 2008). A) Inicio y porción media del canto y llamado de *S. cinnamomea* en 2003-2007 mostrando delimitación de tipos de notas; canto (5, Rincón del Socorro) y llamado (5, Rincón del Socorro), B) Inicio y porción media del canto y llamado en 1991-1993 (arriba, AJ21, Mercedes), y en 2003-2007 (abajo, 5, Rincón del Socorro), C) Llamado en 2003-2007 (14, Lorenzo Geyres). Homologías inferidas se describen mediante el uso de un apóstrofe ('), signo de pregunta (?) denota dudas respecto a la homología. Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

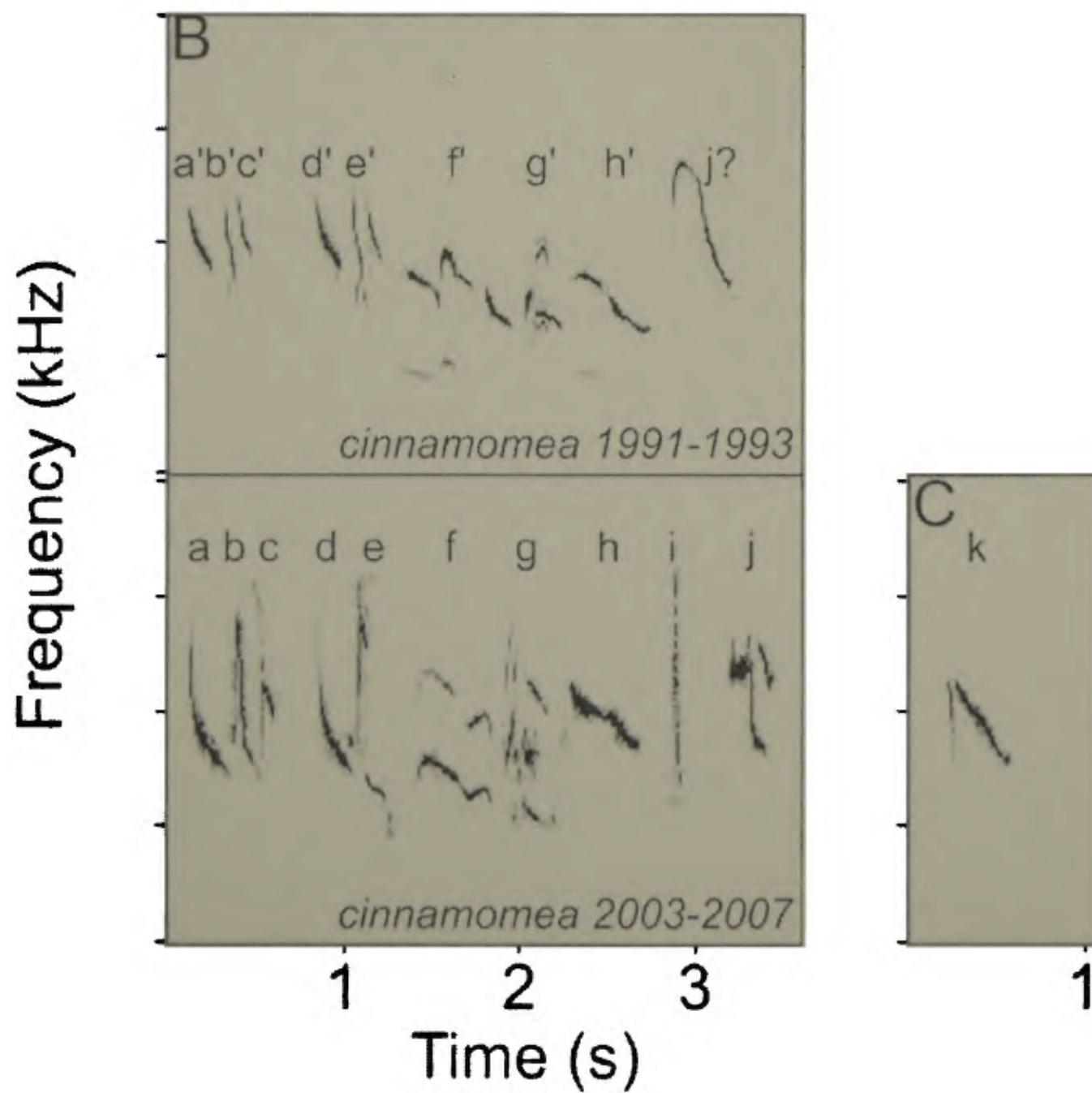
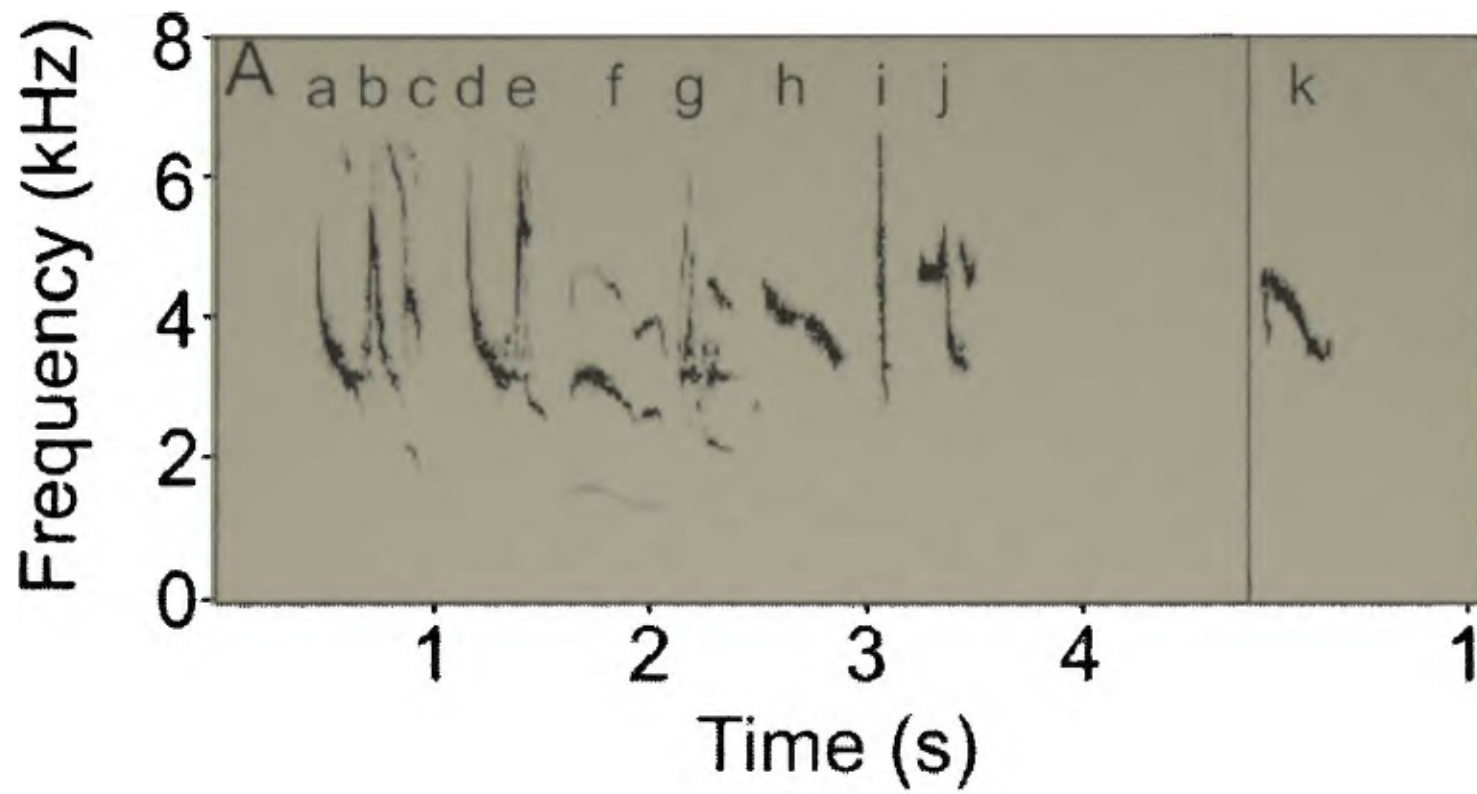


FIGURA S18. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila ruficollis* 2003 (regiolecto Alto Madidi). A) Intro (BH89, Alto Madidi), B) Intro (BH90, Alto Madidi), C) Intro (BH91, Alto Madidi), D) Canto (BH89, Alto Madidi), E) Nota (BH88, Alto Madidi), F) Nota (BH88, Alto Madidi), y G) Nota (BH88, Alto Madidi). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

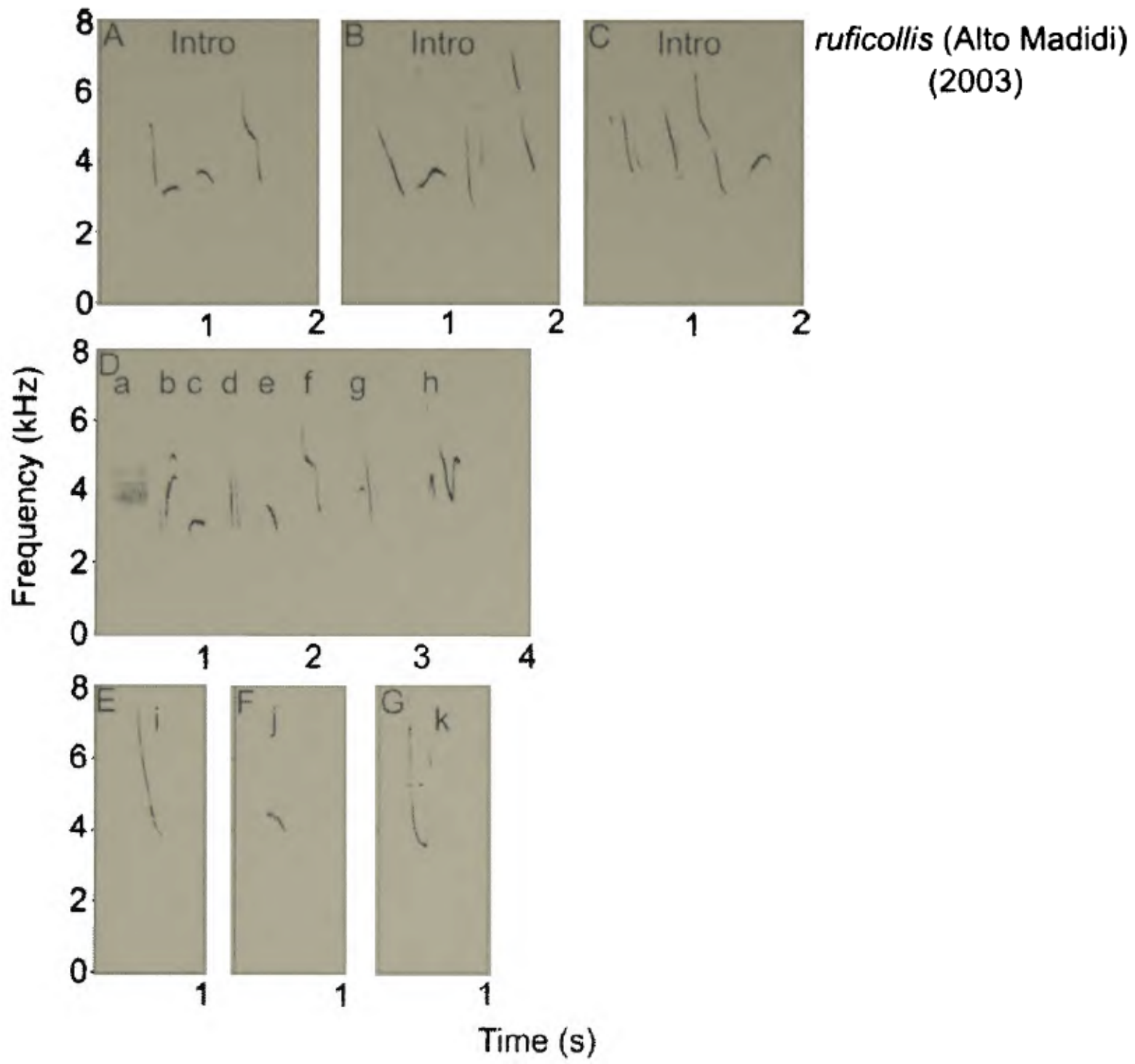


FIGURA S19. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila ruficollis*. A) Introducción con dos notas (6, Arroyo Baru), B) Introducción con tres notas (34, Gualeguaychú), C) Canto (34, Gualeguaychú), D) Canto (11, San Salvador), E) Canto (6, Arroyo Baru), F) Llamado descendente (34, Gualeguaychú), G) Llamado plano (34, Gualeguaychú), H) Llamado plano (6, Arroyo Baru). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

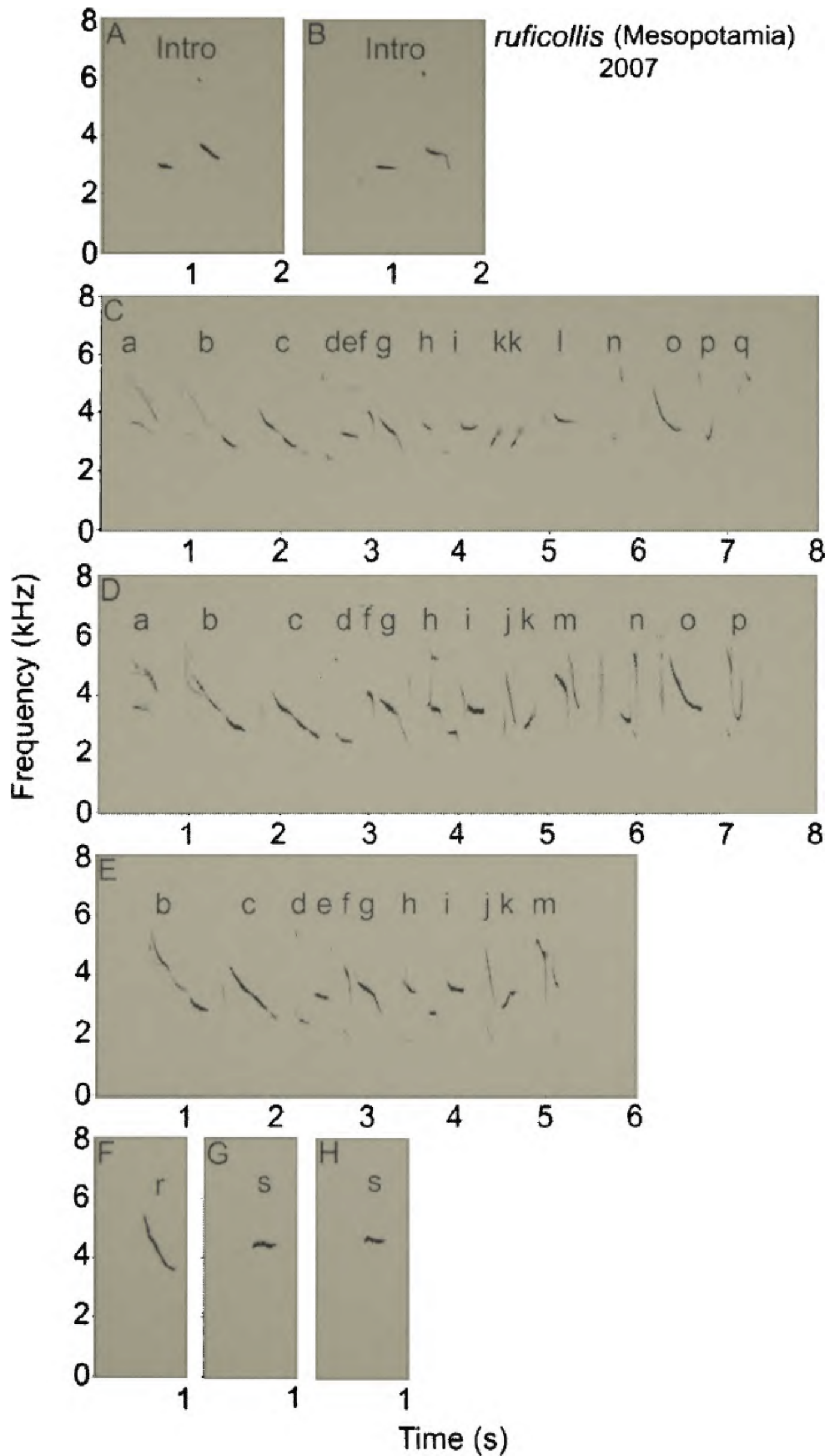


FIGURA S20. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila "caraguata"*. A) Intro con dos notas (1, Las Piedras), B) Introducción con tres notas (1, Las Piedras), C) Canto (2, Ibicuy), D) Canto (3, Gualeguaychú), E) Canto (1, Las Piedras), F) Llamado descendente (3, Gualeguaychú), G) Llamado descendente (1, Las Piedras-5), H) Llamado plano (2, Ibicuy). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

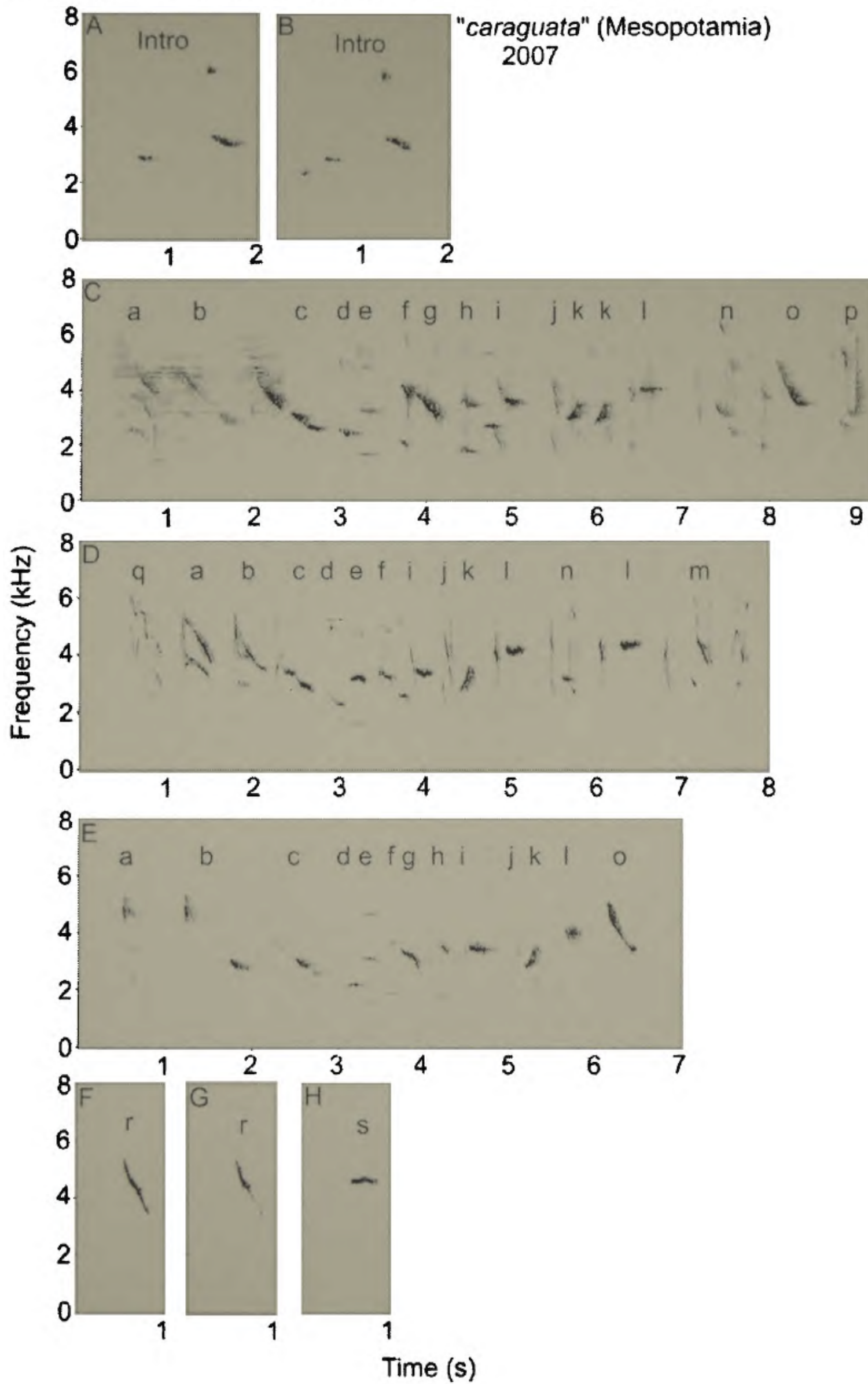


FIGURA S21. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila palustris* y *S. zelichi* (tomado de Areta 2008). A) Canto completo y llamado de *S. palustris* en 2003-2007 mostrando delimitación de tipos de notas; canto (10, Ea. Rincón del Socorro) y llamado (5, Ea. Rincón del Socorro), B) Inicio y porción media del canto en 1991-1993 de *S. palustris* (arriba, AJ30, Mercedes) y *S. zelichi* (abajo, MP3, Gualeguaychú), C) Porción media y final del canto en 1991-1993 de *S. palustris* (arriba, MP32, Gualeguaychú) y *S. zelichi* (abajo, MP3, Gualeguaychú), D) Cantos completos en 2003-2007 de *S. palustris* (arriba, 10, Rincón del Socorro) y *S. zelichi* (abajo, 2, Rincón del Socorro), E) Llamados en 2003-2007 de *S. palustris* (arriba, 5, Rincón del Socorro) y *S. zelichi* (abajo, 2, Rincón del Socorro). Homologías inferidas se describen mediante el uso de un apóstrofe ('). Las notas 1, 2, 3, y notas con apóstrofe sólo fueron registradas durante los 1990's tempranos, y no en mis grabaciones de 2003-2007. Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

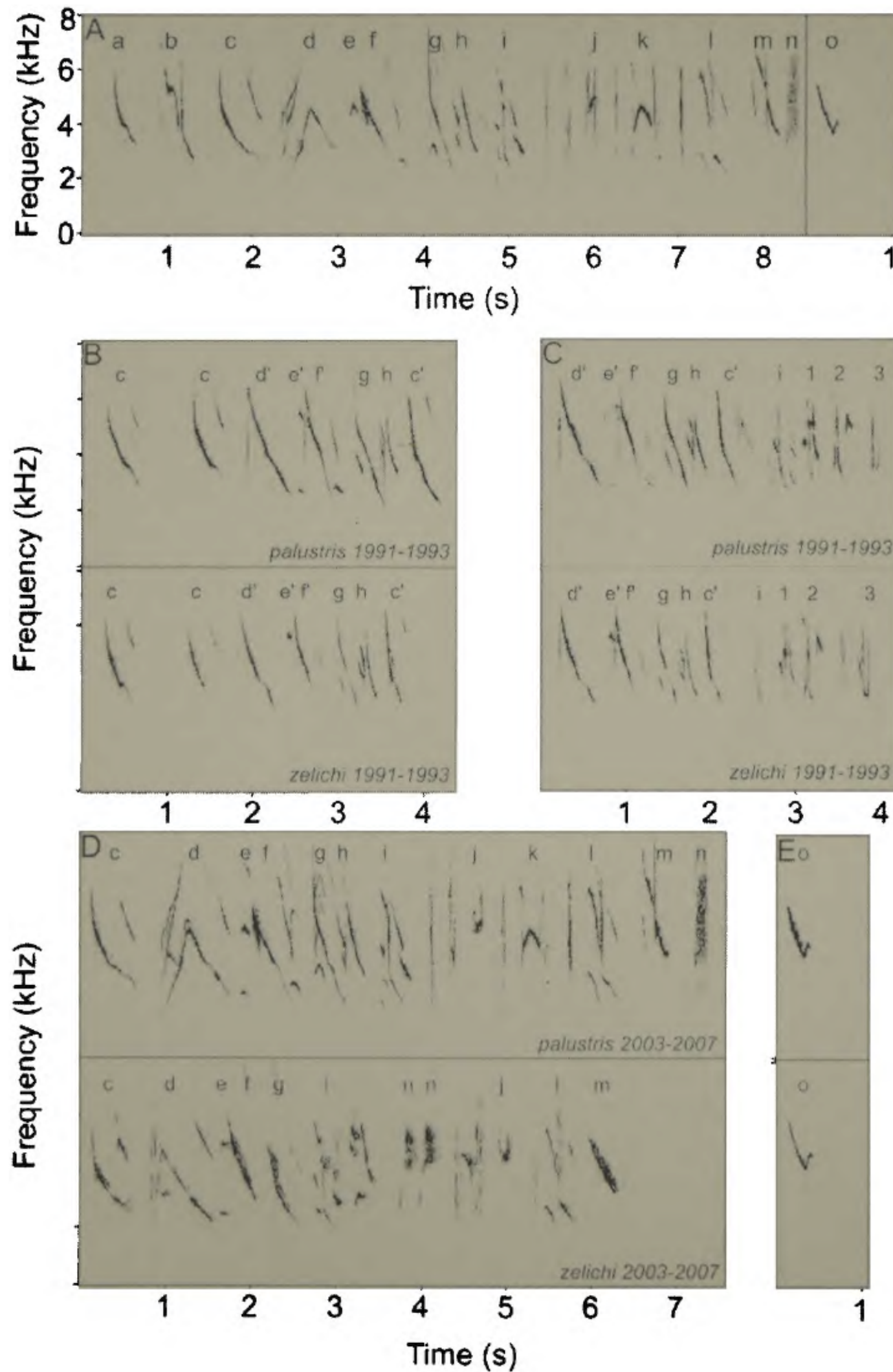


FIGURA S22. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila nigrorufa* 1994. A) Canto parcial (SM2, Flor d'Oro), y B) Notas (SM2, Flor d'Oro). Ver Tabla 5 (sólo indica presencia de cada nota en la forma).

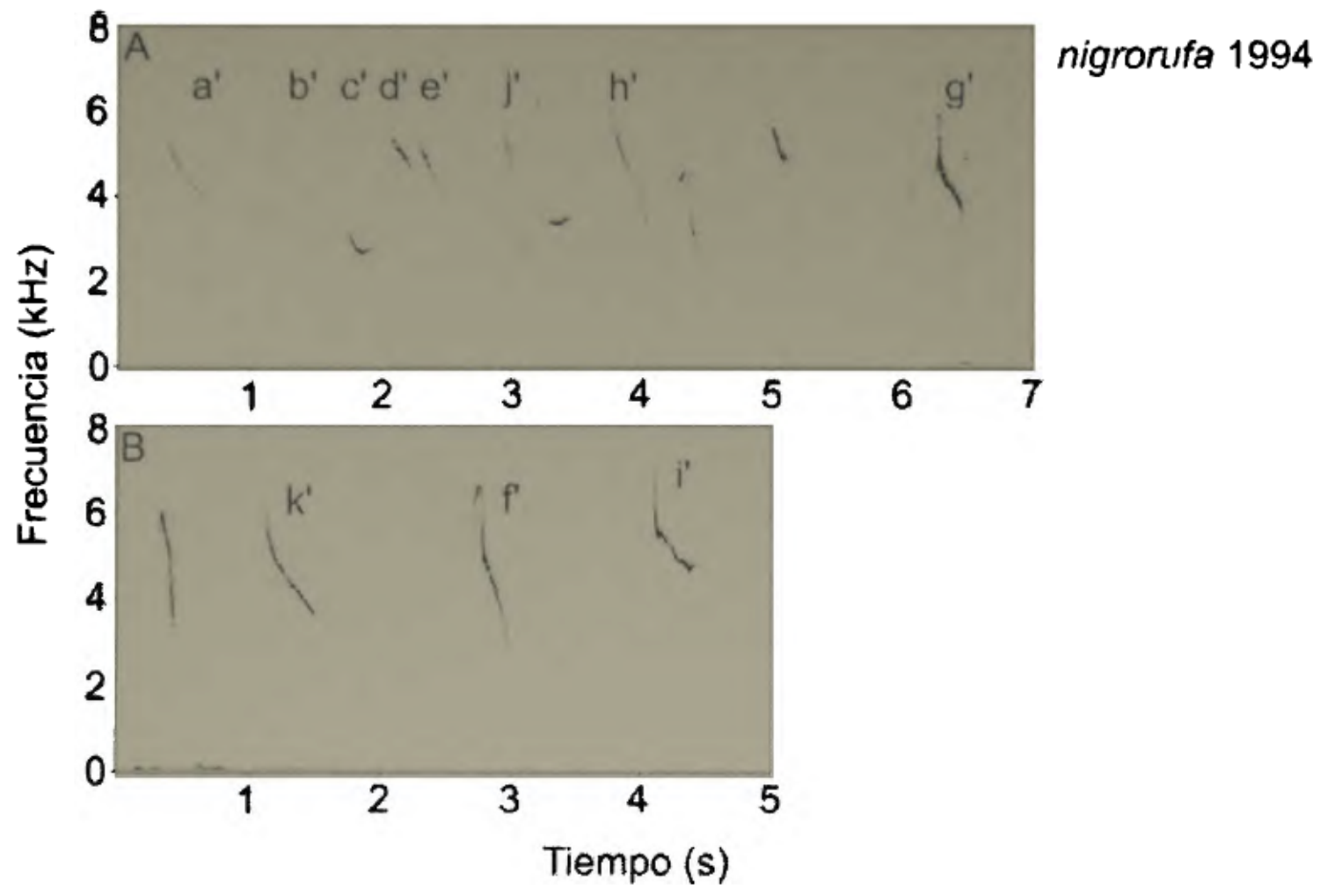


FIGURA S23. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila nigrorufa* 2008. A) Canto parcial (4, Vila Bela da Santissima Trindade), B) Canto parcial (5, Vila Bela da Santissima Trindade), C) Nota (8, Vila Bela da Santissima Trindade) y D) Notas (5, Vila Bela da Santissima Trindade). Ver Tabla 5 (sólo indica presencia de cada nota en la forma).

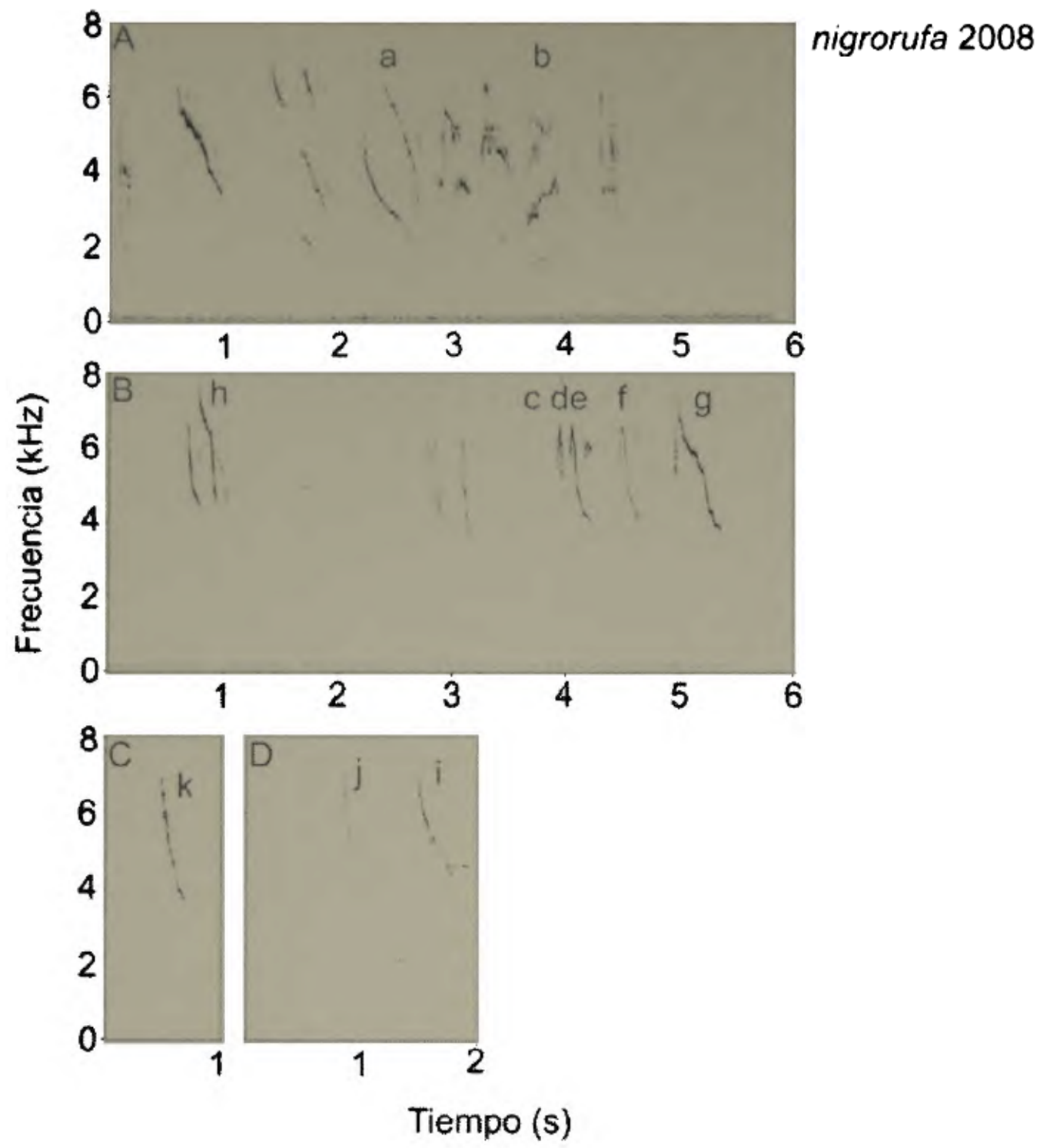


FIGURA S24. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila bouvreuil* 2007 (regiolecto Bahia). A) Intro (5, Boa Nova), B) Canto (5, Boa Nova), y C) Canto (5, Boa Nova). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

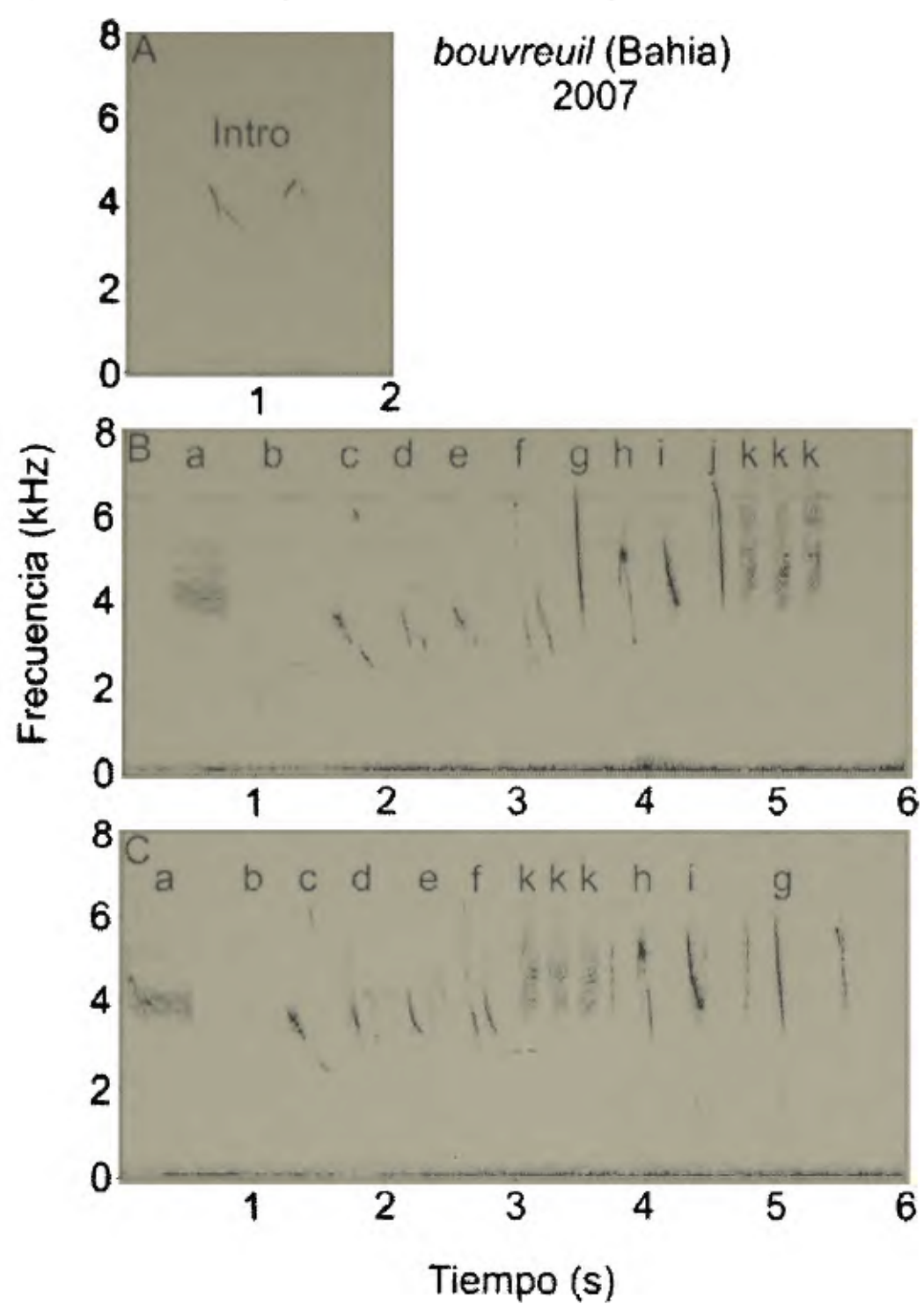


FIGURA S25. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila bouvreuil* 2007 (regiolecto São Paulo). A) Intro (2, Taiapuêba), B) Intro (3, Taiapuêba), C) Canto (2, Taiapuêba), D) Canto (2, Taiapuêba), E) Canto (3, Taiapuêba), F) Nota (4, Taiapuêba), y G) Nota (4, Taiapuêba). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

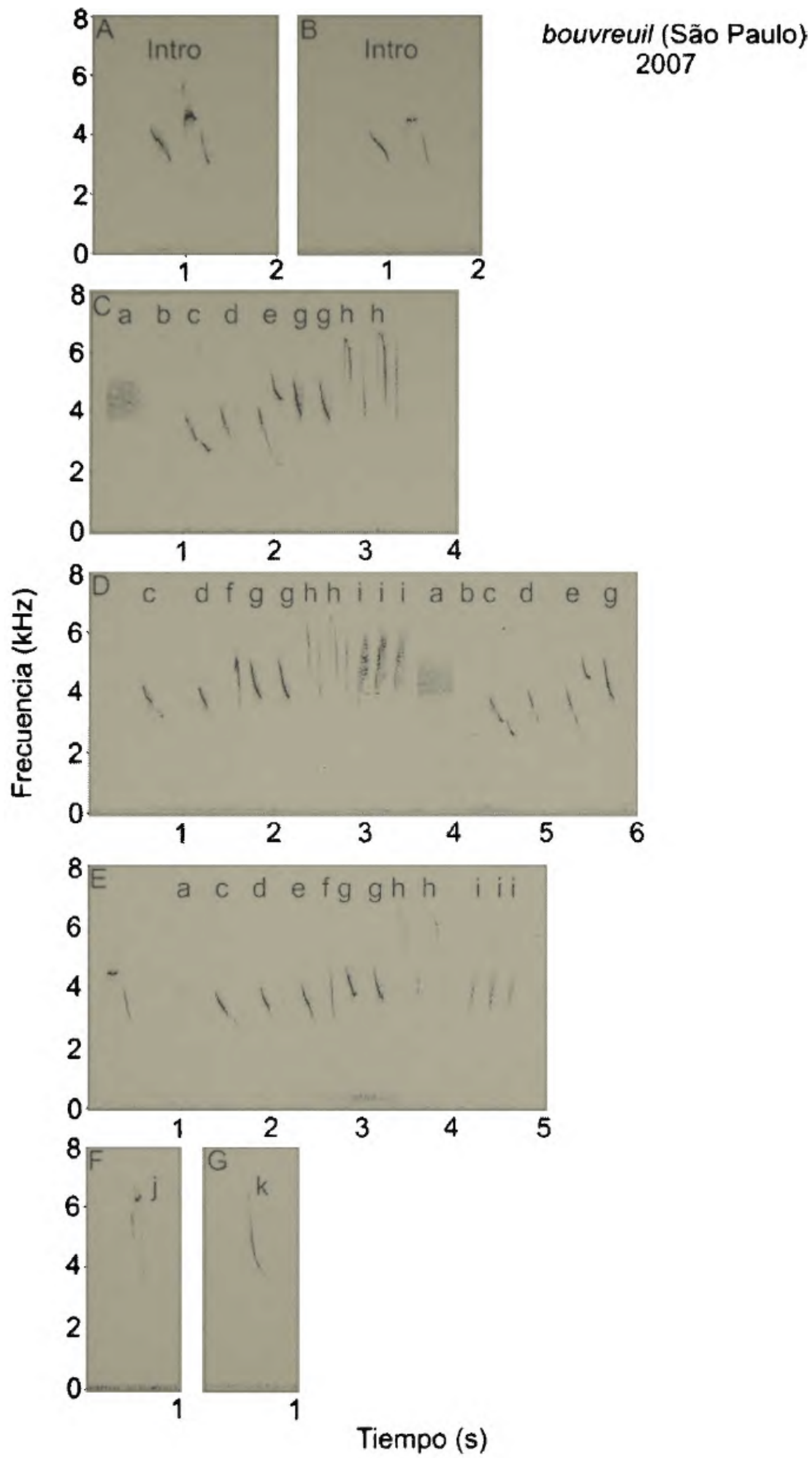


FIGURA S26. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila pileata* 2005-2007 y 1997 (Corrientes). A) Intro 2005-2007 (4, Rincón Santa María), B) Canto 2005-2007 (1, 4, Rincón Santa María), C) Canto 2005-2007 (3, Rincón Santa María), y D) Canto 1997 (12, Ea. San Juan Poriahú). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

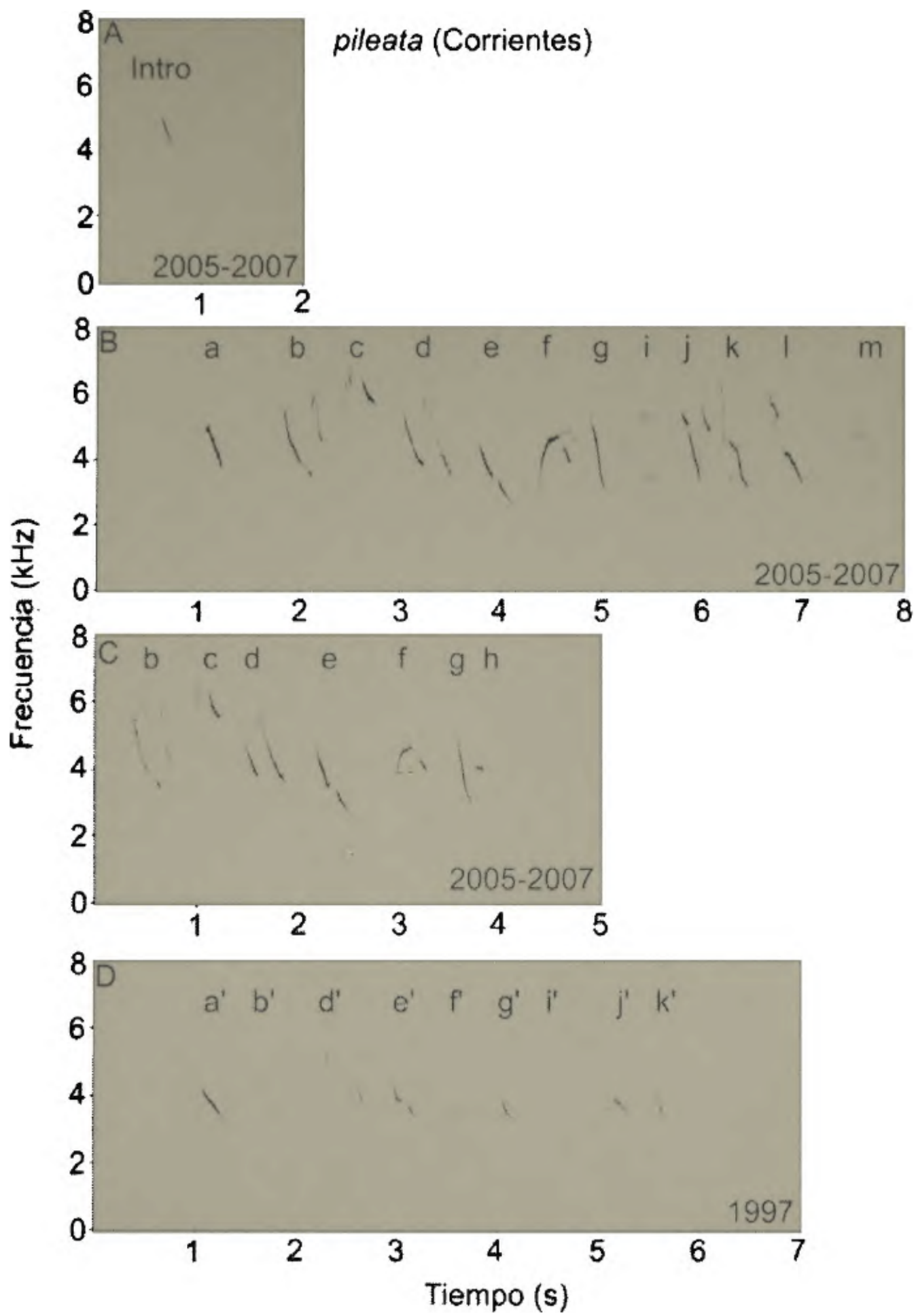


FIGURA S27. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila pileata* 2002 y 2005 (Guarani). A) Intro 2005 (6, Campo San Juan), B) Intro 2005 (6, Campo San Juan), C) Intro 2002 (RF11, Ea. La Yegreña), D) Intro 2002 (RF11, Ea. La Yegreña), E) Canto 2005 (6, Campo San Juan), y F) Canto 2002 (RF11, Ea. La Yegreña). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

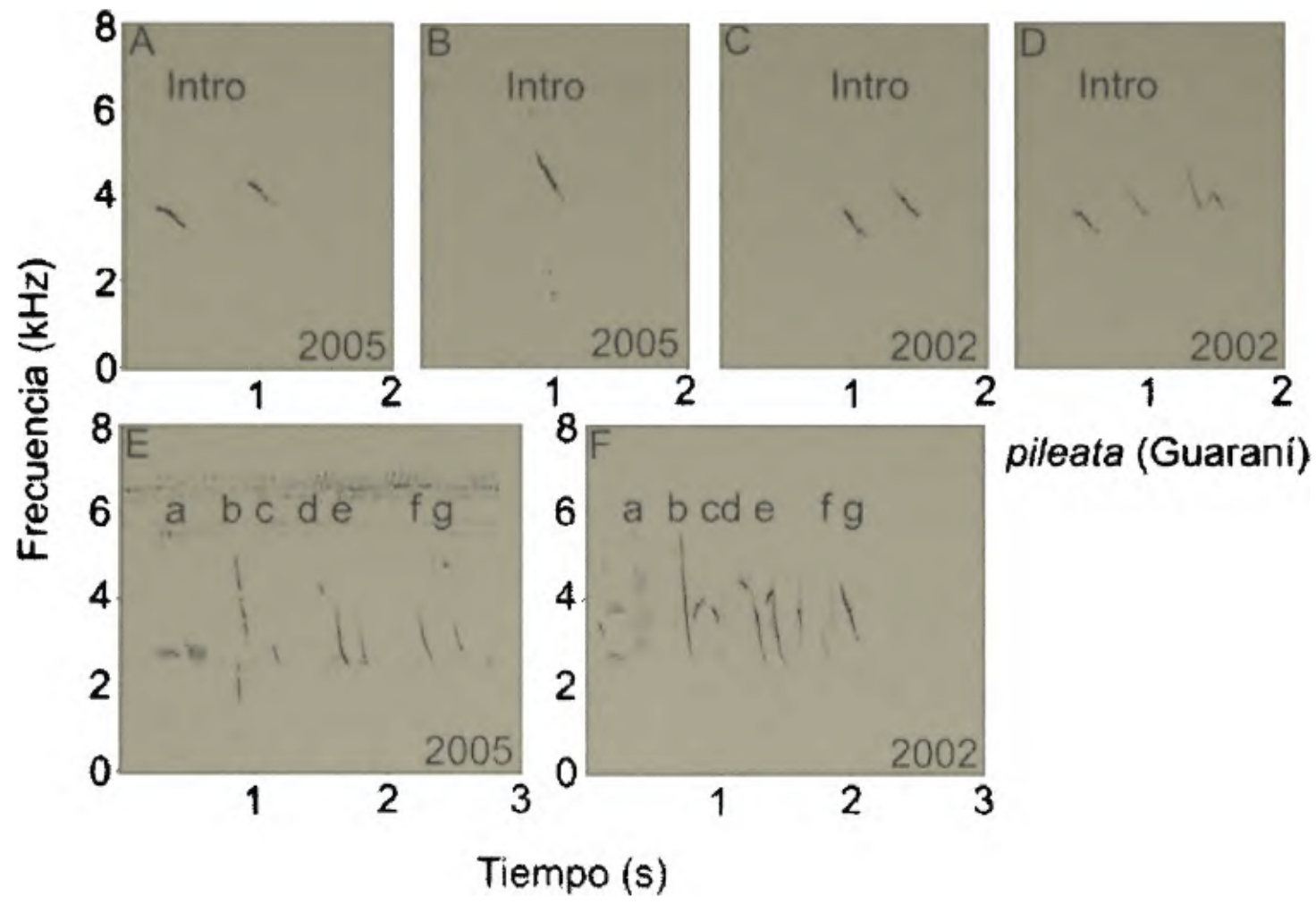


FIGURA S28. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila pileata* 1999 (São Paulo). A) Canto (CM14, Serra da Canastra), y B) Nota (CM14, Serra da Canastra). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.

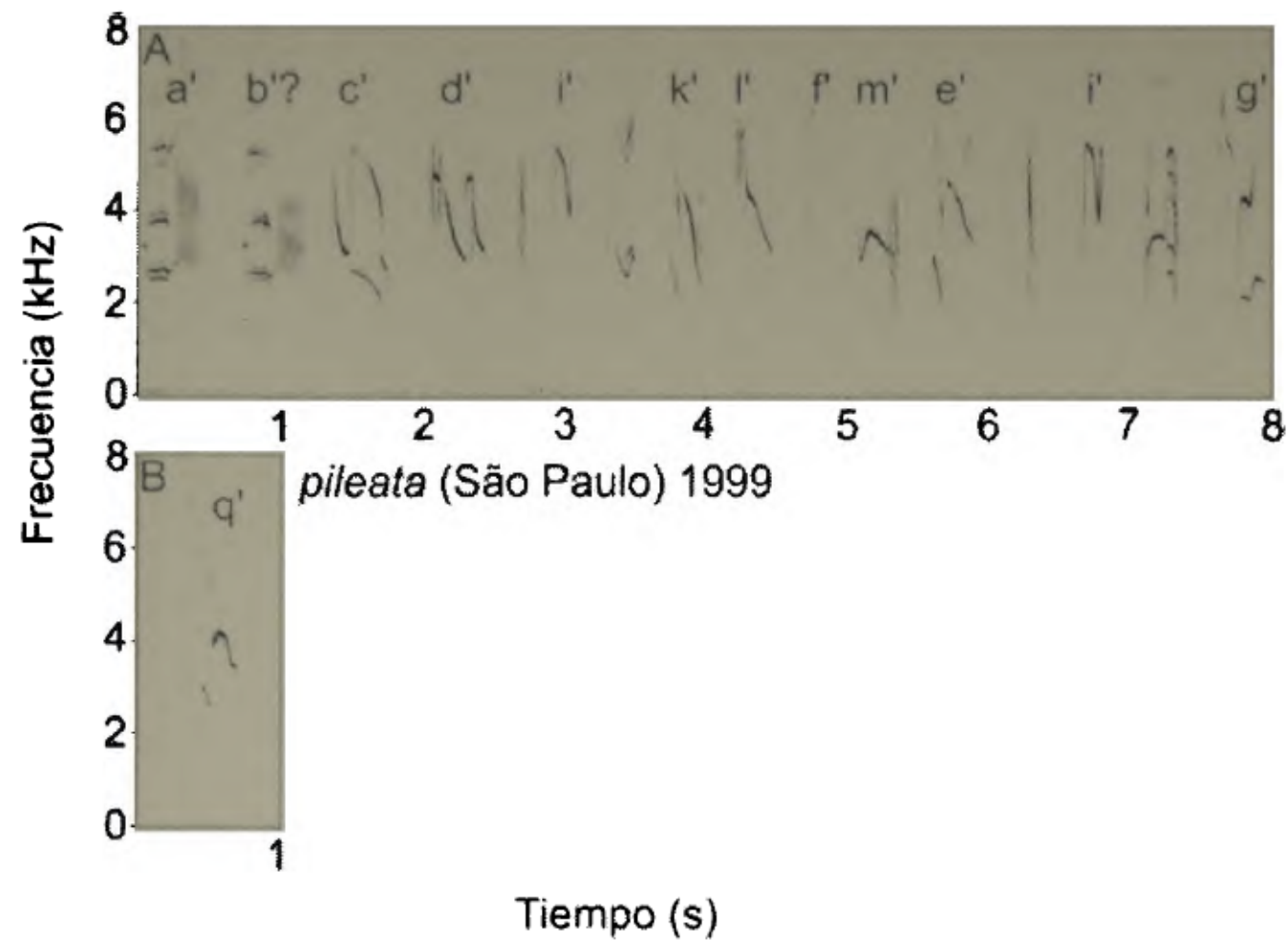
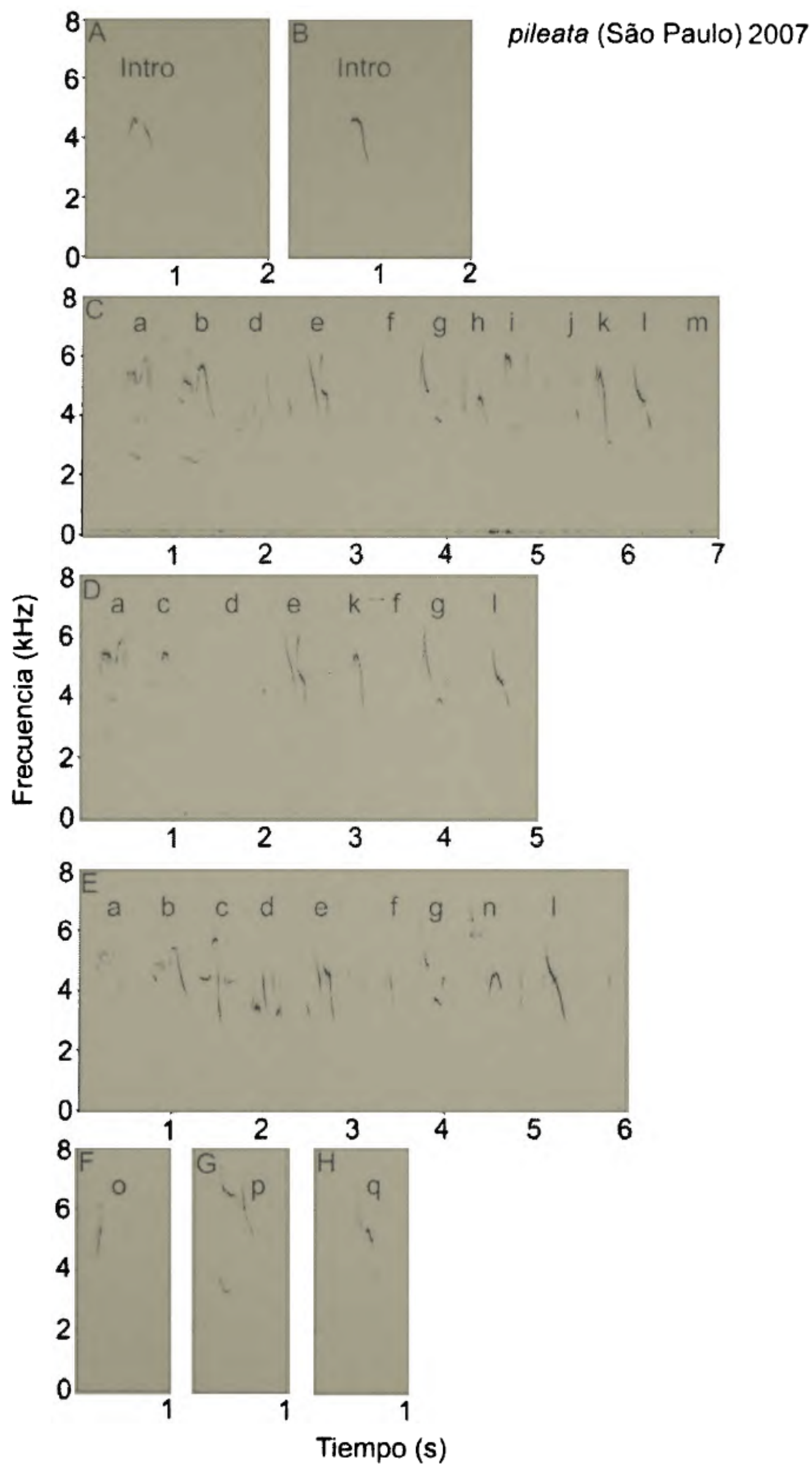


FIGURA S29. Sonogramas mostrando vocalizaciones de *Sporophila pileata* 2007 (São Paulo). A) Intro (7, Estação Ecológica Itirapina), B) Intro (10, Estação Ecológica Itirapina), C) Canto (7, Estação Ecológica Itirapina), D) Canto (10, Estação Ecológica Itirapina), E) Canto (10, Estação Ecológica Itirapina), F) Nota (7, Estação Ecológica Itirapina), y G) Nota (10, Estação Ecológica Itirapina), y H) Nota (7, Estação Ecológica Itirapina). Ver Tabla 5 para frecuencia de presencia de cada nota en la forma.



USO DE HABITAT

*“Our little Finch is too fond of the open marsh, the society of the Wood Ibis and Courlan,
and the rustling of the knife-edged giant-grass, to be found far from such haunts,
and so long as he swells his snowy throat only in such company he need fear little from man”*
(Barrows 1883)

*“Elle nidifie sur de petits arbustes 'chañarcillos’
qui se trouvent par-ci par-lá dans les champs élevées et secs”*
(Hartert & Venturi 1909)

Obtuve datos de uso de hábitat para 441 territorios de 12 de las 16 formas de Capuchinos reconocidas en este estudio. El método relativamente simple de obtención de datos demostró ser efectivo para evaluar la existencia de preferencia de hábitat por las distintas formas de Capuchinos estudiados. Algunos de los hábitats más característicos definidos se muestran en la Figura H1 (ver *Materiales y métodos*). Los resultados generales de la evaluación del uso de hábitat pueden verse en la Figura H2, y la cantidad de datos por localidad en el Apéndice 3.

Las poblaciones alopátricas de las formas más ampliamente distribuídas presentaron variación geográfica en sus hábitats reproductivos preferidos, dificultando la utilización de un criterio uniforme simplista de asignación de un hábitat preferido para cada forma. Fuera de la temporada reproductiva, los datos recopilados y datos nuevos obtenidos demuestran que las formas no se segregan en hábitats distintos en esta etapa de su ciclo anual.

USO DE HÁBITAT (TERRITORIALIDAD Y CRÍA) – A continuación se presentan los mismos datos de la Figura H2 y el Apéndice 3 en forma redactada, y se desglosan por regiolecto.

S. castaneiventris. No obtuve datos de campo propios sobre el uso de hábitat de esta especie. La literatura lo reporta como una especie poco exigente en cuanto a requerimientos de hábitat, encontrándose en pastizales naturales, matorrales, islas amazónicas, bordes de bosque y zonas antropizadas (ver Borges & Macêdo 2001, Hilty 2003, 2005, Restall et al. 2006).

S. melanogaster. Esta forma típica de los ambientes anegados de los Campos de Cima da Serra en el SE de Brasil, utilizó dos tipos de ambiente: pantanos (75%, n = 14) y bañados de altura (25%, n = 2). En un estudio específico de esta forma, Repenning et al. (in prep.) registran territorios en estos mismos ambientes: pantanos (94,6%, n = 125) y bañados de altura (5,3%, n = 7).

S. "xumanxu". Esta forma resulta indistinguible de *S. melanogaster* en uso de hábitat: pantanos (75%, n = 3) y bañados de altura (25%, n = 1) (datos de Repenning et al. in prep.).

S. minuta. Obtuve datos circunstanciales (no cuantificados) de uso de hábitat de esta forma, en varios tipos de pastizales y savanas de Venezuela. Dada la variabilidad geográfica en su morfología y su amplia distribución, es esperable encontrar variación geográfica en el uso de hábitat. La literatura la reporta como una forma plástica en uso de hábitat (e.g., Hilty 2003, Restall et al. 2006).

S. hypoxantha. Esta forma mostró una gran variación geográfica en preferencia de hábitat: cada regiolecto mostró patrones de uso de hábitat distintos. El regiolecto Entre Ríos prefirió flechillares (82%, n = 18), y utilizó también pastizales húmedos (18%, n = 4). En el regiolecto Corrientes, la asociación de *S. hypoxantha* por pastizales arbustivos es muy fuerte (89%, n = 32), aunque algunos individuos fueron registrados en pastizales húmedos (11%, n = 4). El regiolecto Formosa prefirió campos altos (72%, n = 18) y utilizó en menor medida campos bajos (28%, n = 7). El regiolecto SE Brasil utilizó en menor medida los pastizales serranos (41%, n = 39) y mayormente los bañados de altura (59%, n = 56), aunque sin llegar a tener un ambiente preferido (i.e., 65% de registros, ver *Materiales y métodos*). El regiolecto de tierras bajas de Bolivia no fue estudiado a fondo, pero es posible que su ambiente de cría se encuentre en los Llanos de Moxos, y en otras áreas bajas del este de Bolivia (Q. Vidóz in litt.).

S. "uruguayana". Las cinco observaciones de la forma en la naturaleza ocurrieron en pastizales arbustivos (100%, n = 2) en el regiolecto de Corrientes, en pastizales serranos (100%, n = 2) en el regiolecto del SE de Brasil y en los campos altos (100%, n = 1) en el regiolecto Formosa; utilizando los mismos ambientes preferidos de *S.*

hypoxantha, y en áreas donde estaba presente solamente esta forma. En total, los pastizales arbustivos abarcan el 20%, los pastizales serranos el 40% y los campos altos el 20% de los datos conocidos.

S. hypochroma. El regiolecto Corrientes de *S. hypochroma* fue el único presente en pastizales altos (55%, n = 16) y utilizó también pastizales húmedos (45%, n = 13), pero no encontré una preferencia clara por ninguno de estos dos hábitats. No obtuve datos de uso de hábitat para el regiolecto de Bolivia, que parece criar en los Llanos de Moxos (Q. Vidóz in litt.), ni tampoco encontré individuos reproductivos en Entre Ríos ni Buenos Aires (ver *Distribución geográfica y migración*).

S. cinnamomea. Esta forma mostró una clara preferencia por pastizales ondulados (73,5%, n = 25), pero también se la halló en menor proporción en otros dos ambientes; caraguatal-cardal (11,7%, n = 4) y pastizales húmedos (14,7%, n = 5).

S. ruficollis. La gran mayoría de los registros de machos territoriales del regiolecto Entre Ríos (74,5%, n = 82) correspondieron al ambiente de Caraguatal-Cardal. Una escasa proporción de individuos fue encontrada en otros ambientes: pastizales ondulados (7,3%, n = 8), cultivos (7,3%, n = 8) y pastizales de *Paspalum/Spartina* (10,9%, n = 12) (exclusivamente en la provincia de Buenos Aires). El regiolecto Alto Madidi utilizaría las savanas características del área para reproducir, pero los datos no fueron cuantificados.

S. "caraguata" La totalidad de los machos territoriales reportados de esta forma corresponden al ambiente de Caraguatal-Cardal (n = 12), y fueron hallados en áreas con territorios de *S. ruficollis*.

S. palustris. Todos los registros (100%, n = 43) de machos territoriales fueron realizados en el ambiente definido como pastizal húmedo/bañado.

S. zelichi. Todos los registros (100%, n = 12) de machos territoriales fueron realizados en el ambiente definido como pastizal húmedo/bañado.

S. nigrorufa. Típica de los pastizales del cerrado del oeste en Mato Grosso del E de Bolivia y SO de Brasil. No obtuve datos de machos territoriales, pero observé numerosos grupos invernales integrando bandos monoespecíficos y mixtos presentes en estos ambientes.

S. bouvreuil. El regiolecto São Paulo utilizó cerrados semihúmedos dominados por *Andropogon* (100 %, n = 9) y el regiolecto Bahia bañados en Caatinga (100%, n = 4). En general, *S. bouvreuil* prefirió cerrados semihúmedos dominados por *Andropogon* (69%, n = 9) y en menor medida los bañados en Caatinga (31%, n = 4).

S. pileata. Todos los miembros del regiolecto Corrientes (100%, n = 8) y del regiolecto Guaraní (100%, n = 2), fueron encontrados en campos dominados por *Andropogon*, mientras que todos los miembros del regiolecto São Paulo utilizaron cerrados semihúmedos dominados por *Andropogon* (100%, n = 4). En general, el hábitat preferido de *S. pileata* fueron campos dominados por *Andropogon* (71%, n = 10), y en menor medida los cerrados semihúmedos dominados por *Andropogon* (29%, n = 4).

S. "andorinha" No obtuve datos de esta forma.

USO DE HÁBITAT (MIGRACIÓN E INVERNADA) – Los bandos mixtos de migración e invernada no responden a un claro patrón de segregación por formas, sino que indican más bien lo contrario: durante los desplazamientos y durante el invierno las formas se juntan para forrajear, descansar y desplazarse. Por ejemplo, bandos mixtos en migración e invernada han sido reportados en ambientes de Cerrado en el Beni en Bolivia (Mitchell 1997: *S. hypochroma*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*), en el PN Kempff Mercado, Santa Cruz, Bolivia (Pierce-Higgins 2006: *S. hypochroma*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. nigrorufa*), y en Vila Bela da Santíssima Trindade en Brasil (Kirwan & Areta 2009: *S. nigrorufa*, *S. hypochroma*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. plumbea*, *S. collaris*, *S. leucoptera bicolor*), en los campos sujos del Pantanal de Nhecolândia, Mato Grosso do Sul, Brasil (Cestari 2006: *S. collaris*, *S. lineola*, *S. caerulescens*, *S. nigricollis*, *S. hypoxantha*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. ruficollis*, *S. palustris*, *S. nigrorufa*, *S. bouvreuil* [¿o *pileata*?]), en los llanos de Moxos cerca de Trinidad, Beni, Bolivia (obs. pers.: *S. hypochroma*, *S. hypoxantha*, *S.*

ruficollis), y varios bandos mixtos de paso en los pastizales mesopotámicos y en los campos del sur de Misiones (Argentina) y en los pastizales de Ñeembucú en Paraguay (ver más detalles en *Migración, desplazamientos y agregaciones*). Los datos indican que, durante el invierno, fuera de la época reproductiva, y en migración, las formas de Capuchinos más australes se congregan en hábitats con influencia del Cerrado y en los pastizales del Beni, al igual que la mayoría de los individuos migrantes de Capuchinos en general (Silva 1999, ver más referencias en Tabla 6).

USO DE HÁBITAT (FORRAJEO) – Los Capuchinos forrajean muy a menudo en grupos coespecíficos o multiespecíficos y pueden volar grandes distancias sobre hábitats no propicios en búsqueda de parches con semillas donde alimentarse (obs. pers.). Por esto, los datos obtenidos en bandadas de forrajeo pueden no ser representativos del ambiente preferido para las actividades reproductivas en los Capuchinos.

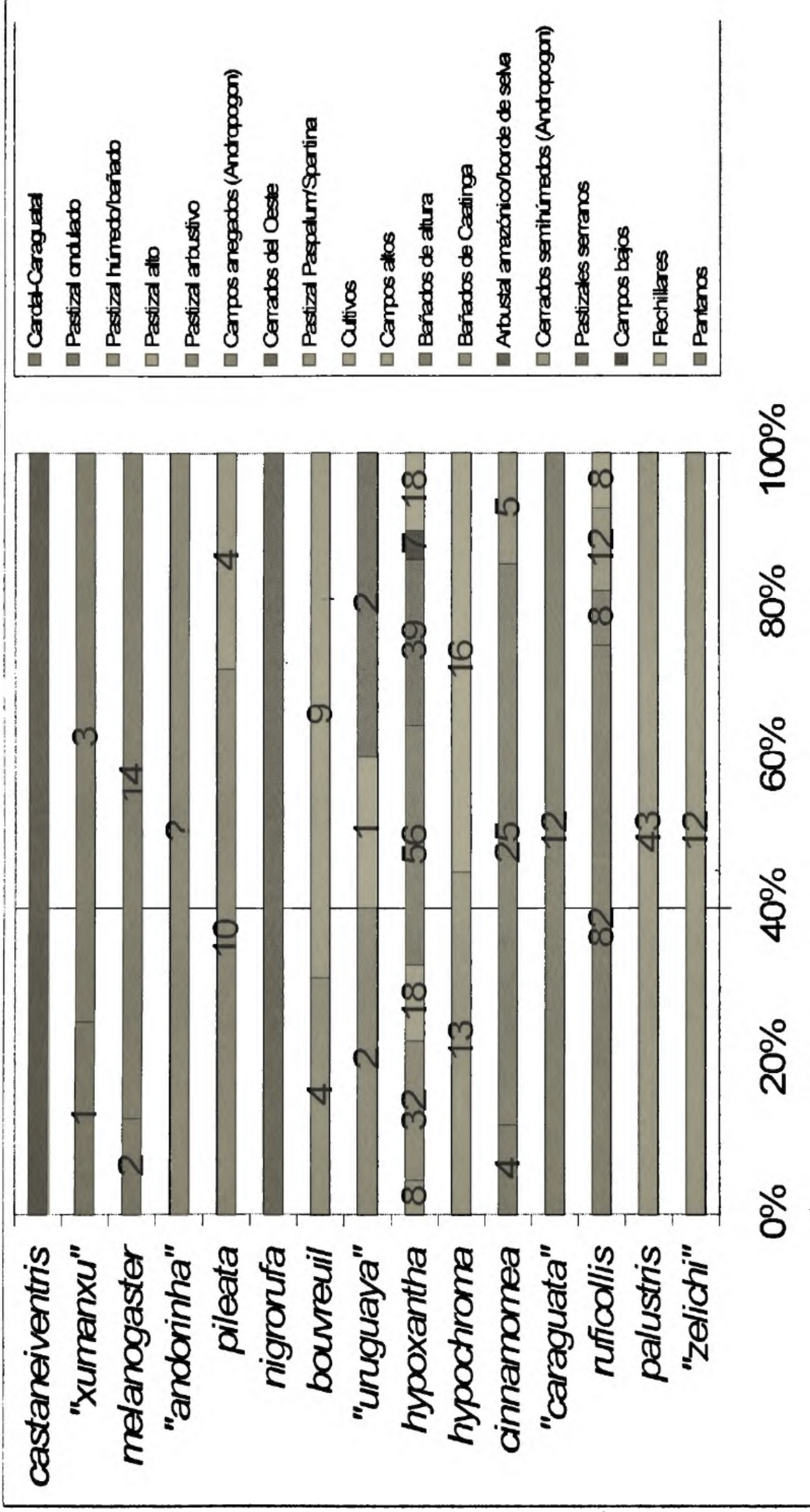
Deben distinguirse por lo menos tres asociaciones de individuos y formas de Capuchinos para la alimentación: a) bandadas mixtas o monoespecíficas de invernada, b) bandadas mixtas o monoespecíficas migratorias, y c) bandadas mixtas o monoespecíficas constituídas en su mayoría por individuos que poseen su territorio reproductivo pero que confluyen en un sector de alimentación con abundancia de semillas.

Además de las semillas que parecen constituir la mayor parte de su dieta, he observado a todas las especies de Capuchinos del Grupo *ruficollis* estudiadas atrapar pequeños insectos mediante vuelos elásticos y tomar artrópodos diminutos de las espigas y tallos de diversas gramíneas. Durante sus movimientos migratorios, las bandadas mixtas pueden alimentarse en menor medida de semillas directamente en el suelo, para paliar la falta de semillas en los tallos, aunque este recurso parece ser utilizado poco, y no sería capaz de sustentar a los Capuchinos durante mucho tiempo ni de garantizarles la reproducción. Asimismo, durante el invierno, los bandos mixtos pueden alimentarse de flores, brotes de bambúes y elementos desconocidos en el suelo (Mitchell 1997), presumiblemente como respuesta ante la escasez de semillas en los tallos en pie. Por lo tanto, además de ser esencialmente granívoros especializados en comer semillas del tallo en pie, son en menor medida granívoros de suelo, insectívoros aéreos e insectívoros de sustrato.

FIGURA H1. Muestra de algunos hábitats típicos de Capuchinos. De izquierda a derecha y de arriba hacia abajo: pastizal húmedo/bañado con *S. palustris*, cerrado del oeste, caraguatal con *S. ruficollis*, pastizal de *Andropogon* con *S. bouvreuil*, pastizal serrano, y pastizal arbustivo (J.I. Areta).



FIGURA H2. Uso de hábitat para todas las formas de Capuchino evaluadas en este trabajo. Ver Métodos para caracterización de hábitats.



DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA & MIGRACIÓN

“Geralmente apenas se nota que uma espécie [...] aparece para nidificar em uma dada região e depois some, tomando rumo desconhecido”

(Sick 1997)

“Vive en sociedades no muy numerosas, y á veces incorporadas con otras especies, corriendo los lugares bañados y sus inmediaciones, donde sin esquivez busca la semilla de las espadañas, posándose en sus varillas y en las de otras plantas y matorralitos baxos”

(Azara 1802)

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

DETALLES POR FORMA – Las Figuras D1-D16 muestran los mapas distribucionales tentativos de todas las formas reconocidas. Los rangos de cría son más fidedignos que aquellos invernales, que son básicamente inferidos debido a su ausencia de otras áreas durante la época no-reproductiva (ver *Vocalizaciones y migración* para detalles sobre los escasos datos de la procedencia de los migrantes en distintas regiones).

REGISTROS DISTRIBUCIONALES A CONFIRMAR – Existen reportes distribucionales recientes de por lo menos tres formas que no pudieron ser corroborados en este estudio, y requieren confirmación.

S. hypochroma. Varios machos han sido reportados criando en inmediaciones de Saladillo, Buenos Aires, Argentina (Figura D7). Sin embargo, el individuo cuya fotografía fue publicada (Figura 1 en Roda & López-Lanús 2008) no muestra caracteres diagnósticos de *S. hypochroma*. El espécimen colectado (MACN-68727), no pudo ser examinado.

S. nigrorufa. Un macho errático, color naranja brillante, con boina negra y espalda negruzca con manchas pardas, fotografiado en Enero de 2008 en el PN Lihue-Calel, La Pampa, Argentina fue identificado como *S. nigrorufa* (Güller 2008, Figura D13), pero podría también tratarse de un plumaje intermedio de *S. bouvreuil* (ver Kirwan & Areta 2009, Tabla 6).

S. bouvreuil. Un macho errático, color castaño oscuro con boina negra fotografiado el 4 de Enero de 2008, 23 km al norte de Mercedes, Corrientes, Argentina, (C. Figuerero y A. Parera in litt., Chebez 2009, Figura D14) podría tratarse de un individuo errático excepcionalmente oscuro de *S. bouvreuil* (aunque su color excede el color de los machos más oscuros conocidos en esta forma, ver Lima 2008), de un macho de *S. cinnamomea* con melanismo, o de un *S. pileata* con eritrismo. Algunos registros de *S. bouvreuil* muy al este de su distribución de cría en Brasil no cuentan con evidencia que los apoye (Lima 2008) y aquí son considerados a confirmar (Figura D14).

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS GENERALES – La superposición y comparación de las distribuciones de las formas, permite proponer la existencia de distintos patrones biogeográficos según las formas consideradas y el enfoque aplicado. Básicamente pueden observarse los siguientes patrones generales:

- a) Formas del litoral mesopotámico de Argentina, Paraguay, Uruguay y este de Brasil (*S. palustris*, *S. zēlich*, *S. cinnamomea*, *S. caraguata*, *S. "uruguay"*, *S. melanogaster*, *S. "xumanxu"* y *S. pileata*)
- b) Formas ampliamente distribuidas con poblaciones alopátricas en núcleos disyuntos en el centro-sur de Sudamérica (*S. hypoxantha* y *S. ruficollis*)
- c) Formas con poblaciones de cría locales alopátricas en pequeños núcleos disyuntos en el Este y Oeste del centro-sur de Sudamérica (*S. hypochroma*)
- d) Formas del este-noreste de Sudamérica (*S. bouvreuil*)
- e) Formas amazónicas (*S. castaneiventris*)
- f) Formas distribuidas esencialmente al norte del Amazonas (*S. minuta*)
- g) Pares de especies presumiblemente hermanas con alopatría esencialmente Oeste/Este respectivamente (*S. castaneiventris* / *S. melanogaster*, *S. nigrorufa* / *S. bouvreuil*, *S. hypochroma*(O) / *S. cinnamomea*).

MIGRACIÓN, DESPLAZAMIENTOS & AGREGACIONES

Una síntesis de los tipos de movimientos migratorios hallados para todas las formas de Capuchinos en base a bibliografía, especímenes de museo y trabajo de campo propio, se encuentra en la Tabla 6. En términos generales, el área de invernada de todas las formas migradoras de larga distancia se encuentra en la región del Cerrado. La existencia de regiolectos, permite descomponer a las formas en subpoblaciones diagnosticables, y abre el juego para intentar comprender en qué sectores, dentro del Cerrado y biomas adyacentes, invernan las diferentes poblaciones de Capuchinos. Los datos aquí presentados son rudimentarios, y reflejan el desconocimiento existente (y preexistente) de las migraciones y áreas de invernada en los Capuchinos.

BANDOS MIXTOS MIGRATORIOS – Durante la migración, los Capuchinos se desplazan en bandadas interespecíficas junto a otros *Sporophila*. Estas bandadas se forman tanto durante la migración hacia las áreas de cría, como desde las áreas de cría hacia las áreas de invernada (ver *Uso de hábitat*).

Para el Grupo *ruficollis*, se han registrado bandadas migratorias constituídas por varias especies sobre todo a lo largo de los ejes fluviales de los ríos Paraná y Uruguay. Así, se han registrado bandadas compuestas por *S. palustris*, *S. ruficollis*, *S. cinnamomea* y *S. hypochroma* en Noviembre, en Campo Prate al borde del río Uruguay (sur de la provincia de Misiones, Argentina, A. Bodrati in litt.), grandes bandadas de más de cien individuos con *S. cinnamomea*, *S. palustris*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. pileata*, *S. caerulescens* y *S. collaris* en Ñeembucú (Paraguay) en primavera/verano, bandadas con *S. palustris*, *S. ruficollis*, *S. cinnamomea*, *S. hypochroma* y *S. hypoxantha* sobre el río Paraguay (Paraguay, J. Klavins com. pers.) en primavera/verano y bandadas de unos 60 individuos con *S. hypoxantha*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. ruficollis*, *S. palustris*, *S. "zelichi"*, y *S. caerulescens* en los Esteros del Iberá (Corrientes, Argentina, obs.pers.) particularmente en Octubre. Existen varias menciones de bandos mixtos numerosos en la literatura (Mitchell 1997, Sick 1997, Cestari 2006, Kirwan & Areta 2009, Codesido & Fraga 2009).

AGRUPAMIENTOS INVERNALES/NO REPRODUCTIVOS – Tanto las formas migrantes como las residentes pasan el invierno en grandes grupos sociales. Aunque no se desplacen grandes distancias, los Capuchinos residentes abandonan su

comportamiento territorial fuera de la temporada reproductiva y se congregan en grandes bandadas post-reproductivas. Las poblaciones residentes de *S. hypoxantha* en El Bagual (Formosa, Argentina) se congregan en grandes bandadas monoespecíficas (A. Di Giácomo com. pers.), las poblaciones aparentemente residentes del Beni (Bolivia) también se congregan en grupos de hasta 200 individuos de dos formas (*S. hypoxantha* y *S. hypochroma*) durante la época no reproductiva, a los que se suman individuos migrantes de *S. hypoxantha* y *S. ruficollis* (obs. pers., ver *Voces y migración*). Las poblaciones de *S. nigrorufa* se concentran formando grandes agrupamientos locales monoespecíficos en el Mato Grosso (Brasil), a los que se suman individuos migratorios de otras formas como *S. ruficollis* y *S. hypochroma* (obs. pers., ver Areta & Kirwan 2009).

VOCES Y MIGRACIÓN – Para tres formas con regiolectos (*S. ruficollis*, *S. hypoxantha* y *S. hypochroma*) fue posible, a partir de sus vocalizaciones, determinar *grosso modo* la procedencia geográfica de origen de los individuos invernando en dos localidades (Trinidad y Vila Bela da Santíssima Trindade) y un estado de Brasil (Minas Gerais). El 26 de Octubre de 2006 grabé un bando mixto de Capuchinos en las savanas del Beni, cerca de la ciudad de Trinidad (Beni, Bolivia) compuesto al menos de *S. ruficollis*, *S. hypoxantha* y *S. hypochroma*, y con unos 200 individuos de *Sporophila*. Dentro de la grabación pude reconocer un número indeterminado de individuos vocalizando como *S. ruficollis* del regiolecto de la Mesopotamia (Figura S19). Este mismo día, y a escasos metros de la grabación anterior, grabé un macho de *S. hypoxantha* cantando como el regiolecto Entre Ríos (Figura S8), el individuo voló junto con otros dos individuos pardos al igual que él, y no pude observar con detalle ninguna característica diagnóstica. También pude grabar un número indefinido de machos cantando como *S. hypoxantha* del regiolecto Bolivia (Figura S9). Finalmente, dentro del mismo bando, pude grabar individuos de *S. hypochroma* que criarían en esta área, vocalizando como los machos del regiolecto de Bolivia (Figura S16) que fueron grabados fuera de época reproductiva de Lomas de Arena (Santa Cruz, Brasil). El 16 de Junio de 2008 grabé un macho de *S. ruficollis*, en Campos do Encanto, cerca de Vila Bela da Santíssima Trindade (Mato Grosso, Brasil) vocalizando también como *S. ruficollis* del regiolecto de la Mesopotamia (Figura S19). Este macho tenía la capucha gris, la garganta con algunas pocas plumitas oscuras, pico con mandíbula amarillenta, espalda pardo-grisácea y vientre crema claro, y pudo ser identificado

como *S. ruficollis* basado en su voz y también en su plumaje. Este mismo día, y en la misma localidad, grabé un macho de *S. hypochroma* vocalizando como el regiolecto Corrientes (Figura S15), su plumaje mostraba todo el dorso color pardo claro, y apenas unas suaves plumas rojizas emergían en el vientre y garganta de color crema claro, haciendo imposible la identificación del individuo estrictamente basados en plumaje. Varios machos de *S. hypoxantha* invernando en una localidad de Minas Gerais (Brasil) correspondían al regiolecto de Brasil (M. Repenning, in litt.).

Estos datos son los primeros en demostrar un nexo directo entre localidades de cría y localidades de invernada en los Capuchinos, demostrando que poblaciones de distintos regiolectos invernan en áreas distintas; y resultan de crucial importancia para comprender la diferenciación evolutiva de los Capuchinos en vínculo a sus rutas migratorias.

POLIMORFISMO MIGRATORIO – Las formas de distribución restringida, *S. palustris*, *S. "zelichi"*, *S. cinnamomea*, y *S. melanogaster*, son migradoras de larga distancia. En cambio, la también restringida *S. nigrorufa* parece realizar movimientos locales de pequeña escala o a lo sumo algunos individuos se alejarían a media distancia del área de cría.

Algunas formas fueron polimórficas en su comportamiento migratorio: dentro de una misma forma algunas poblaciones fueron migratorias de larga distancia, otras de media distancia y otras residentes (Tabla 6). En Argentina la mayor parte de las poblaciones de Capuchinos son migradoras, sin embargo, la población del regiolecto Formosa de *S. hypoxantha* en la Reserva Ecológica El Bagual, Formosa, Argentina, es residente, y presumiblemente también lo serían otras poblaciones de esa región, aunque al menos algunos individuos del regiolecto Formosa se desplazan hasta Entre Ríos ocasionalmente (ver *Vocalizaciones - Superposición espacial y sintopía de regiolectos*) (Tabla 6). En Bolivia, la región del Beni alberga tanto a poblaciones residentes o migrantes regionales del regiolecto Bolivia de *S. hypoxantha*, como a individuos migratorios de larga distancia del regiolecto Entre Ríos de *S. hypoxantha*. Estos mismos patrones ocurrirían con los individuos de *S. "uruguayana"*, en los regiolectos en los que ha sido registrada (Tabla 6). Por otro lado, *S. ruficollis* tendría una población residente en las savanas bolivianas de Apolo-Madidi (B. Hennessey in litt.), mientras que los individuos/poblaciones del regiolecto Entre Ríos (presumiblemente junto a *S. "caraguata"*) utilizarían al menos el cerrado de Vila Bela

de Santissima Trindade para invernar (Tabla 6). Los individuos/poblaciones de *S. hypochroma* del regiolecto Corrientes migrarían al menos hacia este mismo cerrado, mientras que las poblaciones del regiolecto Bolivia que criarían en los Llanos de Moxos (Beni) parecen ser migradores de media distancia hacia Lomas de Arena (Santa Cruz), o incluso realizar pequeños movimientos locales dentro de su área de residencia (Tabla 6).

Algunas formas polimórficas como *S. bouvreuil* parecerían ser esencialmente residentes en su distribución, realizando movimientos locales de invernada, aunque no pueden descartarse desplazamientos de mayor magnitud, y en otras como *S. pileata* la falta de datos de vocalizaciones de individuos invernando, no permite precisar las distancias migratorias de las poblaciones del norte ni precisar con detalle las de las poblaciones del sur (Tabla 6). En otras formas como *S. castaneiventris* parecen existir todos los tipos de movimientos, mientras que migraciones de larga distancia no han sido reportadas para *S. minuta* (Tabla 6).

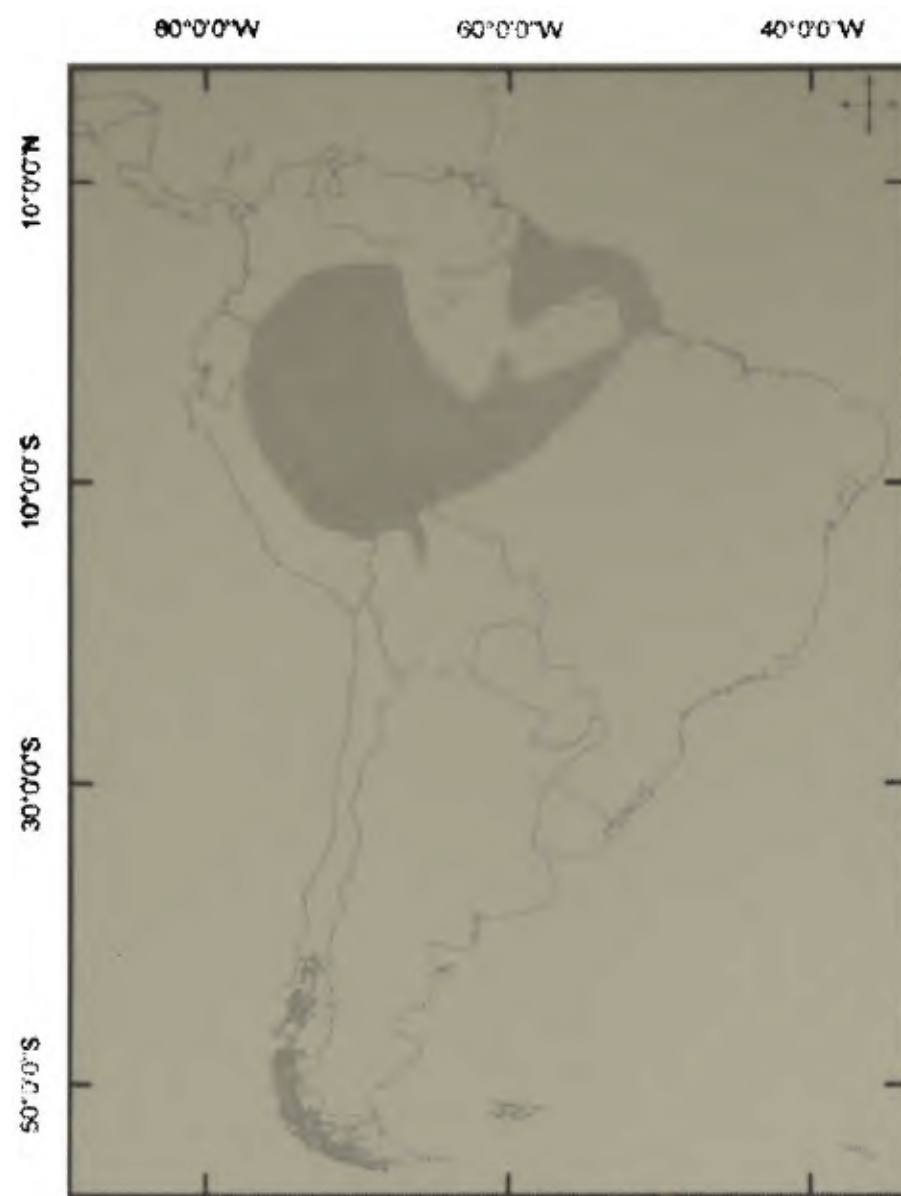
Finalmente, dos machos de identificación dudosa fotografiados en Argentina, podrían indicar la existencia de individuos errantes de *S. nigrorufa* y de *S. bouvreuil* (Tabla 6, ver *Registros distribucionales a confirmar*).

TIEMPOS DE LA MIGRACIÓN EN EL GRUPO *RUFICOLLIS* – A escala geográfica, cada forma parece ir desprendiéndose de las bandadas migratorias a medida que estas van pasando por zonas que poseen el ambiente preferido por cada una, ocupando así su ambiente preferido y presumiblemente también obedeciendo al regiolecto correspondiente.

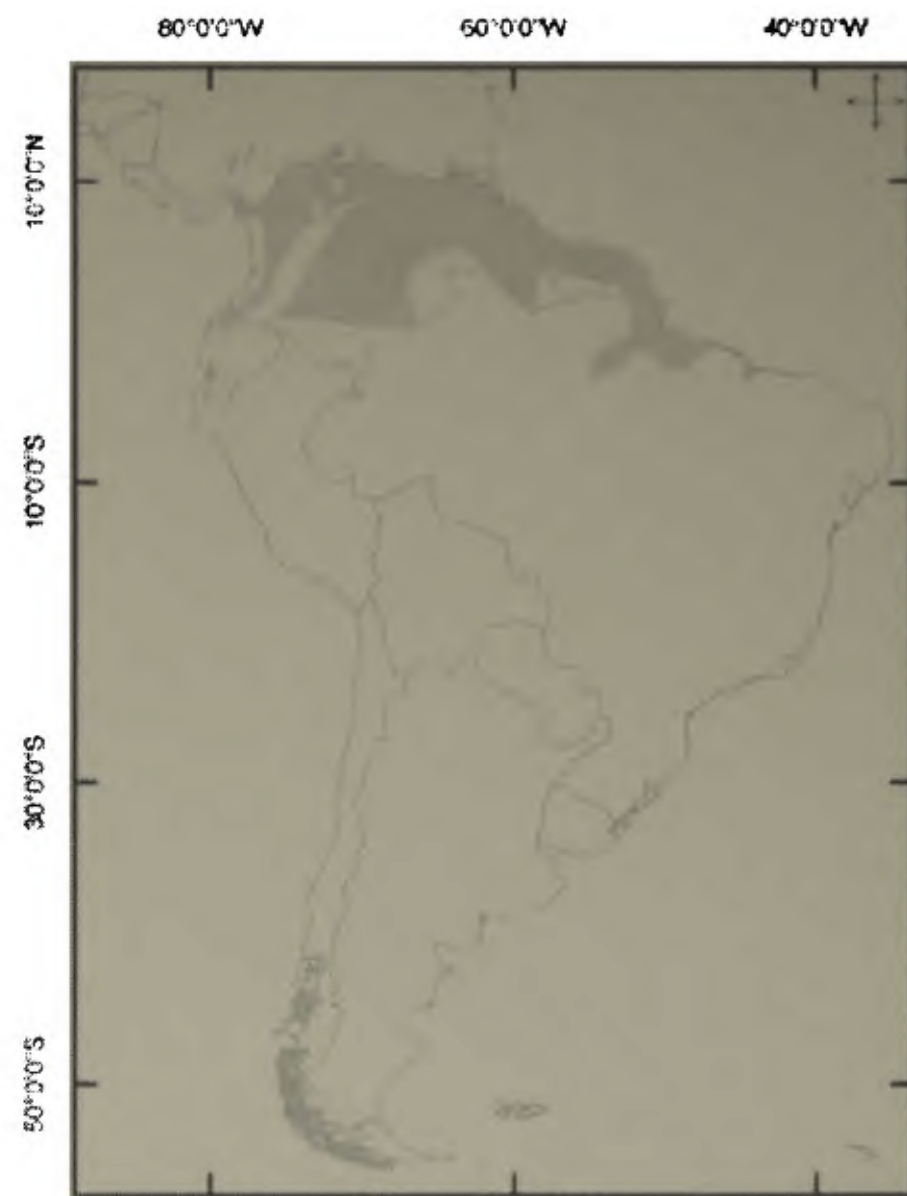
La ola migratoria de avance de Capuchinos se desplaza de norte a sur en el litoral mesopotámico argentino. El patrón de llegada a cada localidad se vincula directamente con su latitud. En Corrientes, todas las formas reconocidas pueden observarse frecuentemente a partir de la segunda mitad de Octubre, en Entre Ríos a partir de la segunda mitad de Noviembre y en Buenos Aires a partir de principios de Diciembre (obs. pers., M. Zelich in Narosky 1973, Pearman & Abadie 1995, Roda & López-Lanús 2008). Estos tiempos de llegada diferenciales, también inciden en que la primera reproducción sea más tardía a medida que nos desplazamos hacia el sur. Estas formas crían entre Octubre y Marzo, y la gran mayoría de los individuos abandonan la región para la tercera semana de Marzo, y ya no quedan individuos para inicios de Abril.

TENACIDAD AL SITIO DE CRÍA – Si bien no he obtenido datos precisos en base a anillado de individuos sobre la persistencia en el uso de un territorio o de un sector geográfico pequeño, mis observaciones sugieren que los machos de Capuchinos parecen tener una tendencia a frecuentar las mismas áreas a lo largo de varios años (obs. pers., M. Zelich com. pers.). Dos resultados apoyan esta idea: 1) el hallazgo, (en todas las formas del Grupo *ruficollis*), de distintos machos, cada uno delimitando un mismo territorio en temporadas reproductivas diferentes (i.e., presumiblemente el mismo macho), y 2) el descubrimiento de regiolectos relativamente cercanos geográficamente, en formas como *S. hypoxantha*, provee evidencia indirecta de la tenacidad a una región acotada por parte de los individuos de los distintos regiolectos.

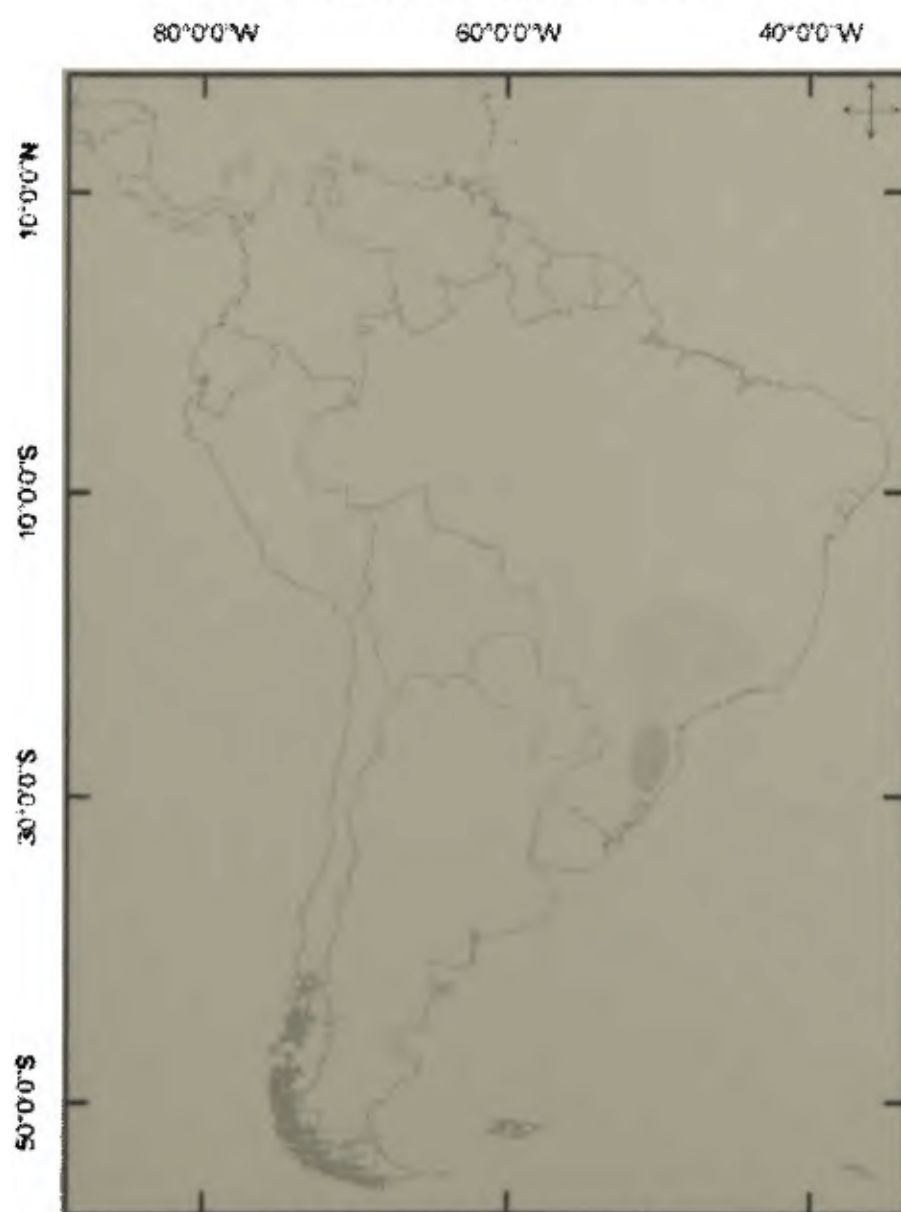
FIGURAS D1-D4. Distribución geográfica de los Capuchinos del Grupo A y Grupo B, numerados de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo. Tonos oscuros: áreas de cría, tonos claros: áreas de migración/invernada.



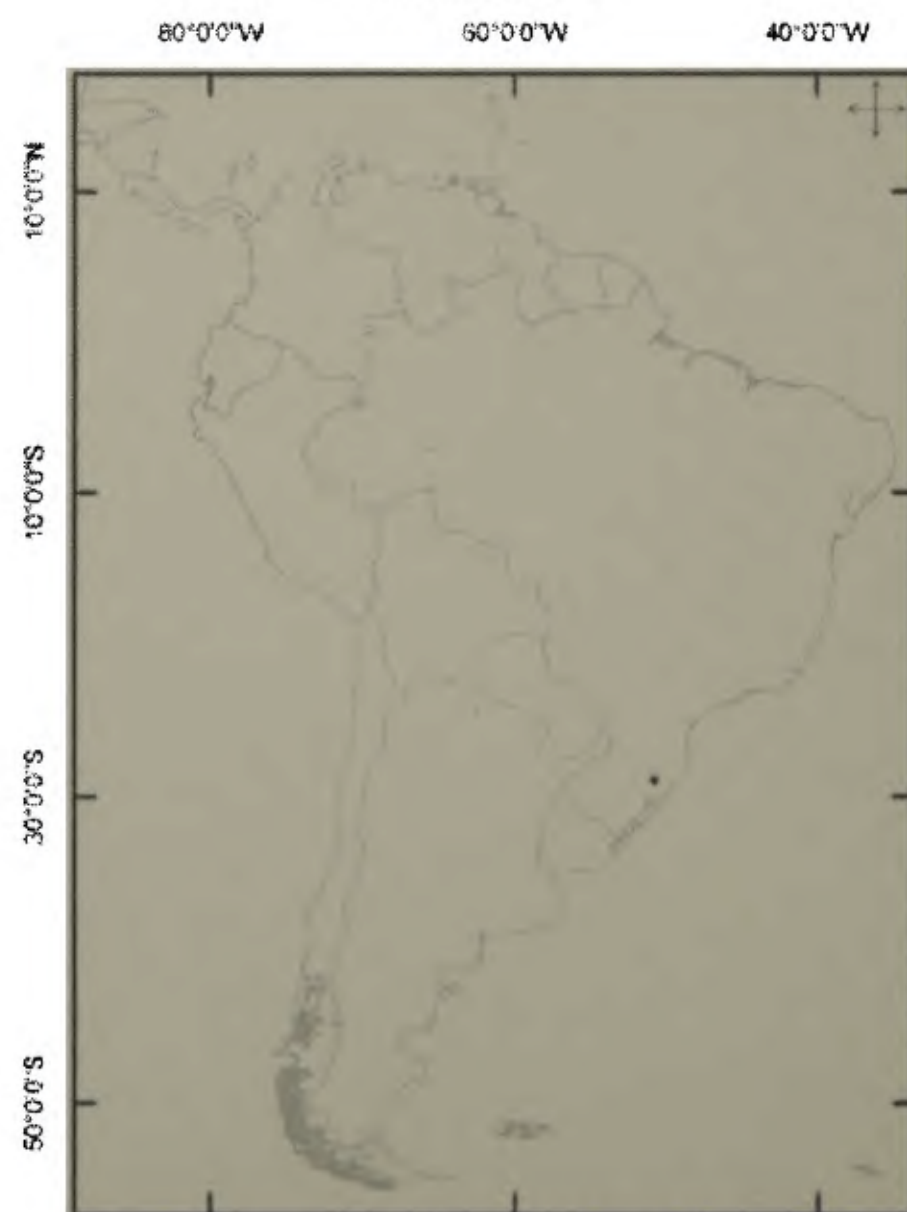
S. castaneiventris



S. minuta

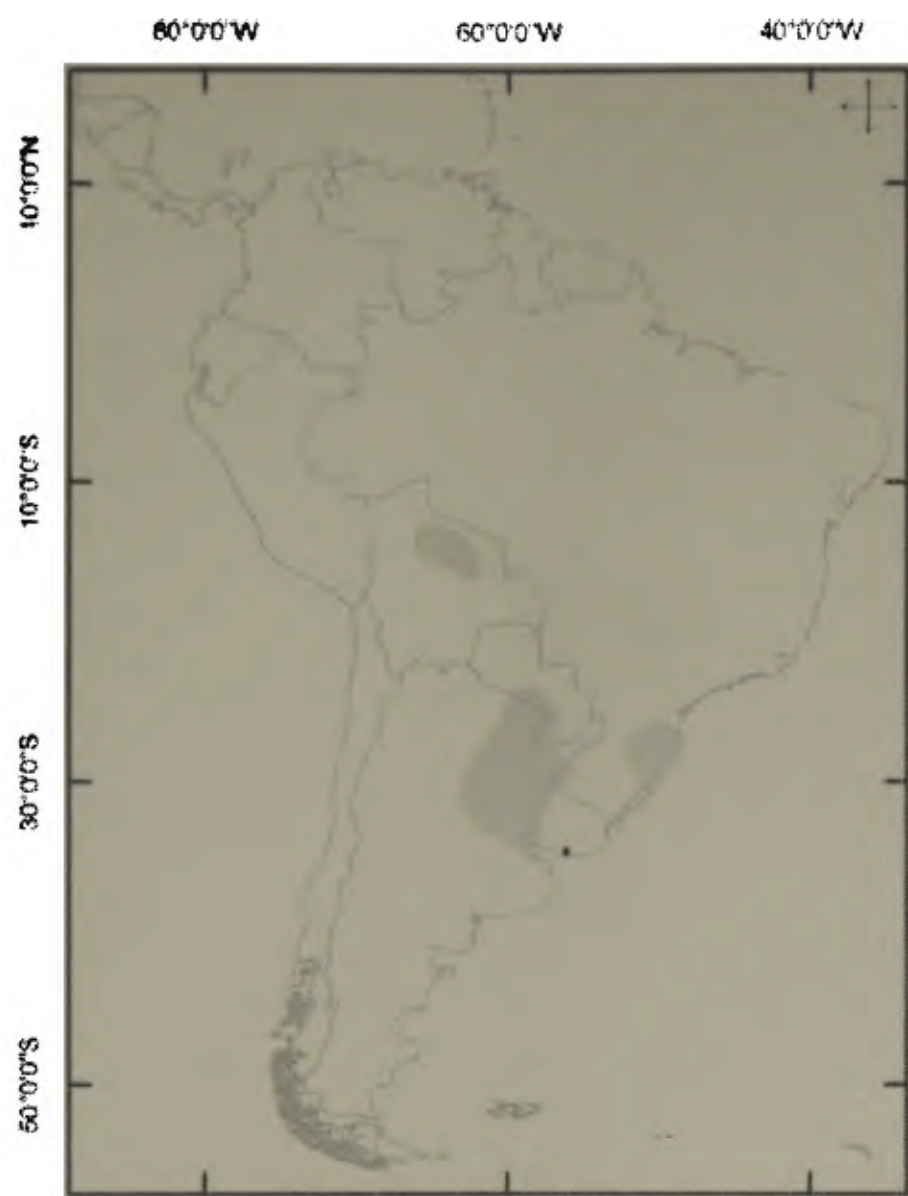


S. melanogaster

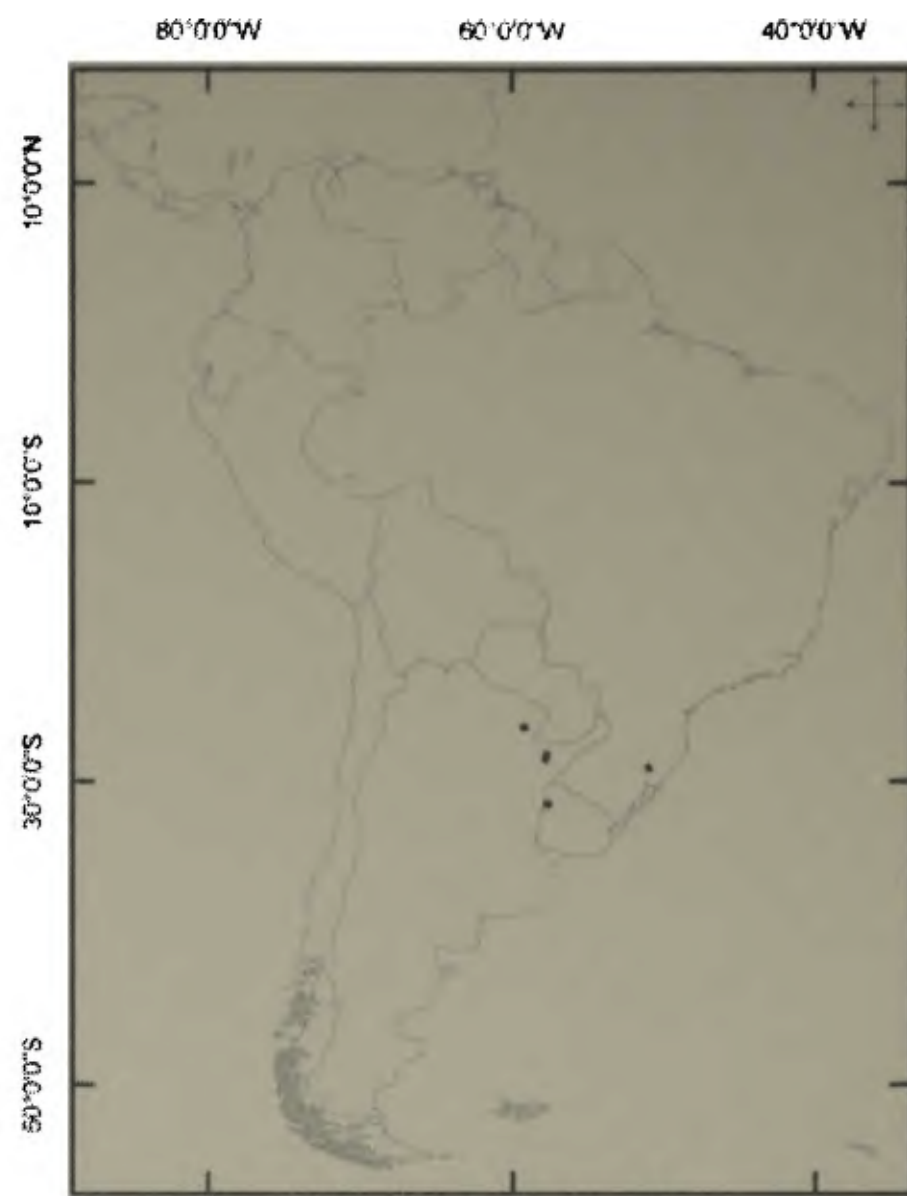


S. "xumanxu"

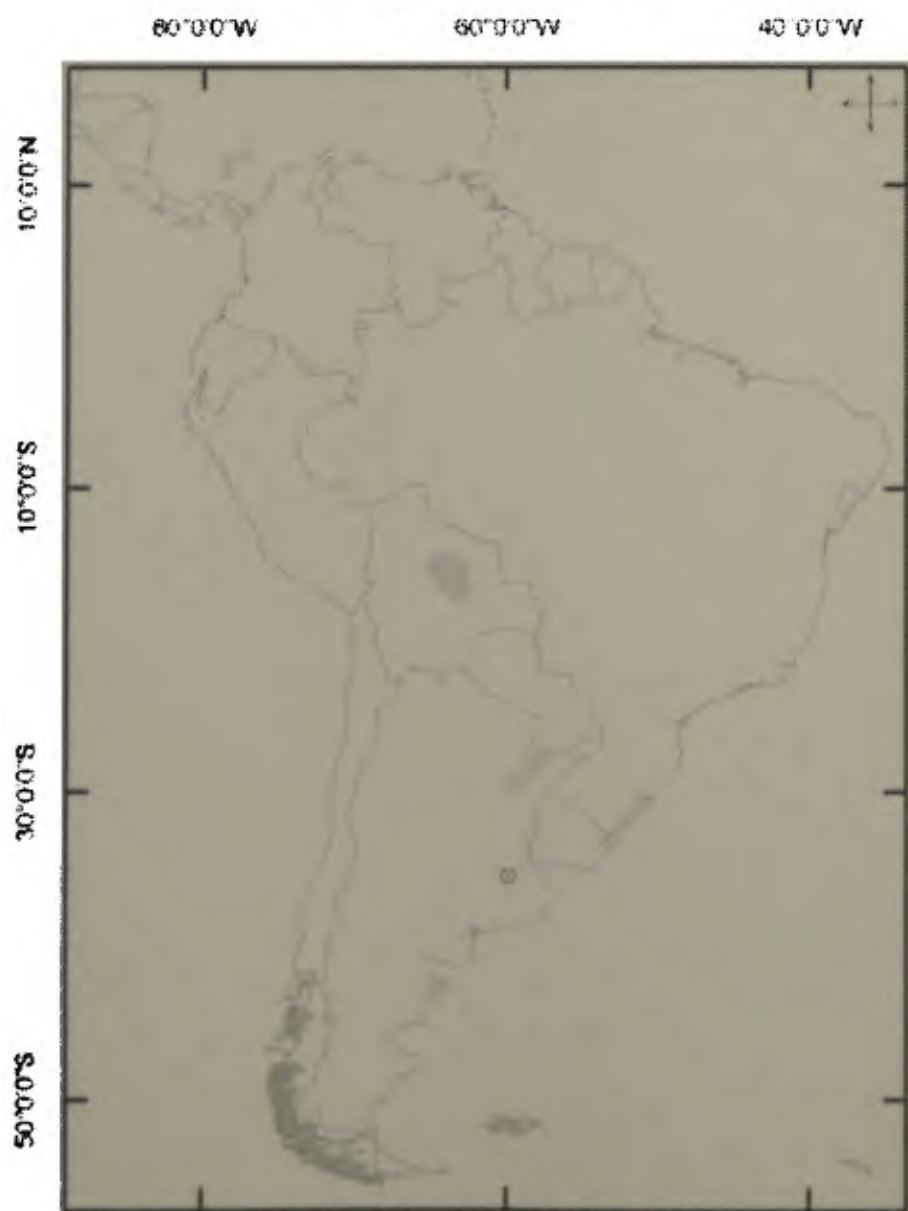
FIGURAS D5-D8. Distribución geográfica de los Capuchinos del Grupo C con garganta del mismo color que el vientre, numerados de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo. Tonos oscuros: áreas de cría, tonos claros: áreas de migración/invernada, reborde negro: registro dudoso.



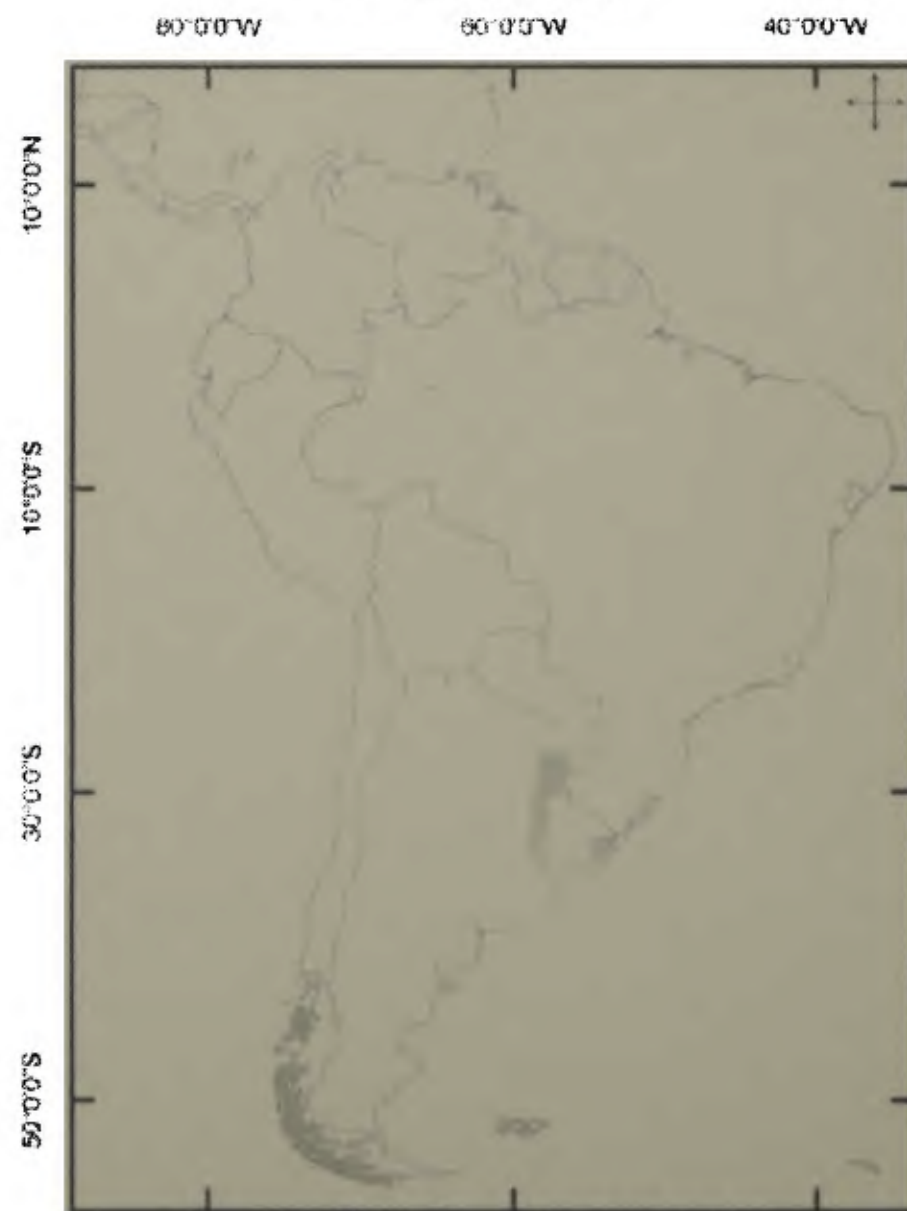
S. hypoxantha



S. "uruguayana"

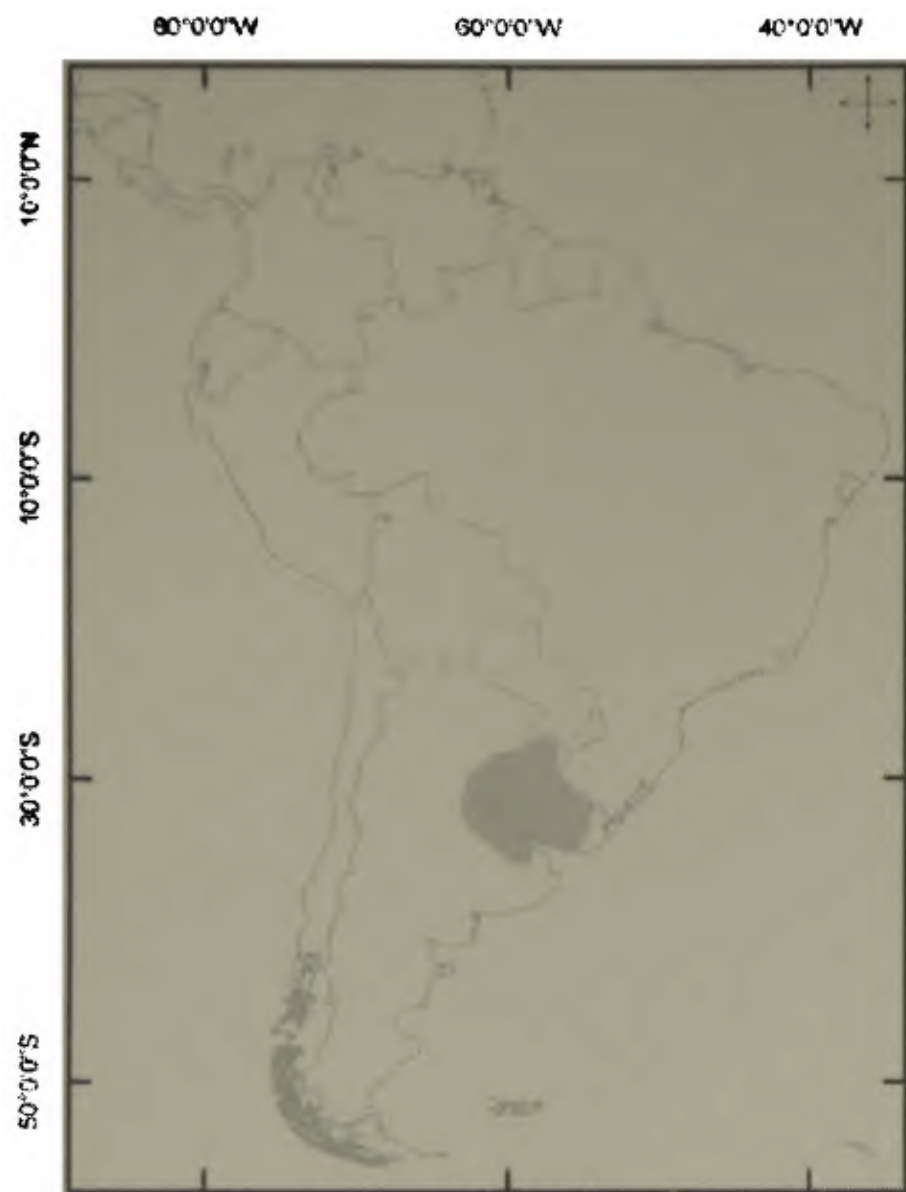


S. hypochroma

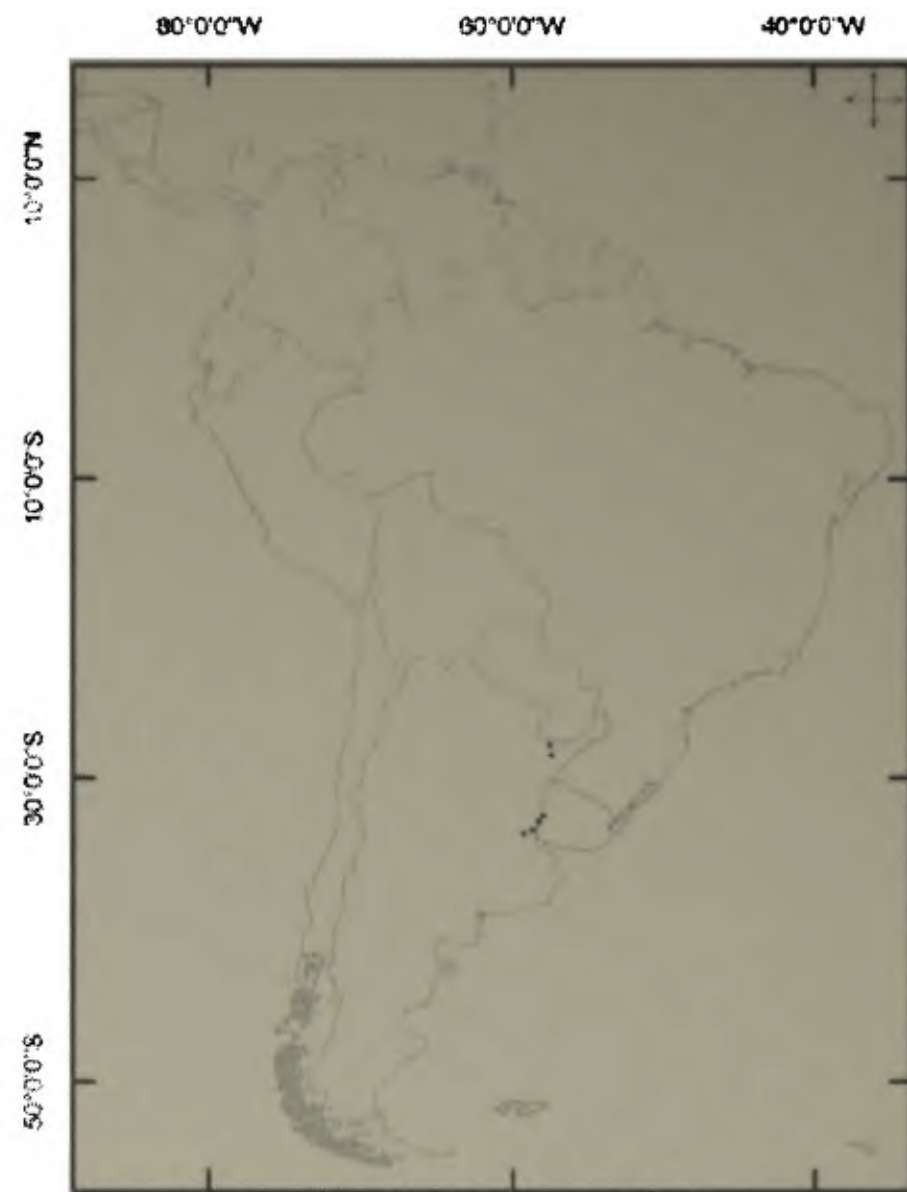


S. cinnamomea

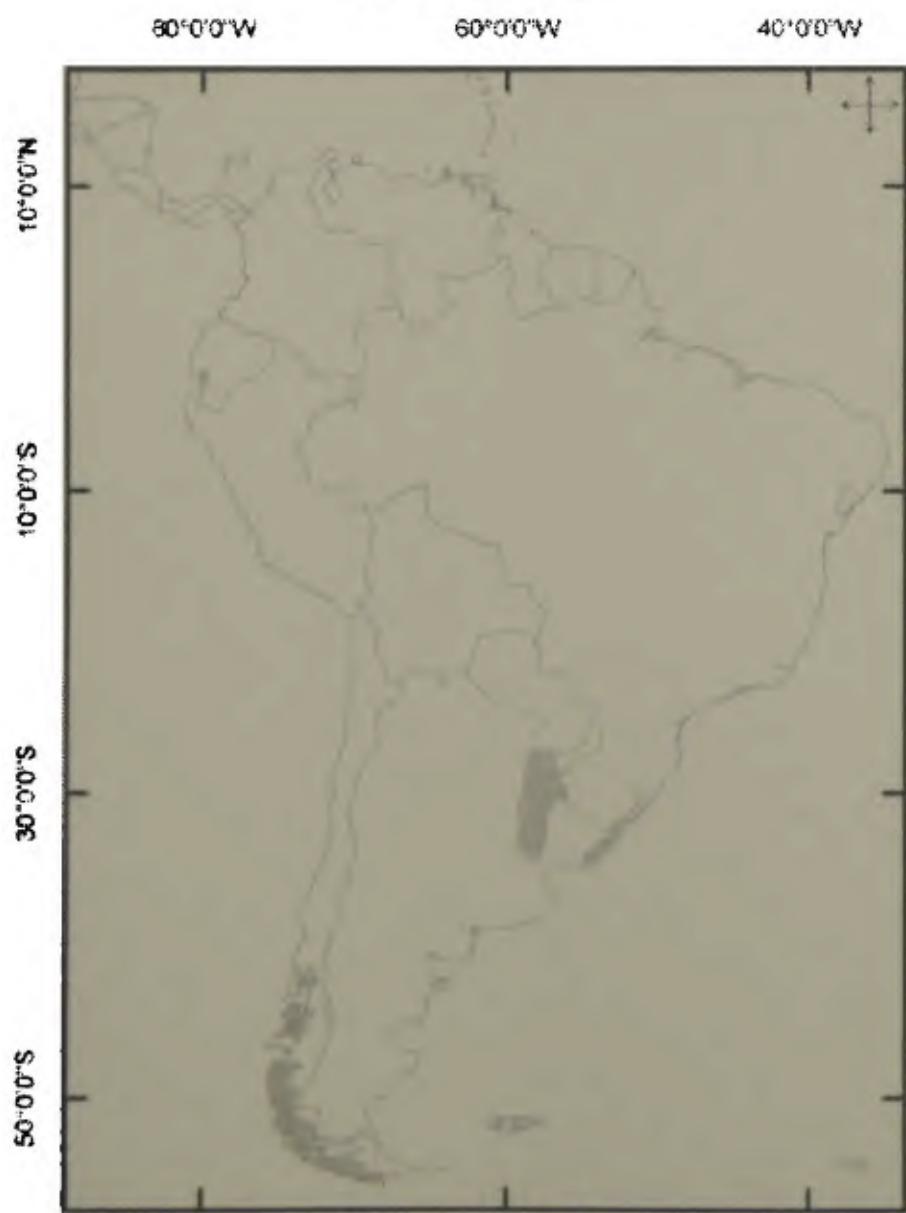
FIGURAS D9-D12. Distribución geográfica de los Capuchinos del Grupo C con garganta de distinto color que el vientre, numerados de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo. Tonos oscuros: áreas de cría, tonos claros: áreas de migración/invernada.



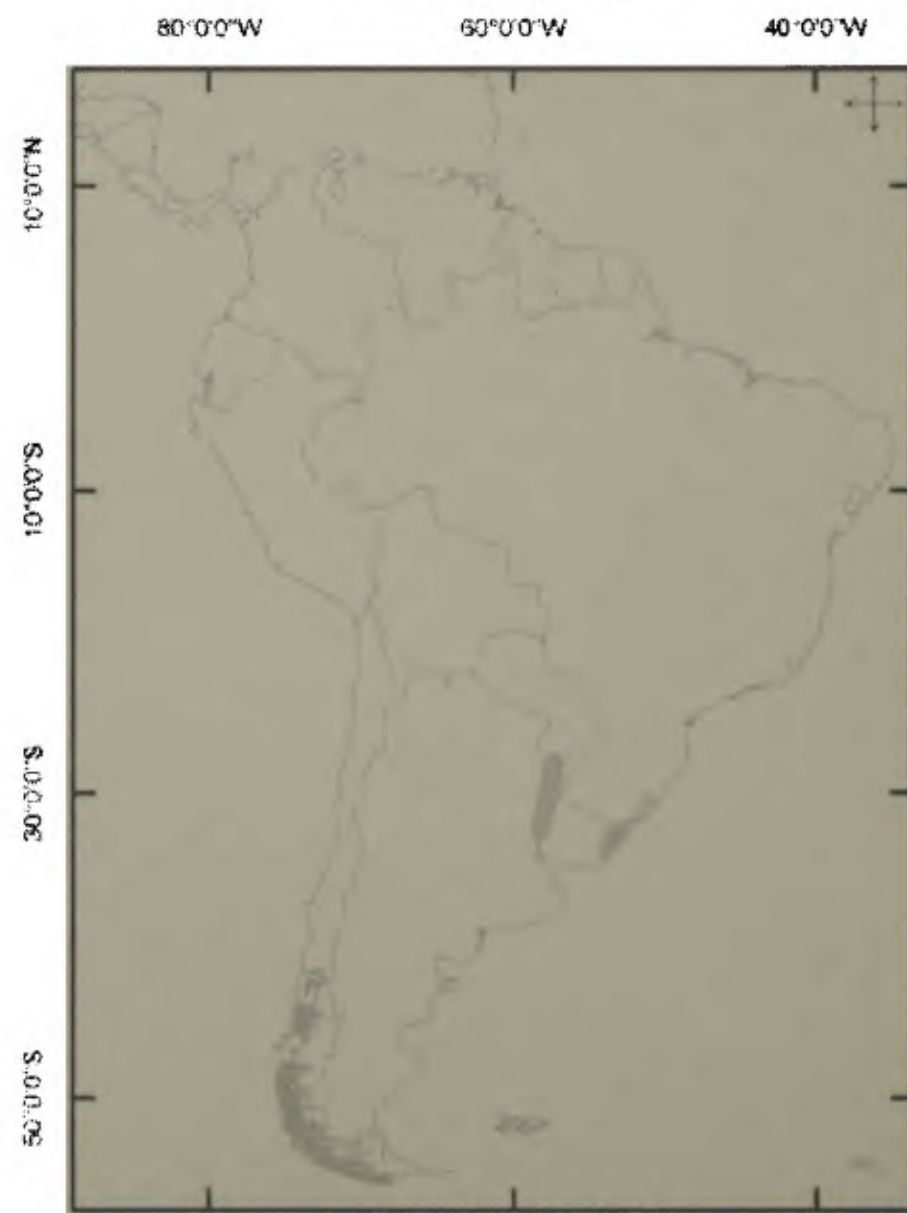
S. ruficollis



S. "caraguata"

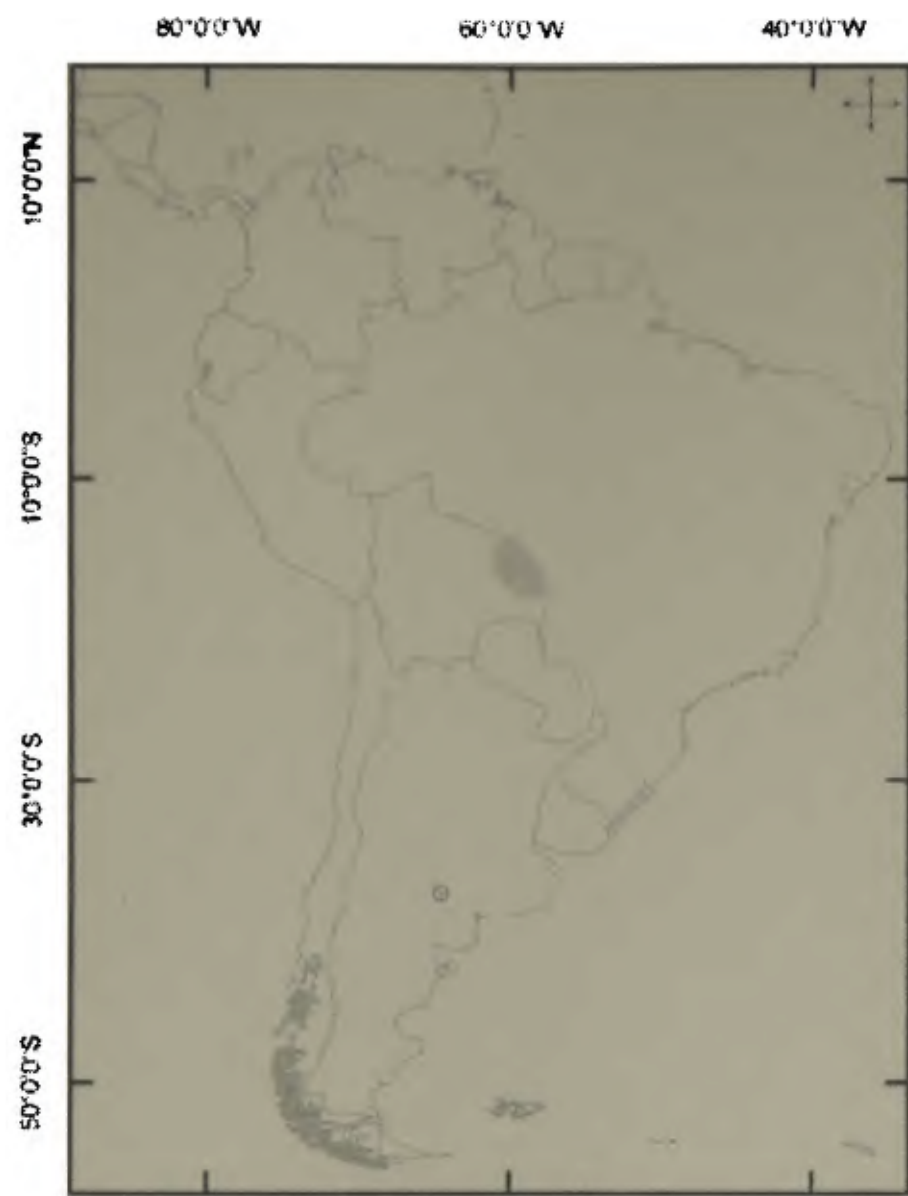


S. palustris

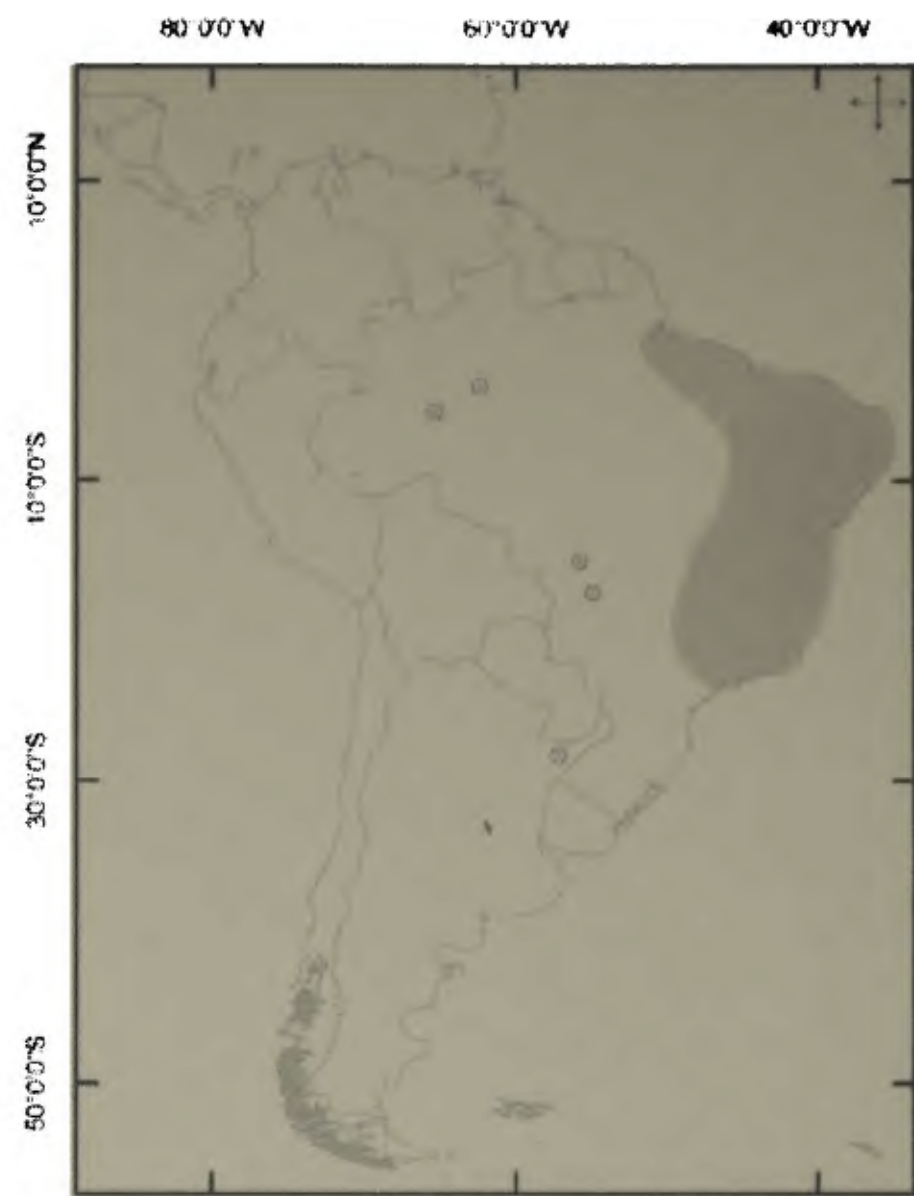


S. "zelichi"

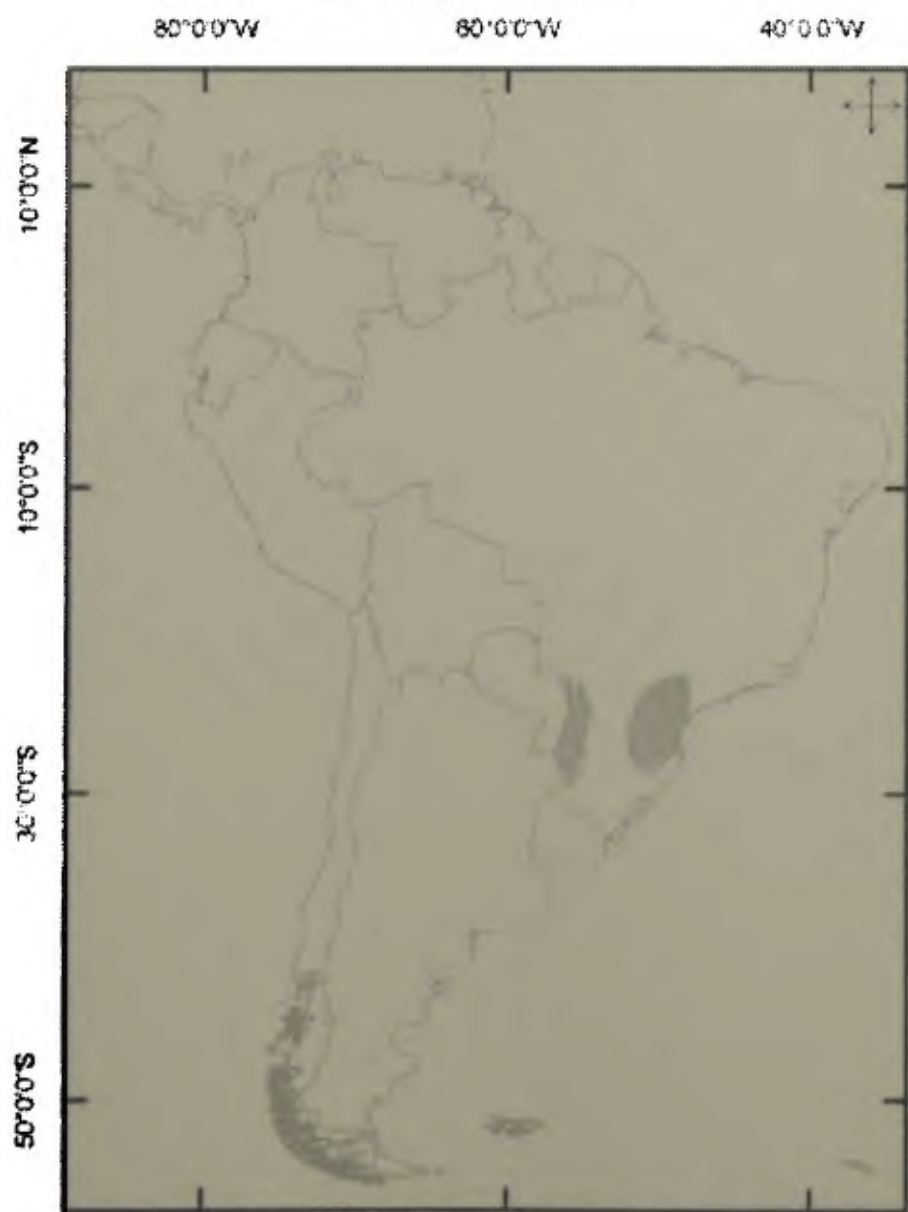
FIGURAS D13-D16. Distribución geográfica de los Capuchinos del Grupo D, numerados de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo. Tonos oscuros: áreas de cría, tonos claros: áreas de migración/invernada, reborde negro: registro dudoso, signo de pregunta: distribución supuesta.



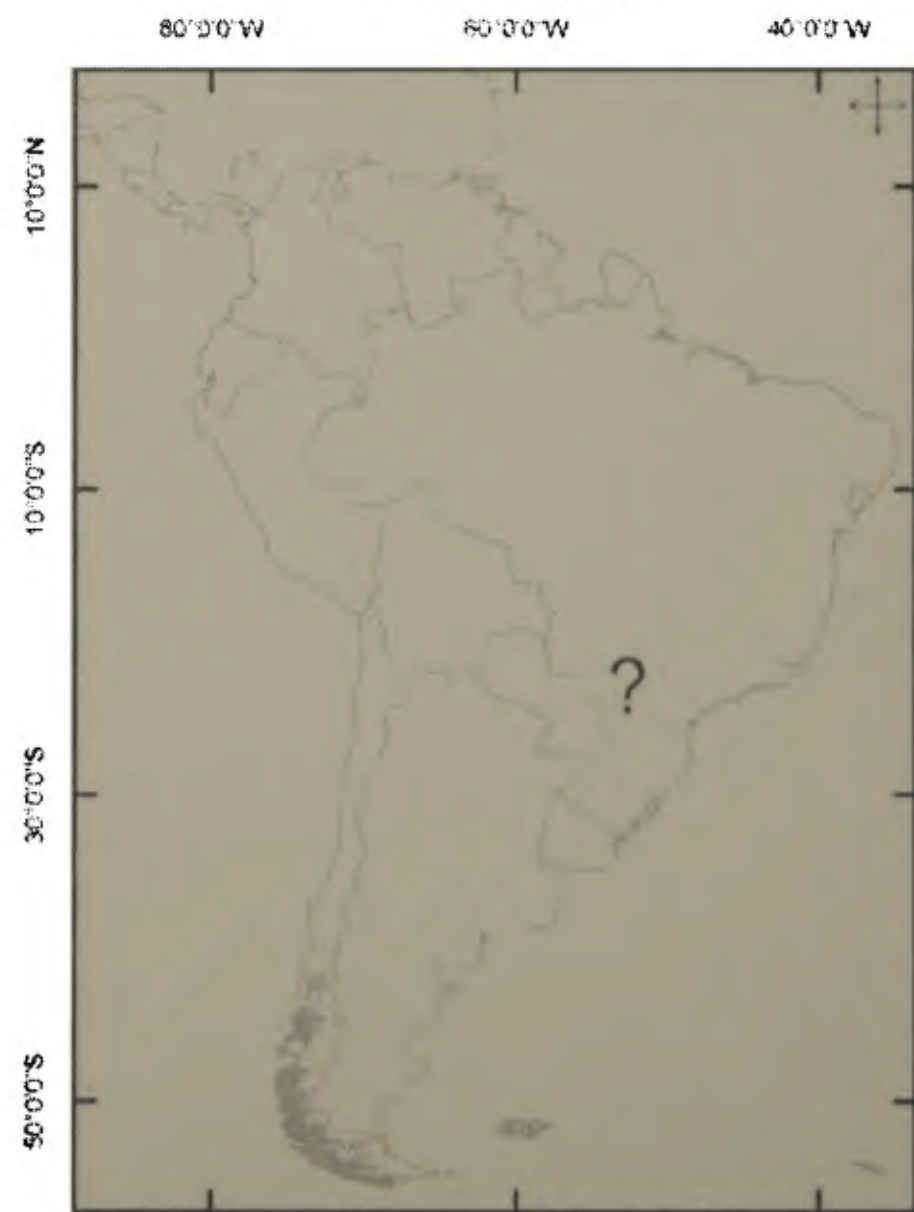
S. nigrorufa



S. bouvreuil



S. pileata



S. "andorinha"

TABLA 6. Movimientos estacionales en todas las formas de Capuchinos. El círculo con centro blanco y bordes gruesos (●) indica migración para cada forma, el círculo con centro negro y bordes delgados (⊙) indica migración para cada regiolecto. Ver *Distribución geográfica y migración* para más detalles, y Figuras D1-D16 para distribuciones geográficas aproximadas.

Forma	Tipo de movimiento			Fuentes [†]
	Larga distancia / Inter-regional	Media distancia / Intra-regional	Residente / Local	
<i>S. castaneiventris</i>	●	●	●	14,24,28
<i>S. melanogaster</i>	●			1,3,25,27,29,35
<i>S. "xumanxu"</i>	●			22
<i>S. minuta</i>		●	●	23,24,28
<i>S. hypoxantha</i>	●	●	●	1,9,20,26,27,35
Bolivia		⊙	⊙	1,32
Formosa		⊙	⊙	1,12
Corrientes	⊙			1
Entre Ríos	⊙			1
SE Brasil	⊙			3,22
<i>S. "uruguayana"</i>	●		¿●?	1,22
Formosa			¿⊙?	1
Corrientes	⊙			1
SE Brasil	⊙			22
<i>S. hypochroma</i>	●	●	●	8,9,10,17,20,21,25,28,29
Corrientes	⊙			1,21
Bolivia		⊙	⊙	9,32
<i>S. cinnamomea</i>	●			1,2,25,27,35,36
<i>S. ruficollis</i>	●		●	6,9,11,15, 20,26,27
Mesopotamia	⊙			1, 19
Apolo-Madidi			⊙	13
<i>S. "caraguata"</i>	●			1
<i>S. palustris</i>	●			2,3,6,21,25,33,35
<i>S. "zelichi"</i>	●			1,2,4,7,21,31
<i>S. nigrorufa</i> *		●	●	1,5,6,8,9,15,20,25,30,32,34
<i>S. bouvreuil</i> **		¿●?	●	16,29
Bahia		¿⊙?	⊙	16
São Paulo		¿⊙?	⊙	16
<i>S. pileata</i>	●	¿●?		1,3,16
Corrientes	⊙			1
Guaraní	⊙			1
São Paulo		¿⊙?		16,18
<i>S. "andorinha"</i>	¿⊙?	¿⊙?		1

† 1 = J.I. Areta obs. pers., 2 = Areta 2008 3 = Belton 1985, 4 = Bencke 2004, 5 = BirdLife Intl. 2000, 2009, 6 = Cestari 2006, 7 = Clay & Field 2004, 8 = Collar et al. 1992, 9 = Davis 1993, 10 = Davis 1995 in Mitchell 1997, 11 = Davis 1996 in Mitchell 1997, 12 = Di Giacomo 2005, 13 = B. Hennessey in litt., 14 = Hilty 2003, 15 = Kirwan & Areta 2009, 16 = Lima 2008, 17 = Mitchell 1997, 18 = Motta-Junior et al. 2008, 19 = Nores e Yzurieta 1980, 20 = Pearce-Higgins 2006, 21 = Pearman & Abadie 1995, 22 = M. Repenning in litt., 23 = R. Restall in litt., 24 = Restall et al. 2006, 25 = Ridgely & Tudor 1989, 26 = Roda & López-Lanús 2008, 27 = Sick 1997, 28 = Silva 1999, 29 = Silveira 1998, 30 = Silveira & d'Horta 2002, 31 = Stotz et al. 1996, 32 = Q. Vidoz in litt., 33 = Vaz Ferreira & Gerzenstein 1961, 34 = Willis & Oniki 1990, 35 = Willis 2004, 36 = Zelich in Narosky 1973.

* Una fotografía de un macho tomada en Enero de 2008 en el PN Lihue-Calel, Argentina fue atribuida a esta especie (Güller 2008, pero ver Kirwan & Areta 2009 y *Distribución geográfica y migración*).

** Las poblaciones Amazónicas, de regiolecto desconocido, serían parcialmente migratorias (Lima 2008). Una fotografía de un macho tomada en Enero de 2008 23 km al norte de Mercedes, Corrientes, Argentina, (C. Figuerero y A. Parera in litt.), ha sido atribuida a esta forma (Chebez 2009, pero ver *Distribución geográfica y migración*).

DISCUSIÓN



“Obviously, few, if any, remain to be discovered, but due to the very limited distribution of some of the species, it is not impossible that one or two still remain to be found in some remote and isolated area suitable to their needs” (de Schauensee 1952)

SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA – De acuerdo con el concepto de reconocimiento de especie (RSC), el proceso de especiación estará completo, y dos especies serán tales, cuando no compartan un sistema de fertilización común. El aislamiento reproductivo entre dos especies cualquiera es considerado un coproducto (o efecto incidental, Williams 1966) de la adaptación del SMRS a un nuevo ambiente. Los plumajes y las vocalizaciones de las aves suelen poseer características de diseño que facilitan su transmisión en el hábitat en el cual son utilizados (Endler & Théry 1996, Morton 1975, Slabbekoorn & Smith 2002). En estos casos, la colonización de un nuevo ambiente generará nuevos desafíos a un sistema de señalización para la atracción de los miembros de una pareja, y este sistema deberá acomodarse a las nuevas exigencias del ambiente (Paterson 1980, 1985, 1986). Si dos ambientes difieren lo suficiente en sus propiedades acústicas y visuales, es esperable entonces que los SMRS cambien de acuerdo a con estos. Alternativamente, si dos ambientes no difieren lo suficiente en sus propiedades acústicas y visuales, los SMRS pueden cambiar por otros factores indirectamente relacionados al hábitat, como por ejemplo preferencias de apareamiento de los miembros de la misma población dentro de un hábitat nuevo. En este trabajo, considero que las vocalizaciones, el uso de hábitat en simpatria, y en menor medida los plumajes, proveen elementos de juicio para evaluar si una forma de Capuchino es una especie de reconocimiento.

En los Capuchinos, existen tres patrones claros de relación morfología – hábitat – voces: a) formas diagnosticables morfológicamente que utilizan un mismo hábitat y vocalizan igual (morfos), b) formas diagnosticables morfológicamente que utilizan hábitats distintos y vocalizan distinto (especies), y c) poblaciones no diagnosticables morfológicamente que utilizan hábitats distintos y vocalizan distinto (regiolectos). Estos patrones son consistentes con dos secuencias de cambio distintas en la evolución de los elementos del SMRS (ver *Modelo de diversificación/especiación*). De las 16 formas de Capuchinos consideradas en este

estudio, 11 deben ser reconocidas como especies plenas, mientras que 5 de ellas parecen ser morfos de algunas de las especies reconocidas. La Tabla 7 resume los resultados y la evaluación final del status taxonómico de todas las formas de Capuchinos consideradas en este estudio, de acuerdo a las predicciones en la Tabla 3 (ver *Base hipotético-deductiva y evaluación de límites de especie*).

En dos formas, *S. hypochroma* y *S. "zelichi"*, se detectaron anomalías. Las poblaciones de *S. hypochroma* de la región Mesopotámica constituyen una excepción al patrón general observado: no poseen un hábitat exclusivo preferido pero fueron las únicas que utilizaron los pastizales altos, y aunque la mayoría de los individuos tienen una vocalización exclusiva, en al menos un caso un individuo de *S. hypochroma* vocalizó como *S. cinnamomea* y otro individuo vocalizó como *S. palustris*. Sin embargo, los datos disponibles de uso de hábitat, vocalizaciones y abundancia, apoyan la idea de que *S. hypochroma* es una especie buena, distinta de *S. palustris* y *S. cinnamomea* (ver Tabla 1 y Pearman & Abadie 1995). El trabajo de Areta (2008) reporta a *S. "zelichi"* como un posible morfo de *S. palustris*, y este trabajo corrobora esa conclusión: de seis individuos de *S. "zelichi"*, cinco vocalizaron como *S. palustris*, mientras que un único individuo vocalizó como *S. cinnamomea*, y todos los machos territoriales ocurrieron en ambientes típicos de *S. palustris*. Tres explicaciones mutuamente excluyentes pueden explicar la asociación anómala (errónea?) entre voz y plumaje en estos individuos: a) se trata de casos de hibridación entre las formas involucradas, b) se trata de individuos que aprendieron accidentalmente el canto a partir de una forma que no es la paterna, y c) se trata de individuos que son morfos de la forma como la cual vocalizan. La evidencia disponible sugiere que la explicación b) es la más plausible (ver *Híbridos y variabilidad y Vocalizaciones*).

Las formas no previamente descritas *S. "caraguata"*, *S. "uruguayana"* y *S. "xumanxu"* deben ser consideradas como morfos raros de *S. ruficollis*, *S. hypoxantha* y *S. melanogaster* respectivamente ya que son indistinguibles en el uso de hábitat y en sus vocalizaciones de estas formas. Asimismo, su abundancia es tan baja durante la época reproductiva, que no responden al patrón habitual de abundancia de las formas aquí consideradas especies (ver *Uso de hábitat* y Tabla 7). No pude obtener datos de uso de hábitat ni vocalizaciones de la forma *S. "andorinha"*, pero su morfología predice que debería coexistir y reproducirse en ambientes con *S. pileata*, vocalizar

como *S. pileata*, y existir en bajos números (redundando en bajas densidades), tal como ocurre con los otros morfos de espalda con el mismo color que el vientre.

Estos resultados demuestran que es un error considerar que una morfología diagnosticable, representa inmediatamente una especie distinta en términos biológicos en el grupo de los Capuchinos. Aunque sus plumajes son diagnósticos, los datos de uso de hábitat y vocalizaciones, junto a su superposición geográfica y a sus bajísimas densidades/abundancias, demuestran que *S. "xumanxu"*, *S. "uruguay"*, *S. "caraguata"*, *S. "zelichi"*, (y *S. "andorinha"*) no deben ser considerados especies distintas, y la evidencia disponible es consistente con considerarlos morfos de color de *S. melanogaster*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. palustris* (y *S. pileata*), respectivamente.

Una hipótesis alternativa, sería considerar a las formas escasas como el producto de raros eventos de hibridación, con las formas resultantes adquiriendo la preferencia de hábitat y las vocalizaciones de su padre. Dada la naturaleza modular de los bloques de plumaje en los Capuchinos (ver *Patrón iterativo y proceso iterativo*), y el desconocimiento de los patrones de herencia de plumaje, es interesante destacar que, en principio, se puede especular proponiendo diversas hipótesis *a priori* razonables sobre el origen por hibridación de prácticamente cualquier forma a partir de otras formas conocidas. Lógicamente, la hibridación estará limitada jerárquicamente por 1) la superposición de las distribuciones geográficas de cría de las formas, 2) la segregación de hábitat de las formas simpátricas y 3) las características de plumaje y vocalizaciones (y las preferencias por ellas) de cada forma (ver *Barreras reproductivas entre formas*).

Para formas actualmente simpátricas, es posible proponer, por ejemplo, que *S. "zelichi"* es a) el producto de la cruce de *S. cinnamomea* con *S. palustris* (aunque no hay evidencia, ver Areta 2008), o b) el resultado de la hibridación entre *S. palustris* y *S. "caraguata"* (pese a sus marcadas diferencias de hábitat: bañados y caraguatal-cardal seco, respectivamente), igualmente *S. "caraguata"* podría ser el producto de a) una cruce *S. ruficollis* con *S. cinnamomea* o b) hibridación de *S. ruficollis* con *S. "zelichi"* (aunque hemos mostrado que las formas tienden a segregarse ecológicamente y difieren en sus vocalizaciones). También es posible proponer que *S. "andorinha"* es el producto de una cruce *S. pileata* x *S. bouvreuil* en sus escasas áreas de superposición (aunque no se ha comprobado sintopía reproductiva de estas formas,

ver Lima 2008), y se pueden proponer numerosas hipótesis más a partir de las restantes formas.

Para formas actualmente alopátricas es posible hipotetizar eventos históricos *ad-hoc* de hibridación por una antigua superposición de las áreas de cría o por eventos accidentales, por ejemplo *S. hypochroma* pudo haber hibridizado con *S. bouvreuil* dando origen a *S. cinnamomea*, o alternativamente *S. cinnamomea* pudo haber hibridizado con *S. pileata* dando origen a *S. bouvreuil*, o incluso *S. bouvreuil* pudo haber hibridizado con *S. hypoxantha* para dar origen a *S. "uruguay"*, y así *ad infinitum*.

La forma *S. "xumanxu"*, y dos de los tres regiolectos de *S. hypoxantha* con *S. "uruguay"* (Formosa y SE de Brasil), aparecen en zonas donde no se reproduce ninguna forma de espalda coloreada y por lo tanto refutaría la hipótesis de su origen por hibridación de una forma de espalda coloreada con otra de espalda gris (el regiolecto Corrientes de *S. "uruguay"* aparece geográficamente en zonas de cría de *S. cinnamomea*, y apoya la hipótesis de morfo al cantar como *S. hypoxantha*). Si bien esta alopatria de cría de los machos hace muy improbable su origen por hibridación, es posible dar un paso más allá, y proponer dos hipótesis *ad hoc* para salvarla de la refutación, donde a) una hembra de alguna forma de espalda coloreada (virtualmente imposible de identificar en el campo) reproduzca esporádicamente (o haya reproducido) en estas áreas, o que b) algún macho o poblaciones de machos de espalda coloreada haya reproducido antiguamente en estas áreas, generando los patrones de plumaje observados. Para casi cualquier forma es posible proponer una hipótesis de origen por hibridación *ad-hoc*, aún cuando no hay evidencia de historia natural ni biogeografía actual que las apoye. Estas hipótesis son difíciles de someter a prueba por dos motivos: 1) algunas hipótesis históricas pueden no dejar rastros unívocos de su ocurrencia pasada (Cleland 2001, Turner 2005), y 2) las formas del Grupo *ruficollis* son indistinguibles genéticamente y por lo tanto, al no poder identificarse las unidades parentales no se puede reconocer una mezcla de ambas en los supuestos híbridos (ver *Hibridación y evolución*).

En síntesis: aunque un origen híbrido para las formas que aquí son consideradas morfos no ha sido refutado definitivamente, no existen tampoco datos que lo sustenten, pero sí existe un cúmulo importante de evidencia directa e indirecta en contra de la hipótesis de hibridación y a favor de la hipótesis de morfos de color (ver *Híbridos y variación, Vocalizaciones, y La especie no todo es*).

Límites de los sistemas de reconocimiento – Las vocalizaciones y la preferencia de hábitat reproductivo de cada forma siguen un patrón común de variación: diferencias en simpatria entre formas (con sus morfos respectivos), y diferencias dentro de formas en alopatria. El polimorfismo, y la variación geográfica en hábitats preferidos y voces pone de relevancia preguntas cruciales para el concepto de reconocimiento de especie: ¿dentro de qué límites de variación los elementos de un SMRS siguen dando como producto un mismo SMRS y no otro? O dicho de otra forma: ¿cuál es la plasticidad dentro de un SMRS?, o sea, ¿hasta qué punto las diferencias de vocalizaciones y hábitat en alopatria, dentro de una misma forma, deben ser interpretadas como ocurriendo dentro de una misma especie y no entre dos especies? Y análogamente: ¿hasta qué punto dos morfos se reconocen como parte de una misma especie? ¿cuáles son las principales características morfológicas involucradas en el reconocimiento específico? ¿Son realmente los cambios ambientales responsables de los cambios en los SMRS? ¿O es acaso el entorno reproductivo inmediato más importante en ejercer presión sobre el SMRS que la presión de los diferentes hábitats sobre los sistemas de señalización? Algunas respuestas a estas preguntas son tratadas en *Modelo de diversificación/especiación*.

Otros conceptos de especie – El concepto biológico de especie (Mayr 1963, concepto de aislamiento *sensu* Paterson 1985) permitiría reconocer las mismas especies que el RSC. Un concepto puramente morfológico de especie (Cain 1954), reconocería todas las formas como especies distintas, ya que son diagnosticables en sus plumajes. Las distintas versiones del concepto filogenético de especie se verían quizás en la disyuntiva entre reconocer una única especie (basados en la falta de holofilia por la reciente historia evolutiva compartida de sus genes, Donoghue 1985) o en reconocer varias especies (basados en los distintos grados de diagnosticabilidad por la historia evolutiva separada de los plumajes y voces, Cracraft 1983). Sea como sea, *ningún concepto de especie con sentido biológico permite describir cabalmente el fenómeno de los Capuchinos sin aniquilar lo que es esencial (ver La especie no todo es)*.

Tratamiento taxonómico – Los nombres expresamente propuestos para denotar entidades infrasubespecíficas, no están disponibles según las leyes del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ), y tales nombres quedan excluidos del ‘grupo de la especie’ y no son regulados por el CINZ (CINZ 1999, ver Art. 45.6 para más detalles). Ya que considero a *S. “xumanxu”*, *S. “uruguayana”*, *S. “caraguata”*, *S. “zelichi”* y *S. “andorinha”* como morfos de color de *S. melanogaster*, *S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. palustris* y *S. pileata*, respectivamente, y no los considero ni híbridos, ni subespecies, ni especies distintas, estas formas no requieren validación bajo las reglas de la CINZ. Formalmente deben tomar el nombre del morfo ya nombrado: *S. hypoxantha* incluye por lo tanto a *S. “uruguayana”*, y así sucesivamente. Sin embargo, informalmente, recomiendo utilizar los nombres de los morfos raros entre comillas para referirse a ellos, tal como he procedido en este trabajo. Aunque pueda resultar paradójico, este proceder cumple con el mandato del CINZ, y por lo tanto, constituye un tratamiento formal taxonómico adecuado del tema. Estos casos muestran las limitaciones de la nomenclatura Linneana para acomodar variación biológica significativa en una categoría taxonómica formal sin pérdida de información esencial (ver *La especie no todo es*).

El CINZ no prohíbe la aplicación de nombres formales específicos a los híbridos naturales (CINZ 1999), sin embargo, si eventualmente se corroborara la hipótesis de que los aparentes morfos de espalda coloreada son en realidad híbridos, no parece una alternativa razonable la de nombrar formalmente a estos híbridos, ya que esto desvirtuaría, más aún, el significado de la palabra especie en su sentido de taxón y en su sentido biológico (ver *Conceptos de especie, forma y morfo*).

TABLA 7. Síntesis de los principales caracteres utilizados para resolver la situación sistemática de las formas de Capuchinos estudiadas. El símbolo de visado (✓) indica hábitat preferido, vocalizaciones diagnósticas, abundancia normal, y status de especie válida, mientras que la cruz (✗) indica ausencia de hábitat preferido exclusivo, ausencia de vocalizaciones diagnósticas, abundancia escasa, y status de posible morfo de la forma con la cual comparte vocalizaciones y hábitat.

Forma	Hábitat	Vocalizaciones	Abundancia	Status
<i>S. castaneiventris</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. melanogaster</i>	✓	✓	✓	✓
<i>S. "xumanxu"</i>	✗ = <i>S. melanogaster</i>	✗ = <i>S. melanogaster</i>	✗	✗
<i>S. minuta</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. hypoxantha</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. "uruguayana"</i> *	✗ = <i>S. hypoxantha</i>	✗ = <i>S. hypoxantha</i>	✗	✗
<i>S. hypochroma</i> *	✗✓	✓	✓	✓
<i>S. cinnamomea</i>	✓	✓	✓	✓
<i>S. ruficollis</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. "caraguata"</i>	✗ = <i>S. ruficollis</i>	✗ = <i>S. ruficollis</i>	✗	✗
<i>S. palustris</i>	✓	✓	✓	✓
<i>S. "zelichi"</i>	✗ = <i>S. palustris</i>	✗ = <i>S. palustris</i>	✗	✗
<i>S. nigrorufa</i>	✓	✓	✓	✓
<i>S. bouvreuil</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. pileata</i> *	✓	✓	✓	✓
<i>S. "andorinha"</i>	¿✗ = <i>S. pileata</i> ?	¿✗ = <i>S. pileata</i> ?	✗	✗

* Forma con variación geográfica en uso de hábitat y vocalizaciones.

POLIMORFISMO – En términos de morfismo (ver *Conceptos de especie, forma y morfo*), 6 especies son monomórficas y 5 polimórficas (o más estrictamente, macho-dimórficas), totalizando 11 especies con 16 formas. Las seis especies macho-monomórficas de Capuchinos son *S. castaneiventris*, *S. minuta*, y los pares de especies *S. hypochroma/S. cinnamomea*, y *S. nigrorufa/S. bouvreuil*. Las cinco especies macho-dimórficas son *S. melanogaster/S. "xumanxu"*, *S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*, y *S. pileata/S. "andorinha"* (ver *Sistemática y taxonomía*).

Si en base a su similitud genética todas las formas del Grupo *ruficollis* son consideradas morfos de una única especie ultrapolimórfica (ver *Barreras reproductivas entre formas*), un patrón anidado de morfos debe ser reconocido, con algunos morfos compartiendo hábitat y voces pero difiriendo en plumajes (*S. hypoxantha/S. "uruguayana"*, *S. ruficollis/S. "caraguata"*, *S. palustris/S. "zelichi"*), y otros morfos difiriendo en plumajes, hábitat y voces (*S. hypochroma/S. cinnamomea*). Alternativamente, si cada par de formas compartiendo hábitat y voces es tratado como una misma especie, el patrón iterativo debe reconocerse como ocurriendo dentro de una misma especie y entre especies distintas (ver *Patrón iterativo y proceso iterativo*).

La existencia de morfos en los machos de los Capuchinos, lleva indefectiblemente a la pregunta sobre la existencia de morfos en las hembras. Las hembras de las distintas formas son crípticas a nuestra visión, pero esto no necesariamente es así para los machos de los Capuchinos. Y ya que hasta ahora no existen maneras de determinar objetivamente a las hembras, las preguntas sobre el dimorfismo y la variación en plumajes de las hembras de todas las formas aguarda respuesta.

HÍBRIDOS & VARIABILIDAD – No existe ningún caso de hibridación natural o en cautiverio de Capuchinos con suficientes detalles que permitan descubrir algún patrón de herencia de caracteres de plumajes. En el único caso medianamente detallado, Sabel (1990) reporta que los machos, producto de la cruce en cautiverio de un macho de *S. palustris* con una hembra presumiblemente de *S. ruficollis* o *S. hypoxantha*, no desarrollaron el color de garganta típico de ninguna de las formas, sino apenas algunas plumas claras en la garganta sugiriendo algún tipo de influencia de ambas formas en el desarrollo del plumaje. Aunque parezca razonable que las formas raras de espalda coloreada son el producto de hibridación entre alguna forma con espalda coloreada y otra con espalda gris (ver *Sistemática y taxonomía*), a la luz de estos escasos datos, es difícil interpretar los plumajes de cualquier Capuchino como evidencia directa de hibridación.

Es posible sugerir alternativas más plausibles que la hibridación para dos de los presumibles híbridos de L. Short (Figura M4). El supuesto híbrido *S. ruficollis* x *S. hypoxantha* (Figura M4), puede interpretarse de igual manera como un macho con garganta grande de color chocolate, teniendo en cuenta a) que el tipo de *S. ruficollis* y algunos individuos considerados jóvenes de esta misma forma, presentan la garganta de colores marrón-rojizos en vez de negros (Hellmayr 1904, 1938, obs. pers.), y b) la gran variación en tamaño de babero existente en *S. ruficollis* (Figura M1). El espécimen atribuido a *S. ruficollis* x *S. hypochroma* (Figura M4) parece tratarse de un macho de *S. hypochroma* color castaño-chocolate saliendo de plumaje eclipse. Finalmente, el tercer presumible híbrido (Figura M5), se trata indudablemente de un joven o macho saliendo de eclipse de la forma *S. "uruguayana"* (ver *Adquisición de plumaje*, y comparar el presumible híbrido en Figura M5 con el macho joven/eclipse de *S. cinnamomea* en Figura I2, y los adultos de *S. "uruguayana"* y *S. cinnamomea* en Figura I4-2). Short consideró a este espécimen como una cruce *S. hypoxantha* x *S.*

bouvreuil (sin precisar si se refería a la subespecie *S. b. bouvreuil* o a *S. b. pileata*, de acuerdo a la taxonomía del momento), sin embargo, es preciso notar que solamente tendría sentido considerar al espécimen como un híbrido entre *S. hypoxantha* x *S. bouvreuil* (con espalda y vientre coloreados) y no como un híbrido de *S. hypoxantha* x *S. pileata* (con espalda gris y vientre blanco) (ver Figura M5). La hipótesis de hibridación se debilita aún más cuando se comprueba que, en el área donde fue colectado este individuo, no se reproduce *S. bouvreuil* (pero ver *Distribución y migración* para un poco plausible registro de esta forma en el área).

Los casos atribuidos a hibridación de *S. castaneiventris* también pueden ser discutidos. Short (1969) consideró que un espécimen era un híbrido de *S. hypochroma* x *S. castaneiventris* (Figura M6), sin embargo a) no se conoce la procedencia geográfica precisa de este espécimen, b) no se conoce ningún área donde ambas formas superpongan su distribución de cría, y c) mientras *S. hypochroma* es una forma de pastizales, *S. castaneiventris* es una forma de arbustales y bordes de selvas. Otras opciones plausibles son considerarlo un híbrido de *S. minuta* x *S. castaneiventris* (cuyas distribuciones al menos se superponen, aunque utilicen generalmente ambientes distintos), o un individuo anormal de *S. castaneiventris* con gris reducido en los flancos y una pequeña rabadilla coloreada. Individuos con los flancos grises reducidos también ocurren en *S. melanogaster* (obs. pers.). Asimismo, Restall et al. (2006), consideran que *S. hypochroma rothi* podría tratarse de un individuo aberrante o un individuo viejo de coloración particularmente intensa de *S. minuta*, y no un híbrido de *S. minuta* x *S. castaneiventris*, y yo acuerdo plenamente con esta idea. La enorme subjetividad en las interpretaciones de los patrones de coloración de los Capuchinos es particularmente patente en este caso en que dos investigadores, R. Meyer de Schauensee y L. Short, trabajando sobre el mismo material, tuvieron interpretaciones radicalmente opuestas sobre su significado (ver *Híbridos naturales*).

Finalmente, el posible híbrido *S. pileata* x *S. lineola* de Sick (1963) se basa aparentemente en la emergencia de algo de color blanco en la corona. Esto podría ser una rara variación puramente individual de falta de pigmento en la corona, permitiendo la emergencia del color general del cuerpo. Esto se observa raramente en *S. cinnamomea*, donde algunos individuos muestran la corona gris partida en forma de V abierta hacia atrás, con el centro de color castaño como el resto del cuerpo (C. Figuerero fotografía). Ya que no existen más detalles de plumaje o voces de otros

supuestos híbridos, no es posible profundizar en interpretaciones alternativas o corroborar su origen híbrido en la naturaleza.

El caso de la sistemática y taxonomía de los Para-Capuchinos (o Grupo *telasco*), se asemeja a la situación de los Capuchinos. El raro y localizado *S. insulata* (Chapman 1921, Salaman 1995) fue considerado una subespecie o morfo local (isleño) de *S. telasco* (Stiles 2004, Remsen et al. 2009) basado en un detallado estudio morfológico. La gran variabilidad de los plumajes de *S. insulata* podría derivar de hibridación con poblaciones nómades de *S. telasco* (Stiles 2004), y un estudio de ADNmit no encontró diferencias significativas entre ambas formas (de las Casas 2004). De todas maneras, fue sugerido que *S. insulata* podría ser un híbrido de *S. telasco* x *S. minuta* (de las Casas 2004). Las vocalizaciones de *S. insulata* podrían ser distintas de las de *S. telasco* de tierra firme (J.C. de las Casas en Restall et al. 2006), lo que podría ser consistente con su status de especie plena o indicar variación geográfica en las vocalizaciones de poblaciones alopátricas de *S. telasco*.

Sick (1979) menciona que en *Sporophila* (y *Oryzoborus*), los machos híbridos acostumbran tener un canto mixto, reuniendo caracteres de las especies cruzadas. Posteriormente, también sugiere que los híbridos pueden cantar cantos puros de una u otra forma parental (Sick 1997), pero sin dar detalles. Ninguno de los cantos de los individuos analizados en este estudio puede ser interpretado razonablemente como una mixtura entre dos tipos de canto, por lo que si la visión de Sick (1979) es aplicable a los Capuchinos, no habría casos de híbridos. Alternativamente, los híbridos en Capuchinos podrían no cumplir con la generalidad propuesta por Sick (1979), adquiriendo directamente el canto, posiblemente de una de las formas parentales, y más probablemente de la forma macho (ver *Vocalizaciones*).

Dos factores podrían contribuir fundamentalmente a la hibridación en los Capuchinos: la degradación de hábitats nativos que mezclaría ambientes preferidos de los Capuchinos o generaría nuevos hábitats donde las formas se cruzarían (Anderson 1948, Sick 1997) y la ausencia de machos, que disminuiría el umbral de exigencias de las hembras, llevando al apareamiento con machos de una forma que normalmente no hubiera sido elegida (Grant & Grant 1997, Sick 1997).

HIBRIDACIÓN Y EVOLUCIÓN – La hibridación puede tener un rol creativo en la evolución al generar nuevas variantes fenotípicas que pueden seguir su propia trayectoria evolutiva o combinarse con variantes previas incrementando aún más la

variación (y las variantes) en una población (Anderson & Stebbins 1954, Lewontin & Birch 1966, Grant & Grant 1992), y puede cumplir un rol importante en la especiación (Mallet 2007). En las aves, el caso mejor estudiado es el de los Pinzones de Darwin (*Geospiza* spp.), donde existe una gran uniformidad en los plumajes, pero marcadas diferencias en los tamaños de los picos de las distintas especies (Grant 1999). El tamaño y forma de los picos son altamente heredables, de manera que en las crías híbridas (interfértils con otras especies), los picos son intermedios entre los de sus padres, con lo cual la cantidad de morfologías se incrementa como producto de la hibridación (Grant & Grant 2008). Aunque los datos de voces, hábitat y patrones distribucionales no la apoyan, es posible que la gran variabilidad observada en los Capuchinos sea el producto del flujo genético regular pero escaso entre las formas (o de algunos eventos históricos de hibridación, ver *Sistemática y taxonomía*). *El proceso de diversificación fenotípica de plumajes mediante hibridación, se vería acompañado de homogeneización genética, y podría explicar la gran variación en plumajes, la existencia de morfos y la escasez de identidad genética en las formas de Capuchinos* (ver *Patrón iterativo y proceso iterativo*). Si esta idea es cierta, puede predecirse que a) deberían verse distintos patrones de variación geográfica en plumajes, dependiendo del número y naturaleza de las formas que hibridarían en cada región geográfica, y b) poblaciones locales hibridantes (simpátricas) de una forma deberían parecerse genéticamente más a las formas locales con las que hibridan, que a miembros alopátricos de su misma forma (ver Grant et al. 2005, Grant & Grant 2008). La puesta a prueba de ambas predicciones necesita de trabajo de campo y laboratorio minucioso; para cada área estudiada hay que, a) conocer cuáles formas *realmente* coexisten durante la época reproductiva, b) saber cómo son las características morfológicas y genéticas de poblaciones puntuales de una misma forma en distintas áreas, c) no coleccionar individuos para evitar alterar la pérdida de individuos excepcionales (si la hibridación es un evento ocasional, la pérdida de estos individuos puede alterar significativamente el panorama), y d) anillar individuos a largo plazo para estudiar patrones de herencia en plumajes en condiciones naturales. También, mediante una cuidadosa ética ecológica y de respeto a individuos preferentemente procedentes del comercio ilegal, se pueden realizar experimentos de cruces en cautiverio para dilucidar los patrones de herencia de plumajes dentro de una forma y entre formas.

VOCALIZACIONES – Este constituye el primer trabajo a gran escala geográfica con vocalizaciones de Capuchinos (ver Areta 2008 para *S. palustris*, *S. “zelichi”* y *S. cinnamomea*), y demuestra la existencia de variación geográfica estructurada en regiolectos y de variación temporal en sus voces, arbitrariamente discretizada en cronolectos.

Los notables cambios en breves períodos de tiempo en la estructura de las notas reconocidas en distintos cronolectos y la variación geográfica en las voces, apoyan contundentemente la idea de que los cantos en los Capuchinos son aprendidos.

Basados en lo que se conoce de aprendizaje de voces en Passeriformes, dos alternativas principales deberían ser consideradas en los Capuchinos: 1) aprendizaje a partir de los padres (transmisión vertical), y 2) aprendizaje de vecinos durante la primera (o subsecuente/s) reproducción (transmisión oblicua) (Baptista & Gaunt 1994, Grant 1999, Kroodsma 2004, Liu & Kroodsma 2006). Si los Capuchinos aprenden sus vocalizaciones por transmisión vertical, el uso de las vocalizaciones como indicador de su procedencia genética se ve reforzado, y las conclusiones de este trabajo robustecidas. Por otro lado, si las voces son aprendidas mediante transmisión oblicua, las conclusiones de este trabajo pierden algo de robustez, ya que una forma con un plumaje podría incorporar el canto de otra forma a menudo. Resulta evidente que, frente a la escasez de individuos de una forma cantando el canto de otra forma, existe alguna manera (¿mecanismo *ad hoc*?) mediante la cual las formas (y sus respectivos morfos) aprenden preferentemente las vocalizaciones que les son propias. Aunque se desconoce si los Capuchinos poseen algún patrón de selectividad innata (genético), que evitaría que los jóvenes aprendan cantos heteroespecíficos, la falta de diferenciación genética entre formas sugiere que este no sería un factor importante en limitar la transmisión de vocalizaciones entre formas (ver Hultsch & Todt 2004). Aún si los individuos de Capuchinos no aprenden el canto de su mismo padre, el improntado en la morfología de su padre y la existencia de un hábitat típico, pueden actuar como canalizadores del aprendizaje de las voces, promoviendo el aprendizaje de la forma correspondiente (ver *Modelo de diferenciación/especiación*).

Dentro del género *Sporophila*, el aprendizaje de cantos es la regla (Schwartz 1975, Sick 1979, 1997, Moschione 1989, Thomas 1996, Areta 2008). Mientras algunas especies como *S. collaris*, *S. intermedia*, y *S. plumbea* imitan (i.e., diferentes individuos en cada generación incorporan rutinariamente elementos de los cantos de otras aves), no encontré ningún caso de imitación entre las formas de Capuchino

analizadas. Sin embargo, encontré casos de un fenómeno al que denomino **asimilación acústica ambiental**: “proceso en el cual, en algún punto del proceso de aprendizaje, algún sonido ambiental se incorpora al repertorio típico de un pájaro, sin necesidad de mantener contacto acústico con el modelo inicial” (i.e., imitación primaria seguida de transmisión dentro de una población, ver Saunders 1923, Thielcke 1969, Baylis 1982, Kelley et al. 2008). Las notas *d* y *e* de *S. ruficollis* (Figura S19) se asemejan al canto más frecuente del Crespín (*Tapera naevia*, común en las zonas de *S. ruficollis*), la nota *j* del regiolecto Formosa de *S. hypoxantha* (Figura S6) es muy similar a la nota corta del canto de la Cachirla Chica (*Anthus lutescens*, la única cachirla en esta área con *S. hypoxantha* [Di Giácomo 2005]), y el canto de *S. hypoxantha* del regiolecto Entre Ríos (Figura S8) incluye una serie de notas (notas *b*, *c*, y *d*) que se parecen al dialecto local del canto del Chingolo (*Zonotrichia capensis*, una especie común en la zona) (Areta et al. en prensa, Areta & Repenning en prep.). El proceso de asimilación acústica ambiental, difiere fundamentalmente de la imitación regular (luego del proceso de imitación primaria) en su ontogenia (modelo heteroespecífico vs. coespecífico), alcance (toda la población vs. adquisición individual), y frecuencia (sonido típico vs. sonido atípico, en el repertorio del asimilador/imitador respectivamente). Algunas reglas estructurales en los cantos de los Capuchinos parecen restringir donde y cuales sonidos pueden ser asimilados. Por ejemplo, en *S. hypoxantha* las notas largas de *Z. capensis* fueron asimiladas en el regiolecto de Entre Ríos donde existen notas con características de diseño similares en otros regiolectos, y la nota corta de *A. lutescens* en el regiolecto de Formosa, ocurre en una posición donde notas estructuralmente similares aparecen en otros regiolectos (Figuras S6-S8).

Las grabaciones de Capuchinos jóvenes practicando el canto correspondiente a su forma indican que a) las vocalizaciones son aprendidas, b) que las voces comienzan al menos a ser aprendidas (memorizadas y practicadas) dentro del primer año de vida, y c) que de alguna manera los jóvenes aprenden preferentemente el canto correspondiente a su forma (explicando la baja tasa de incidencia de individuos “malimprontados”). Las preguntas esenciales de dónde, de quién, y cuándo aprenden sus cantos (Kroodsma 2004), aún no han sido respondidas; pero los datos disponibles sugieren que los Capuchinos aprenden su canto cerca del área de cría, posiblemente de su padre o de otros machos en su ambiente preferido, y dentro del período que ocurre entre su nacimiento y su primer migración (o alejamiento de sus padres en el

caso de poblaciones residentes). Los cantos de los Capuchinos parecen no variar de año a año en un mismo individuo, lo que indicaría que tienen aprendizaje cerrado (Baptista 1996, Hultsch & Todt 2004, pero ver *Bandos mixtos, ecología y evolución*). Estas respuestas preliminares sustentan la lógica hipotético-deductiva desarrollada a lo largo de este trabajo, y apoyan la utilización de las vocalizaciones para evaluar el status sistemático de las formas de Capuchinos.

No existen estudios detallados de cambios temporales en las vocalizaciones de ningún Thraupini. Estudios previos de cambios de vocalizaciones a lo largo del tiempo han comparado fundamentalmente variaciones en los tipos de canto que pueden reconocerse por permutación de notas relativamente estables en el tiempo en Emberizini o en aves con aprendizaje abierto (Thielcke 1969, Payne 1996, Catchpole & Slater 2008). En muchas de las especies en estos estudios, existen marcadas diferencias interindividuales en los tipos de cantos de cada individuo, o de pequeños grupos de individuos en una misma región. En los Capuchinos, en cambio, existe una notable uniformidad interindividual en los tipos de notas presentes en grandes regiones geográficas. A diferencia de estos estudios, los Capuchinos parecen mutar sobre todo la forma de cada nota dentro de linajes evolutivos, manteniendo relativamente estable la estructura interna secuencial y las relaciones topológicas entre las notas. La evolución de las vocalizaciones parece haber ocurrido a partir de una base estructural compartida de introducción, cantos y llamados en los Capuchinos. Según esta idea, el contenido estaría constreñido a cambiar, dentro de los límites impuestos por esta estructura abstracta que condiciona que variaciones (tipos de nota) son posibles dentro de cada posición (estructura de nota) en el sistema predefinido (estructura general o *bauplan*) de las vocalizaciones de los Capuchinos. *Así como hemos propuesto la existencia de un Capuchino arquetípico a partir del cual pueden derivarse todos los plumajes conocidos, es posible proponer la existencia de un patrón de canto primordial abstracto, dentro del cual las distintas formas desarrollan su contenido propio a partir de estímulos externos, limitados por las restricciones internas de esta estructura predefinida.* Si esta estructura abstracta existe, sería posible acercarse a ella mediante experimentación: individuos sin tutores de formas distintas vocalizarían notas que se acercan a la estructura esencial del canto de los Capuchinos, y estas no deberían diferir más entre formas que entre individuos de la misma forma (ver Marler & Slabbekoorn 2004, Catchpole & Slater 2008).

SEGREGACIÓN ECOLÓGICA – Las poblaciones locales de Capuchinos incluídas en este estudio muestran en su mayoría preferencia por un ambiente dado para establecer sus territorios de cría. Esto es compatible con el status específico que se ha asignado tradicionalmente a la mayoría de las formas descritas (ver Tabla 7 y *Sistemática y taxonomía*). Las poblaciones alopátricas de las formas más ampliamente distribuídas presentaron variación geográfica en sus hábitats preferidos, dificultando la asignación de un hábitat preferido para cada forma a lo largo de toda su geonemia. En áreas de simpatria, las formas (con sus morfos) mostraron marcadas preferencias por hábitats distintos, validando la importancia de los hábitats como elementos del SMRS en áreas de potencial contacto reproductivo (ver Figura H2 y *Uso de hábitat*). Estos resultados justifican las predicciones derivadas utilizando el método hipotético-deductivo, y apoyan la utilización de datos de hábitat para evaluar el status sistemático de las formas de Capuchinos.

Sick (1967:309) propuso que “la segregación de hábitat – que impide el encuentro de parejas potenciales – representa, en el caso de los *Sporophila*, el mecanismo de aislamiento más importante”, y de hecho, la magnitud de la divergencia ecológica puede tener un rol importante en el aislamiento reproductivo independientemente del tiempo transcurrido desde la divergencia de dos formas (Funk et al. 2006, Nosil et al. 2009). Aunque las formas mostraron preferencia por hábitats distintos, la segregación espacial entre estos hábitats no siempre es marcada, y los hábitats pueden encontrarse uno a continuación del otro o interdigitados en una matriz compleja de relaciones espaciales. Por eso, la preferencia de un hábitat para criar no puede ser considerado un evaluador directo del grado de aislamiento ecológico y espacial de las formas, y su significado biológico requiere de análisis más detallados. *El potencial de aislamiento a la hora de la reproducción entre diferentes formas de Capuchinos parece depender tanto de la distribución relativa de los hábitats entre sí como de la preferencia por uno u otro tipo de hábitat por parte de las diferentes formas.* Sin embargo, en localidades donde se encuentre solamente uno de los hábitats preferidos por alguna de las formas de Capuchino, la ausencia de las otras formas es altamente esperable, tanto como lo es la presencia de la forma que prefiere ese ambiente.

La morfología de los picos tiene incidencia directa en la dieta de las aves granívoras (Ziswiler 1965, Grant & Grant 2008). El aislamiento ecológico de las formas de Capuchinos en ambientes de cría propios dentro de áreas de simpatria no

está vinculado a divergencias morfológicas notables. El remarcable parecido en los tamaños y proporciones de los Capuchinos del Grupo *ruficollis*, el hecho de que migren e invernen en bandos mixtos, y de que conformen bandadas mixtas de alimentación durante la época reproductiva, provee más evidencia del parecido ecológico de todas estas formas. Las causas próximas aptativas de la separación reproductiva en distintos ambientes, si es que existen, son desconocidas.

Este estudio fue realizado a una gran escala geográfica, que permitiera comprender los patrones macrogeográficos de variación para poder interpretar variaciones locales. Con este marco general de referencia, el camino queda abierto para emprender estudios locales minuciosos que sin lugar a dudas proveerán de los detalles necesarios para comprender mejor la segregación espacial y ecológica de las diferentes formas en distintas localidades.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y MIGRACIÓN – La especialización en comer semillas del tallo en pie, vincula la distribución espacial y temporal de los Capuchinos a dos escalas: las distribuciones geográficas de cría están condicionadas por las preferencias de hábitat de cada forma, y la presencia en un momento dado en su ambiente preferido se vincula a la disponibilidad de recursos alimenticios específicos en este ambiente y en su periferia.

El polimorfismo migratorio observado en varias formas de Capuchinos (Tabla 6), obedecería a la estacionalidad de sus áreas de cría: en áreas con disponibilidad de alimento a lo largo del año las formas y/o poblaciones son residentes, mientras que la distancia de los desplazamientos de las otras poblaciones estarían condicionadas por el alimento disponible en el entorno geográfico inmediato (Silva 1999). En las formas de los Campos de Cima da Serra como *S. melanogaster* y *S. hypoxantha* (regiolecto SE Brasil), es posible que además influyan las extremadamente bajas temperaturas otoño-invernales (¡algunas áreas de cría quedan cubiertas con nieve!).

La atribución de status migratorios a las distintas poblaciones de Capuchinos no es una tarea fácil. Por ejemplo, Davis (1993) reporta a *S. hypoxantha*, *S. hypochroma*, y *S. ruficollis* en bandos migrantes de paso sobre todo en Septiembre y Marzo-Abril en Concepción (Bolivia); además, reporta encuentros de un grupo de cinco machos y dos hembras/jóvenes de *S. nigrorufa* forrajeando en Noviembre, y de un macho en Abril. Mientras considera a los tres primeros como migrantes de larga distancia, no atribuye categoría de desplazamiento alguna a *S. nigrorufa*. Joseph

(1996) interpreta que estos datos de Davis (1993) son consistentes con migración de larga distancia templado-tropical, migración intrarregional, nomadismo local o con varias de estas categorías aplicadas a los mismos individuos o poblaciones a lo largo de varios años en las cuatro formas (ver Tabla 6 para una síntesis). Las variaciones en movimientos a lo largo del tiempo y en respuesta a condiciones locales pueden jugar, y haber jugado, un rol importante en la diversificación de los Capuchinos.

Aunque Lima (2008) sugiere que la residencia invernal de los Capuchinos podría ser subvalorada por no defender sus territorios de cría y estar en silencio, los resultados aquí presentados demuestran lo contrario: los grandes bandos monoespecíficos y mixtos son muy conspicuos fuera de la época invernal, tanto para poblaciones residentes como migratorias. El problema real para conocer los patrones migratorios de los Capuchinos es poder identificar correctamente, a nivel de forma y regiolecto, los individuos hallados fuera de la época reproductiva. El próximo paso esencial a descubrir en los Capuchinos es la relación existente entre las áreas de cría y las áreas de invernada de los regiolectos aquí presentados y de otros regiolectos que pudieran existir además de estos. Confrontando con la dificultad de identificar a los machos en invierno a partir de sus plumajes, las vocalizaciones deben jugar un rol preponderante en la tarea de asignar individuos en bandos migratorios e invernantes a alguna población de origen.

Es un error lógico el considerar que el centro de la geonemia de cualquier forma migratoria de Capuchino es equivalente al centro de su distribución geográfica real en un instante de tiempo dado: la geonemia de una forma migratoria incluye las áreas de reproducción, de migración y de invernada (ver Figuras D1-D16). La migración implica un cambio en la posición del centro de masa de una geonemia (Newton 2004). Por lo tanto, la búsqueda de un gradiente latitudinal de abundancia durante la época reproductiva con respecto al centro de la geonemia (Fillooy & Bellocq 2006) carece de sentido, ya que la geonemia como tal, no representa la distribución de las forma en una sección real de tiempo en formas migratorias. Más aún, las poblaciones de distintos regiolectos invernarían en distintas áreas, haciendo más artificial aún el uso de la geonemia para estos estudios. El comportamiento gregario de los Capuchinos, junto a sus patrones estacionales de distribución y de uso de hábitat, demuestran que es infructuoso, y lógicamente errado, buscar patrones latitudinales de cambios en la abundancia de las formas a partir de su geonemia.

El aislamiento geográfico, independientemente de su origen, es uno de los principales factores que permiten la diferenciación evolutiva (Mayr 1963, Coyne & Orr 2004, Newton 2004, Price 2008). Los Capuchinos son organismos extremadamente vágiles (con un alto poder dispersivo y de movilidad), por lo que para que una barrera geográfica cumpla el rol de aislamiento de distintas poblaciones *per se*, debería ser una barrera muy fuerte y de gran escala. *Los datos de vocalizaciones aquí presentados, muestran que existe a) diferenciación alopátrica en vocalizaciones y uso de hábitat, dentro de formas, sin necesidad de barreras geográficas, y b) diferenciación sintópica/simpátrica en morfología (plumajes de morfos) sin cambios en vocalizaciones ni uso de hábitat.* En términos evolutivos, la capacidad de colonizar nuevas áreas por los Capuchinos es muy grande, y *las diferencias en voces, hábitat y morfología de los Capuchinos pueden haber evolucionado de manera conjunta con los patrones migratorios de cada forma.* La existencia de tenacidad a un sitio o a una pequeña porción geográfica puede promover el aislamiento reproductivo de poblaciones locales de Capuchinos (ver Winker 2000, Price 2008). Por otro lado, la ausencia de tenacidad a un sitio o fragmento geográfico promovería el intercambio genético y cultural entre individuos disminuyendo, generalmente, el potencial de diversificación; salvo en aquellas ocasiones en que el ingreso de nuevos genes o pautas culturales promueva la diversificación (ver *Híbridos y variabilidad, Hibridación y evolución, Patrón y proceso*). Si los Capuchinos fueran decididamente estenoicos y sedentarios, la colonización de nuevos hábitats, y la consecuente diversificación ocurrirían rara vez; si fueran menos móviles, las poblaciones locales se diferenciarían más fácilmente, pero sería más difícil que llegaran a fundarse nuevas poblaciones de cría. La existencia de preferencias de hábitat con un cierto grado de plasticidad, y migración con filopatría, parecen ser las principales características que condicionan/promueven la diferenciación en los Capuchinos mediante sus efectos en las distribuciones geográficas (ver *Modelo de diversificación/especiación*).

BANDADAS MIXTAS, ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN – Los bandos mixtos migratorios, invernales y de alimentación podrían constituir una clave importante para explicar la historia evolutiva de los Capuchinos: estos bandos proveen de amplias oportunidades para conformar parejas con diversas formas, en muy variados estadios de adquisición de plumaje y canto, y con distintas experiencias reproductivas previas

(experimentados vs. novatos). Los errores en la conformación de parejas, podrían llevar a la mezcla ocasional del pool génico de varias formas, con todas las consecuencias que esto implicaría.

Además, los bandos mixtos invernales y migratorios podrían influir, en individuos aún susceptibles de modificar su canto, en el resultado final de sus vocalizaciones. Los bandos invernales entonan cacofonías grupales de manera continua durante varias horas seguidas, y el efecto que estos cantos puedan tener en el resultado final del aprendizaje vocal de jóvenes, o en inducir incluso algún cambio en las voces en la adultez, se desconoce. Durante el invierno, muchos machos en plumaje eclipse parecen deteriorar sus vocalizaciones, emitiendo voces temblequeantes en vez de las voces nítidas de la época reproductiva, como si el ciclo de los plumajes tuviera un paralelo en el ciclo vocal a lo largo del año. Las consecuencias que esta aparente re-adquisición de canto normal puedan tener a largo plazo se desconocen, pero es posible especular que, de año en año, la degradación-recuperación del canto, actúe como agente de cambio en las voces a lo largo del tiempo. Aunque los Capuchinos en cautiverio no modifican su canto en condiciones convencionales, es interesante explorar la idea de las influencias sociales en el aprendizaje y modificación de cantos presumiblemente cristalizados en los Capuchinos.

La migración en bandos mixtos podría aún arrastrar a algunos individuos de una forma hacia nuevas áreas previamente no colonizadas, o podría llevar algún individuo a zonas donde no hay individuos de su misma forma, facilitando así la hibridación con otras formas. La dinámica de las bandadas mixtas invernales y migratorias de *Sporophila* es uno de los fenómenos ecológicos más interesantes para estudiar en el grupo.

La formación de bandadas mixtas (y la similitud de las hembras) han tenido repercusiones taxonómicas: Azara (1802) basó el núcleo de su descripción del “Pico Grueso Variable” (NÚM. CXXVI) en el Capuchino que hoy nombramos *S. pileata*, y se confundió (¡o realmente fue premonitorio!) cuando incluyó a *S. ruficollis*, *S. palustris*, *S. cinnamomea* y probablemente varios machos jóvenes dentro de su especie hipervariable: colectó estas aves que diferían en las plumas del cuerpo, pero no en el patrón de alas y colas, en los mismos bandos mixtos, y erróneamente los atribuyó a la misma especie. Vieillot (1817), erigió el nombre *Coccothraustes mutans* basado en la descripción de Azara (ver también Hellmayr 1938).

Finalmente, la coexistencia durante el invierno de muchas formas de Capuchinos puede ser una explicación a la homogeneidad morfológica de sus picos: la limitante a su diversificación morfológica podría tener que ver con los recursos esenciales para su supervivencia que las formas deben compartir durante esta parte de su ciclo de vida.

PATRÓN & PROCESO EN LA DIFERENCIACIÓN DE LOS CAPUCHINOS

PATRÓN ITERATIVO & PROCESO ITERATIVO

PATRÓN ITERATIVO – La diversidad de formas de Capuchinos presentadas en este estudio puede acomodarse siguiendo un esquema básico iterativo. En este patrón iterativo, a cada forma con espalda gris, le corresponde una forma con espalda coloreada (Figura I4). Aplicando un algoritmo abstracto de transformación de los módulos de plumaje en los Capuchinos (Figura I3), es posible predecir la existencia de todas las formas de espalda coloreada, solamente conociendo las formas de espalda gris: *“cuando la nuca tenga el mismo color que la garganta, la espalda y rabadilla tendrán el mismo color que el vientre”* Esto equivale a la imagen visual de la reflexión del patrón de coloración ventral, en el dorso. Imaginemos un espejo que refleja el vientre y lo proyecta en el dorso, y así se generan, a partir de las formas de espalda gris, todas las formas de espalda coloreada (Figura I4). Denominaremos a este patrón de transformación como *patrón iterativo de reflexión ventro-dorsal*.

PROCESO ITERATIVO – El patrón iterativo existe en sí mismo desde el momento en que se propone su existencia. Sin embargo, más allá del interés del patrón en sí, es interesante indagar en las causas de su existencia. Si el patrón iterativo es el reflejo del desarrollo evolutivo de las formas de Capuchinos, entonces es posible hipotetizar la existencia de un proceso iterativo que ligaría los bloques dorsales de plumaje a los bloques ventrales durante el desarrollo. *La hipótesis de la existencia de un proceso iterativo que resulta en el patrón iterativo de reflexión ventro-dorsal, predice que las formas de cada pareja deben estar más cercanamente emparentadas entre sí que con otras formas de Capuchinos.* Los datos de uso de hábitat y vocalizaciones apoyan la existencia del proceso iterativo: los miembros de las parejas de formas *S. hypoxantha/S. “uruguayana”*, *S. ruficollis/S. “caraguata”*, *S. palustris/S. “zelichi”*, y *S. melanogaster/S. “xumanxu”* estarían más cercanamente emparentadas entre sí que con otras formas, ya que son consideradas morfos de espalda gris/espalda coloreada respectivamente. Esto mismo ocurriría con las formas *S. pileata/S. “andorinha”*, para las cuales no hay información disponible. Por otro lado, las formas *S. hypochroma/S.*

cinnamomea, y *S. nigrorufa/S. bouvreuil*, repiten el patrón iterativo, pero como especies plenas con divergencias en uso de hábitat y vocalizaciones. Esto no necesariamente refuta el proceso iterativo para estas cuatro formas, sino que puede ser interpretado como evidencia de que *el mismo proceso iterativo que genera variación intraespecífica es el responsable de generar la variación que existe entre especies distintas*. Esta hipótesis de repetición del proceso dentro y entre especies, puede ser puesta a prueba conociendo las relaciones filogenéticas de las formas. En las formas *S. castaneiventris* y *S. minuta*, no se conocen morfos equivalentes con nuca, mejillas y espalda coloreada. Aplicando el patrón de reflexión ventro-dorsal, es posible predecir la existencia de formas de dorso coloreado, generando las parejas *S. castaneiventris/S. "ladrillito"*, y *S. minuta/S. "llanera"*, cuyas voces y hábitats preferidos deberían ser idénticos a los miembros de espalda gris de cada pareja (Figura I4, ver *Origen y geografía de la iteración*).

Dentro del Grupo *ruficollis*, resulta más parsimonioso, en términos de la cantidad de bloques que deben cambiar en el desarrollo, hipotetizar una relación más estrecha entre formas con un mismo patrón general de plumaje, donde únicamente ocurre un cambio en la intensidad de color. Así, las formas dentro de cada pareja, *S. hypoxantha/S. hypochroma*, *S. ruficollis/S. palustris*, *S. "caraguata"/S. "zelichi"*, *S. "urugaya"/S. cinnamomea*, resultarían parientes más cercanos. Sin embargo, los datos de vocalizaciones y uso de hábitat, demuestran que no es el patrón general de plumaje el que describe adecuadamente las relaciones entre estos pares de formas, sino el color de la garganta (ver *Hipótesis filogenética*).

MODULARIDAD Y GENÉTICA DE LA ITERACIÓN – Los patrones de coloración de los Capuchinos están constituidos por parches de coloración (Figuras I1-I4, Tabla 2), y éstos parches son unidades de desarrollo cuasi-independientes (módulos), ya que cada una puede cambiar más o menos libremente con respecto a otras (ver *Adquisición del plumaje*). La modularidad en el desarrollo, permite la generación de cambios en los módulos, sin riesgos de irrumpir en el normal desarrollo de una cadena ontogenética compleja (Gould 1977, Wagner 2001, Schlosser 2004). El desarrollo del plumaje en módulos, permite que estos bloques sean al mismo tiempo unidades de desarrollo y evolución (Schlosser 2004), y muestran en el caso de los Capuchinos, un fuerte nexo entre desarrollabilidad y evolucionabilidad de los plumajes.

Cambios genéticos simples en receptores de melanina pueden tener cambios drásticos en la deposición de pigmentos en las plumas de las aves, y explican la existencia de polimorfismo melánico en varias especies (Theron et al. 2001, Mundy et al. 2004, Mundy 2005). Igualmente, cambios genéticos simples en el patrón de deposición de melanina (u otros pigmentos) podrían explicar los cambios en los plumajes de los Capuchinos, lo que tiene sentido frente a la extrema similitud genética general de las formas (sobre todo en el Grupo *ruficollis*). *El patrón iterativo podría generarse fácilmente mediante un gen interruptor que gatille la activación/inactivación de reflexión ventro-dorsal de los pigmentos, o mediante la actividad/inactividad de receptores de melanina en los parches dorsales del cuerpo.*

ORÍGEN Y GEOGRAFÍA DE LA ITERACIÓN – No se conocen formas de espalda coloreada en las poblaciones de *S. hypochroma*, *S. hypoxantha* y *S. ruficollis* que crían en el oeste de sus distribuciones, ni en *S. castaneiventris* y *S. minuta*. Es posible que el mecanismo genético hipotetizado responsable del fenómeno de reflexión ventro-dorsal haya evolucionado solamente en los grupos de poblaciones de los Capuchinos del este, pero más trabajo de campo es necesario para poner a prueba esta idea.

Al menos tres hipótesis distintas pueden explicar el origen de los patrones de coloración: 1) El gen/alelo apareció una única vez en la evolución temprana del grupo y varias poblaciones lo mantienen mientras otras lo han perdido, 2) el gen/alelo apareció una única vez en una forma, y fue transmitido a otras, y entre otras, mediante hibridización ocasional, y 3) el gen/alelo apareció recurrentemente en varias formas/poblaciones independientemente, a partir de las similitudes en los sistemas genéticos de las diferentes formas, con las consecuencias homoplásticas (i.e., con tendencia a la convergencia) que estas similitudes implican.

Algunos datos biogeográficos permiten elaborar sobre estas ideas, aunque no proveen una respuesta definitiva. Las dos especies plenas con espalda coloreada *S. cinnamomea* y *S. bouvreuil*, son alopátricas, y difícilmente puedan ser responsables la una de haber dado origen a la otra por hibridación con una tercera forma. La falta de formas (morfos y especies) con espalda coloreada en el oeste de la distribución de los Capuchinos del Grupo *ruficollis* es relevante en este contexto, ya que muestra la existencia de un patrón de distribución del supuesto switch reflectivo. Las formas de espalda coloreada existen en el este, pero no siempre en las áreas de cría de especies válidas con espalda coloreada sugiriendo que estas no son las responsables directas de

la existencia del color en la espalda de los morfos raros por hibridación (ver *Geografía de la diversificación, Sistemática y taxonomía e Hibridación y evolución*).

El sistema ontogenético modular homeoplástico de plumaje en los Capuchinos genera fácilmente, mediante cambios en la pigmentación de cada bloque, los plumajes observados. La evolución en los Capuchinos ha ocurrido por la sustitución de colores blancos, grises/negros y colorados en los parches de color en un sistema de desarrollo compartido. Cualquiera sea el mecanismo de aparición y generación de los plumajes de las formas, es indudable que un proceso iterativo ontogenético ha estado involucrado en la evolución de los plumajes de los Capuchinos.

HIPÓTESIS FILOGENÉTICA

Los datos de vocalizaciones, uso de hábitat, plumajes y biogeografía aportados en este trabajo sugieren la existencia de algunas relaciones filogenéticas particulares dentro de los Capuchinos. Aunque los datos son claramente insuficientes para resolver con un alto grado de confianza las relaciones filogenéticas precisas de todas las formas, la información contenida en los datos de historia natural, maduración del plumaje, biogeografía y en el patrón iterativo, permite avanzar un paso más allá que la escasa información provista por los datos moleculares (Lewis 1997, Lijtmaer et al. 2004, Kerr et al. 2009).

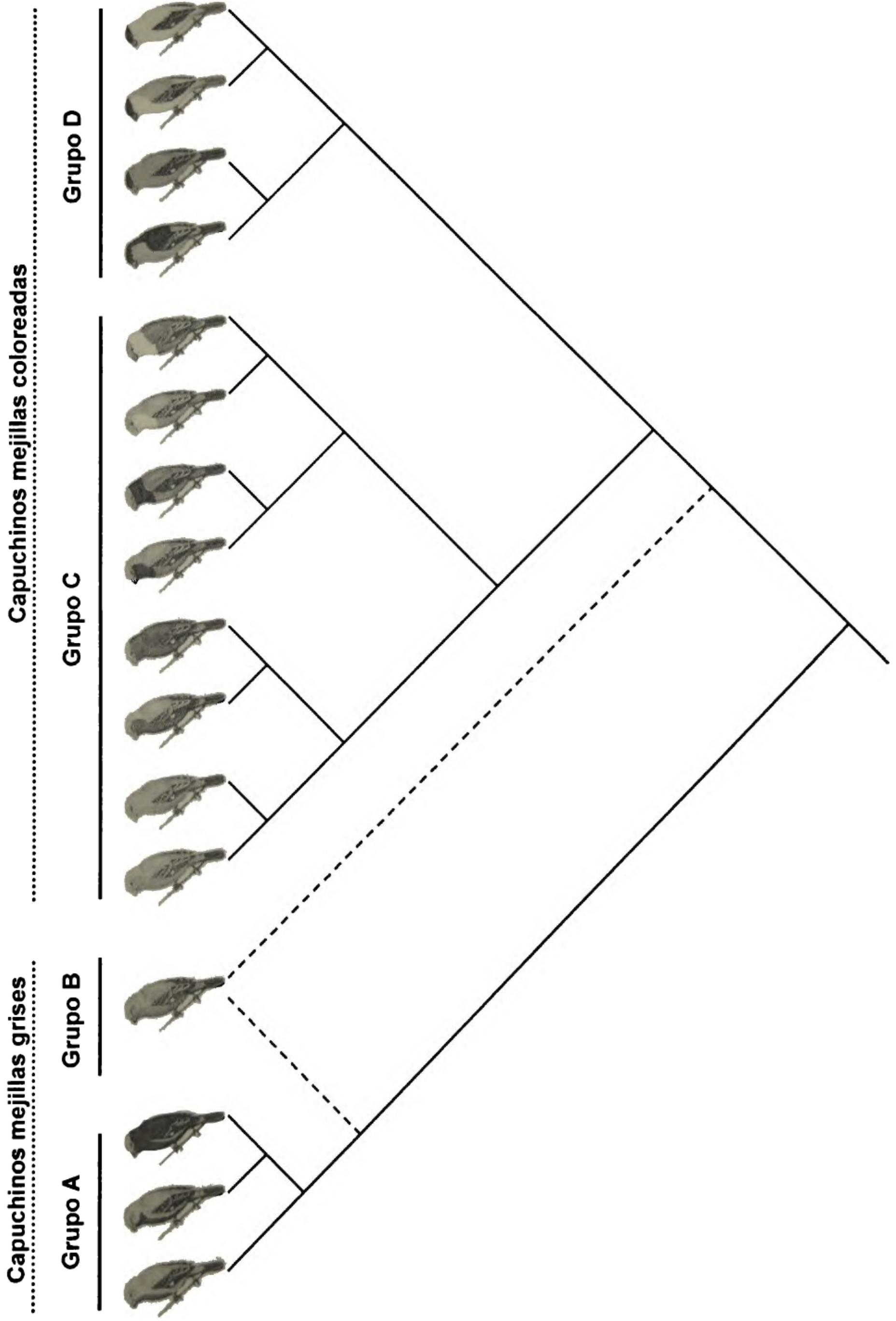
Tanto las fuentes moleculares como morfológicas y de historia natural son problemáticas para reconstruir la filogenia de los Capuchinos. Los árboles de genes pueden no corresponder con los árboles de especies cuando hay hibridación por la cruce de dos entidades o cuando existe ordenamiento incompleto de linajes genéticos (“incomplete lineage sorting”) por el reciente tiempo de divergencia entre dos entidades que aún comparten características genéticas ancestrales (Avice 2004). Igualmente, en grupos con rápida evolución, los plumajes pueden no representar fielmente las relaciones filogenéticas de las formas dada su tendencia a desarrollar plumajes convergentes en formas que no están más estrechamente vinculadas entre sí (Omland & Lanyon 2000, Allen & Omland 2003, Hooekstra & Price 2004). Aunque las vocalizaciones pueden contener información filogenética más o menos precisa (McCracken & Sheldon 1997, Price & Lanyon 2002), las variaciones en las vocalizaciones de los Capuchinos no parecen del todo factibles de ser explotadas en este sentido dada su complejidad y variación geográfica, y esto será explorado en detalle en el futuro (Areta datos sin publicar).

Por lo dicho anteriormente, un abordaje ecléctico parece proveer la mejor propuesta provisional sobre las relaciones filogenéticas de los Capuchinos. El Grupo A es considerado basal al resto de los grupos (Figura F1), en base a sus plumajes compartidos, al patrón biogeográfico de alopatria este/oeste común a otros Capuchinos (ver *Geografía de la diferenciación*) y a datos moleculares. Los datos genéticos sugieren un parentesco mayor entre *S. castaneiventris* y *S. minuta* que entre *S. castaneiventris* y *S. melanogaster* (Lijtmaer et al. 2004). Sin embargo, la gran similitud en el patrón general de plumaje de *S. castaneiventris* y *S. melanogaster*, y el patrón intermedio de *S. minuta* (mejillas grises como el Grupo A, y rabadilla coloreada y dorso gris como el Grupo C) sugieren otras alternativas plausibles para *S.*

minuta, el único miembro del Grupo B (Figura F1). Por lo tanto, aunque a nivel molecular es posible proponer la existencia de los grupos denominados “Capuchinos del sur” y “Capuchinos del norte” (Lijtmaer et al. 2004), las relaciones filogenéticas a nivel de forma, parecen ser diferentes basados en otras líneas de evidencia. Una posible explicación para esta discrepancia, es que *S. melanogaster*/*S. “xumanxu”* haya hibridizado con algún miembro del Grupo C (*S. hypoxantha* regiolecto Brasil?), distorsionando las relaciones filogenéticas entre formas a partir de datos genéticos. Los Grupos C y D son considerados hermanos en base a su patrón general de coloración compartido de mejillas y rabadilla coloreadas, y dentro de cada grupo las relaciones filogenéticas de las formas se basan jerárquicamente en a) cuartetos de formas que comparten patrones de coloración generales, y b) pares de formas que cumplen con el patrón iterativo y que, en algunos casos, comparten vocalizaciones y hábitat preferido (Figura F1).

Esta hipótesis filogenética puede ser traducida en una nueva secuencia lineal clasificatoria para los Capuchinos (ver *Secuencia taxonómica*).

FIGURA F1. Hipótesis de relaciones filogenéticas en los Capuchinos (ver texto).



MODELO DE DIVERSIFICACIÓN/ESPECIACIÓN

La especiación marca el origen de unidades relativamente independientes de evolución, y es de la mayor importancia en promover la aparición y el mantenimiento de nuevas formas de vida, o sea, en la diversificación (Mayr 1963). La especiación es un proceso, no un evento (Grant & Grant 2008). Ya que cualquier proceso implica tiempo, la especiación procederá a lo largo del eje temporal, y es factible de ser separada en etapas. Estas etapas pueden ser delimitadas más o menos artificialmente a lo largo de un continuo de diferenciación/especiación, pero es importante mantener en mente que no todos los procesos de diferenciación terminarán en especiación, a menos que la especiación sea el único producto evolutivamente estable de la diferenciación. Además de especiación completa, otros productos estables incluyen clinas (Endler 1977), zonas híbridas (Hewitt 1989) y polimorfismos (Ford 1945), todos los cuales también pueden acontecer como fenómenos transitorios en el continuo diferenciación/especiación (Dobzhansky 1940, Endler 1977, Seehausen et al. 1999, Gray & McKinnon 2006). Esta no es una mera distinción semántica, sino que tiene consecuencias fundamentales para el pensamiento evolutivo en general, y de los Capuchinos en particular.

La mayor parte de los estudios de especiación se han focalizado en los modos geográficos (Mayr 1963, Coyne & Orr 2004, Newton 2004), negligiendo los mecanismos íntimos mediante los cuales las discontinuidades aparecen. La evolución depende en gran medida de atributos heredables de los organismos, y estas características pueden ser a grandes rasgos separadas en dos categorías: genéticas y no genéticas. Ambas están dialécticamente interconectadas, y ninguna puede ser comprendida sin la otra, lo que ha sido reconocido usualmente como la dicotomía “naturaleza vs. crianza” (Baptista 1996, Levins & Lewontin 1985, Lewontin 2000). La mayoría de los estudios de los mecanismos subyacentes a la especiación, se han enfocado en el lado genético, olvidando en buena medida la componente no genética de la ecuación (Otte & Endler 1989, Coyne & Orr 2004). Sin embargo, el papel que el aprendizaje puede jugar en la especiación ha sido recientemente reconsiderado en profundidad (Grant & Grant 1997, 2008, Price 2008).

El rol de la especificidad de hábitat ha recibido mucha atención en explicaciones sobre el origen de la especies (Lack 1944, Mayr 1963, Vrba 1995). El aislamiento de hábitat puede ser una barrera importante al flujo génico entre poblaciones, promoviendo su diferenciación en especies separadas (Coyne & Orr

2004, Wiens 2004), y el grado de divergencia ecológica se asocia positivamente con el aislamiento reproductivo en varios taxa (Funk et al. 2006). Cambios en ecología o invasión de nuevos hábitats pueden resultar en cambios evolutivos veloces (Paterson 1985, 1986, Orr & Smith 1998, Yeh 2004), haciendo difícil poner a prueba si las divergencias ecológicas fueron causas o productos de la especiación en la mayoría de los casos (Nosil et al. 2009). La especificidad de hábitat es muy probablemente una característica aprendida en muchas especies (Immelmann 1975, Davis & Stamps 2004, Beltmann & Haccou 2005), proveyendo evidencia de que los cambios en hábitats, y sus consecuencias evolutivas, pueden acontecer más rápidamente que lo habitualmente pensado.

El aprendizaje de características especie-específicas equivocadas puede promover apareamiento preferencial entre individuos, independientemente de su origen genético, de manera que individuos que han aprendido claves de apareamiento heteroespecíficas, se verán envueltos en apareamientos con heteroespecíficos en vez de en apareamientos con coespecíficos (Clayton 1990, Grant & Grant 1997, 2008, Price 2008). Dado que el reconocimiento de individuos particulares, lleva fácilmente al reconocimiento de especies (ten Cate & Vos 1999, Irwin & Price 1999, Price 2008), el improntado sexual temprano puede desempeñar un rol crucial en la evolución hacia nuevas especies (Laland 1994, Grant & Grant 1997, Irwin & Price 1999).

El reconocimiento de coespecíficos está fuertemente influenciado por el aprendizaje en los pájaros, y este aprendizaje puede cumplir un rol clave en las etapas tempranas de la diferenciación/especiación (Irwin & Price 1999, Price 2008). Los escasos casos de errores en las vocalizaciones aprendidas en los Capuchinos son especialmente instructivos, ya que muestran que no existen barreras genéticas infranqueables a la transmisión cultural de las voces de los Capuchinos: en principio, todos tendrían la base genética necesaria para aprender cualquier canto. Esto demuestra que las vocalizaciones pueden cambiar significativamente sin necesidad de cambios genéticos profundos (ver *Vocalizaciones*). Debido a la falta de diferenciación genética en los Capuchinos, es razonable pensar que la especificidad de hábitat de las diferentes formas es mantenida por mecanismos no genéticos. Un mecanismo de estos es el de improntado del hábitat. Beltman et al. (2004) argumentaron que la diferenciación genética podría ser el producto de la segregación de hábitats luego de la colonización de nuevos ambientes, y Beltman & Haccou (2005) demostraron teóricamente, que el aprendizaje de características del hábitat puede resultar con

facilidad en especiación completa, con la preferencia por un hábitat evolucionando primero, y seguida luego de la evolución de preferencias de apareamiento dentro de cada hábitat.

El efecto del aprendizaje de características de hábitat y de claves de apareamiento en la diversificación, puede ser puesto a prueba en al menos dos sistemas óptimos. En el primer sistema, la misma característica aprendida es la responsable de ambas: la preferencia de hábitat y la preferencia de apareamiento. Tal sistema se conoce en los semilleros parásitos del género *Vidua*, que se aparean basados en los cantos que aprendieron de su padre postizo parasitado, y ponen sus huevos en nidos que pertenecen a pájaros cuyos cantos se parecen a los de su padre postizo (Payne 1973, Payne et al. 1998, Payne et al. 2000, Sorenson & Payne 2001, Sorenson et al. 2003). Un segundo sistema ideal debería cumplir con tres condiciones: 1) exhibir diferencias en los hábitats utilizados, 2) poseer diferencias en sus claves de apareamiento, y 3) las diferencias en estas dos características no deberían deberse a diferencias genéticas. Los Capuchinos del Grupo *ruficollis* constituyen este sistema excepcional para testear el rol del improntado sexual y de hábitat en relación a la especiación en las aves: son virtualmente indistinguibles a nivel genético (Lijtmaer et al. 2004), pero difieren marcadamente en sus vocalizaciones y hábitats preferidos en simpatria (Areta 2008, Areta et al. en prensa, Areta & Repenning en prep, este trabajo). El mínimo cambio genético concebible en los Capuchinos es aquel responsable por la deposición pigmentaria en sus plumas. El color del plumaje es el único carácter estructural constante, con una fuerte dependencia genética, que permite diferenciar a todas las formas (las diferencias en los plumajes no estarían inducidas por características de los ambientes actuando en un sistema plástico de generación de color, obs. pers.). Por lo tanto, *las diferencias ecológicas y vocales entre las diferentes formas de Capuchinos sensu stricto, pueden ser atribuidas en esencia a comportamientos culturalmente adquiridos, mientras que los plumajes tienen una base predominantemente genética.*

DIVERSIFICACIÓN/ESPECIACIÓN MEDIANTE APRENDIZAJE – Aquí propongo un modelo exploratorio de diversificación en los Capuchinos a través del aprendizaje (o improntado) de caracteres de apareamiento y características de hábitat especie-específicos, incorporando datos de su historia de vida y base genética, en un contexto evolutivo-geográfico. El término improntado se utiliza en un sentido laxo para indicar

la adquisición temprana de un condicionamiento en una pauta de comportamiento definida.

Este modelo es plausible de ser falseado (refutado) mediante experimentación, y provee una forma de poner a prueba las principales conclusiones de mi trabajo, a la vez que muestra las líneas de investigación pendientes. Los cuatro pasos del modelo de diversificación/especiación para los Capuchinos son los siguientes:

1) Improntado sexual. El improntado sexual es el “aprendizaje de caracteres especie-específicos por aves jóvenes, generalmente a partir de sus padres en un período ventana, que resulta en una preferencia sexual por la especie de uno mismo más adelante en la vida” (Price 2008: 297). En los Capuchinos, las vocalizaciones son presumiblemente aprendidas en asociación con los plumajes temprano en la vida (este trabajo). Una consecuencia del improntado sexual es que los cambios en caracteres especie-específicos pueden evolucionar junto con sus preferencias, generando una retroalimentación entre la aparición de nuevas características (típicamente en machos), y un nuevo sistema capaz de reconocer estas características como perteneciendo a la misma especie (típicamente en las hembras que son las que elijen, Laland 1994, Plenge et al. 2000, Witte et al. 2000, Price 2008). Esto es consistente con la forma en que los cambios no genéticos de un SMRS ocurrirían manteniendo la coadaptación en el sistema de señalización entre machos y hembras (Paterson 1985). Las diferencias en los plumajes de los Capuchinos, sugieren que podrían ser importantes en condicionar preferencias reproductivas. La existencia de polimorfismo y de reproducción en plumajes no-adultos (Olson 1968, Areta 2009), sin embargo, sugiere que el rol de los plumajes en el reconocimiento coespecífico podría verse limitado hasta cierto punto. Los morfos *S. hypoxantha*/*S. “uruguayana”*, *S. palustris*/*S. “zelichi”* y *S. ruficollis*/*S. “caraguata”* (al igual que *S. pileata*/*S. “andorinha”* y *S. melanogaster*/*S. “xumanxu”*) son idénticos vistos ventralmente, pero difieren en la coloración dorsal (ver Figuras I1-I4, y *Patrón iterativo y proceso iterativo*). Este patrón ventral es la representación que más recibirán los pichones en su nidos mientras son atendidos por los machos y también una vez fuera de él (ver Fachinetti et al. 2008 para una síntesis de las contribuciones conocidas de los machos en el nido). Por lo tanto, las características ventrales, parecen desempeñar un rol más importante que las dorsales durante el improntado temprano, pero esto podría depender de la duración del período ventana de aprendizaje. En los morfos de espaldas coloreadas, dorso y vientre son idénticos, sugiriendo que si existe alguna generalización a partir

del patrón, los morfos con patrón dorsal, estarían mostrando esencialmente información redundante al repetir el patrón ventral en el dorso, y no alterarían en gran modo el improntado en los individuos jóvenes. Esta redundancia en los colores, podría no tener un efecto tan fuerte en el aprendizaje de rasgos coespecíficos, como el que tendrían las diferencias en los colores ventrales entre formas (e.g., las diferencias entre el color blanco y negro en las gargantas de *S. palustris* y *S. ruficollis*, podrían tener más influencia en la elección de una pareja, que las diferencias entre el dorso gris y el dorso blanco y rufo de *S. palustris* y *S. "zelichi"*). El hecho de que garganta y capucha sean los primeros parches en adquirir color, sugiere que estos pueden jugar un rol predominante en el reconocimiento de coespecíficos a la hora de la elección de pareja en los Capuchinos. Sin embargo, en virtud de la gran variación de plumajes reproductivos en los Capuchinos (Areta 2009 y referencias allí citadas), y la homogeneidad en las vocalizaciones en un área dada para cada forma, las vocalizaciones parecen ser más importantes que el plumaje en el sistema de reconocimiento específico de los Capuchinos (ver Grant 1999 y Grant & Grant 2008 donde muestran este patrón en *Geospiza* y Patten et al. 2004 en *Melospiza*). Las hembras de Capuchinos parecen memorizar en su juventud el canto de los machos de la forma con la cual formarán pareja (ver *Vocalizaciones de hembras*), y este canto presumiblemente memorizado, aunque rara vez sea emitido durante la época reproductiva, podría servir de modelo interno para la elección de pareja (ver Catchpole & Slater 2008).

La homogeneidad en los tamaños de picos, alas, colas y tarsos de los Capuchinos, sugiere que estos no son caracteres importantes para el reconocimiento de coespecíficos (ver Grant & Grant 2008 para una muestra de la influencia de los tamaños de picos en la segregación reproductiva en *Geospiza*, y Smith 1987 y Slabbekoorn & Smith 2000 para un caso de divergencia de tamaños de picos sin influencia en la elección de pareja en *Pyrenestes*).

2) Improntado de hábitat. El improntado de hábitat se refiere al aprendizaje de características ambientales temprano en la vida, y “como consecuencia del improntado de hábitat, las hembras normalmente producen sus jóvenes en el mismo ambiente en el cual crecieron” (Beltman & Haccou 2005: 190). La persistencia de individuos en el mismo área o territorio donde nacieron se conoce como filopatría, y puede ser causada por improntado de hábitat. En los Capuchinos la filopatría ha sido inferida por la existencia de regiolectos en muchas formas (ver *Vocalizaciones*), y por

la ocupación de un mismo territorio a lo largo de distintas temporadas reproductivas (ver *Distribución geográfica y migración*). El improntado de hábitat, sería casi inevitablemente un carácter facilitando la interacción reproductiva de dos individuos improntados en el mismo hábitat y dificultándola entre dos individuos improntados en hábitats distintos.

3) Colonización de nuevos hábitats. En este paso, individuos migratorios o erráticos colonizan nuevas áreas con disponibilidad del alimento adecuado, las que podrían consistir de ambientes distintos de los natales. Este paso se ejemplifica con las poblaciones distantes de *S. hypochroma*, *S. hypoxantha* y *S. ruficollis* que usan distintos hábitats (Areta et al. en prensa, Areta & Repenning en prep., este trabajo). La especialización alimenticia de los Capuchinos, hace que su fuente de alimento sea difícil de predecir en tiempo y espacio, induciendo al nomadismo local en búsqueda de comida. Los hábitos migratorios y errantes de los Capuchinos los transforman en buenos colonizadores de sitios adecuados para su sustento. Su vuelo fuerte y sostenido demuestra que, a menos que una barrera geográfica sea muy importante en tamaño y extensión, esta no constituirá en sí misma una barrera efectiva al flujo génico (ver *Distribución geográfica y migración*). La colonización de un nuevo área puede disparar cambios evolutivos, especialmente si los ambientes sociales y de hábitats difieren de los de la población fuente (ver *Modelo de especiación/diversificación*). Aunque el presente modelo se basa en la especificidad de hábitats, la separación por distancia de diferentes tipos de hábitat debe haber facilitado la diferenciación.

La evolución de los Capuchinos debe ser pensada como en estrecha relación a la disponibilidad temporal y espacial de sus recursos alimenticios obligatorios, y de sus hábitats reproductivos preferidos. Los pastizales mesotérmicos templados de Sudamérica en el este de Argentina, sudeste de Brasil y Uruguay, deben haber experimentado cambios distribucionales varias veces, como consecuencia de ciclos climáticos de precipitación y temperatura (Burkart 1975), afectando las comunidades locales de acuerdo a las características edáficas propias de cada región, y por lo tanto alterando la disponibilidad espacial de semillas en el tallo para los Capuchinos. La presencia de pastos microtéricos y megatéricos permite que la disponibilidad de semillas en la región mesotérmica se extienda desde Septiembre a Marzo (Burkart 1975), lo que coincide con la patrón reproductivo de los Capuchinos. Por otro lado, las áreas de invernada de los Capuchinos contienen una gran abundancia de pastos megatéricos, que aseguran disponibilidad de semillas durante todo el año (Burkart

1975, Sick 1997, Silva 1999, Kirwan & Areta 2009, Tabla 6). La conexión entre las aves criando en los pastizales mesotérmicos y aquellas invernando en pastizales megatérmicos ha sido demostrada en base a vocalizaciones (ver *Distribución y movimientos*), y apoya la idea de que su interconexión ecológica ha sido importante durante la evolución de la migración y diferenciación de los Capuchinos.

4) Modificación de cantos y plumajes. Dos modelos distintos de cambio de plumajes y cantos son aparentes en los Capuchinos. En un primer modelo, las vocalizaciones cambian primero y son seguidas posteriormente por cambios en características de plumaje. La existencia de regiolectos, con marcadas diferencias en sus voces, y uso de distintos ambientes, pero escasa o nula diferenciación en plumajes en *S. hypochroma*, *S. hypoxantha* y *S. ruficollis* están de acuerdo con este modelo de diferenciación: a lo largo del tiempo podría ocurrir diferenciación morfológica dentro de cada forma, eventualmente llevando los regiolectos a nuevas especies. En un segundo modelo, primero aparece el polimorfismo discreto de plumajes, y la subsecuente diferenciación en voces puede ocurrir en uno de los morfos. Existe polimorfismo de plumajes en sintopía, en los morfos *S. "zelichi"/S. palustris*, *S. "caraguata"/S. ruficollis* y *S. "uruguayana"/S. hypoxantha*: a lo largo del tiempo, podrían ocurrir diferenciación vocal y ecológica de las formas, eventualmente llevando los morfos a especies plenas.

Mientras los pasos 1-2 se repetirían rutinariamente generación tras generación, los pasos 3-4 ocurrirían en momentos históricos particulares y marcarían el inicio de los cambios que los pasos 1-2 se encargarían de perpetuar dentro de cada linaje. Los pasos 3-4 son relativamente intercambiables en orden, pero la colonización de un nuevo hábitat es imprescindible para que los pasos 1-2 adquieran independencia, y sobre todo para estimular el desarrollo de cambios en las vocalizaciones. De acuerdo con este modelo, los cuatro pasos ocurrirían sin diferenciación morfológica en tamaño y forma de cuerpo y pico, por lo cual la divergencia no estaría vinculada de manera específica a la explotación de recursos distintos.

CONSIDERACIONES SOBRE DIVERSIFICACION/ESPECIACION POR APRENDIZAJE – La importante influencia del aprendizaje en los mecanismos evolutivos es innegable (Owens et al. 1999, Irwin & Price 1999, ten Cate 2000, Price 2008, Grant & Grant 2008). Es plausible que el aprendizaje de características coespecíficas de plumaje, voces y características de hábitat sea el principal factor manteniendo a los distintos

Capuchinos separados. La falta/ausencia de diferenciación genética en los Capuchinos, dificulta argumentar en favor de la existencia de a) preferencias de apareamiento genéticamente determinadas, o “templates” de reconocimiento lo suficientemente distintos (i.e., predisposición genética para aprender caracteres coespecíficos por sobre heteroespecíficos) que evitaran el malimprontado de los jóvenes durante el período de aprendizaje, y b) incompatibilidades genéticas entre las distintas formas (ver *Barreras reproductivas entre formas*). Aún si alguna sutil delimitación filogenética de las formas es posible (Shaffer & Thomson 2007, Knowles & Carstens 2007), la conclusión inescapable, es que *la transmisión cultural de las voces y de las características del ambiente preferido, han sido las fuerzas principales por detrás de la diversificación de los Capuchinos, con el sistema genético apenas cambiando lo suficiente como para generar los distintos tipos de plumaje asociados a características vocales y de hábitat, promoviendo aún más el proceso de diferenciación.*

Es importante distinguir el improntado de vocalizaciones del improntado de preferencias de apareamiento. En el primero, un modelo vocal es adquirido tempranamente en la vida, lo que llevará eventualmente a que el individuo improntado adquiera su canto individual similar al del modelo, mientras que en el segundo, las características específicas de los estímulos en el modelo (canto, plumajes, hábitat, etc.), influenciarán las futuras preferencias de apareamiento del individuo improntado. Aunque ambos tipos de improntado pueden ser uno y el mismo, esto no tiene porque ser necesariamente así (ten Cate 2006). Para esta propuesta, asumo que el improntado vocal resulta en preferencias posteriores de apareamiento, tal como se ha demostrado ampliamente en las aves (Lorenz 1937, Clayton 1990, Grant & Grant 1997, Irwin & Price 1999).

GEOGRAFÍA DE LA DIVERSIFICACIÓN – Nores (1989) propuso que un incremento en el nivel del mar de 50 m durante el pleistoceno, habría fragmentado los pastizales mesopotámicos, y que la diversificación de los Capuchinos de la Argentina ocurrió en este archipiélago mediante la fragmentación y diferenciación de un stock ancestral ampliamente distribuido de *S. hypoxantha*. Esta explicación fue luego adoptada frente a la falta de diferenciación genética en los Capuchinos (Lijtmaer et al. 2004). Nores (1989) también desestimó al hábitat como una característica importante para explicar las distribuciones de las formas actuales, y especificó que Entre Ríos fue el posible

centro de radiación del grupo, basado en su mayor número de especies (en ese momento *S. "zelichi"* era considerada una especie válida limitada a Entre Ríos, pero ver Areta 2008). Sin embargo, la información disponible sobre comportamiento migratorio de los Capuchinos torna implausible la efectividad de las supuestas barreras marinas, y sugiere en cambio, que las preferencias ecológicas en conjunto con la filopatría, promovieron la diversificación de las formas conocidas. Así, por ejemplo, los restringidos rangos distribucionales de *S. palustris* y *S. cinnamomea* se explican satisfactoriamente por la distribución de sus hábitats preferidos, y no por la presencia de ninguna barrera física (Areta 2008, este trabajo), ya que sus capacidades de vuelo les permiten, en principio, colonizar áreas de las cuales están ausentes. Asimismo, los regiolectos de *S. hypoxantha*, coinciden con cambios en uso de hábitat, mientras que las ingresiones marinas propuestas no pueden dar cuenta de su distribución geográfica, como tampoco pueden explicar la ausencia de variación geográfica en las voces de *S. cinnamomea* y *S. palustris*. Adicionalmente, mientras dos especies (*S. cinnamomea* y *S. palustris*) ocurren solamente en el este del Cono Sur, otras tres especies (*S. hypochroma*, *S. hypoxantha*, y *S. ruficollis*) ocurren en el este y el oeste del Cono Sur, sugiriendo que las formas ampliamente distribuídas, o bien divergieron alopátricamente en núcleos este/oeste, o que su dispersión post-diferenciación, ha sido más intensa hacia el oeste que hacia el este. En síntesis, *no hay evidencia biogeográfica, comportamental, ecológica ni genética, que apoye la idea de que la radiación de los Capuchinos del Grupo ruficollis ocurrió solamente en el área de influencia de supuestas ingresiones marinas pleistocénicas, y únicamente mediante la fragmentación de un hábitat generalizado, a partir de una única forma ancestral.*

El modelo en cuatro pasos provee de mecanismos capaces de explicar tanto la diferenciación dentro de formas como entre formas, y de poblaciones simpátricas como alopátricas. Desconocemos la secuencia temporal, y la posición geográfica real en que las formas se han diferenciado, al igual que cuáles eran las formas o proto-formas con que coexistían al momento de su diferenciación (ver *Refuerzo y estructura poblacional*). Para algunas formas/poblaciones, es virtualmente imposible, con el conocimiento actual, estar seguros del modelo macroespacial fundamental que promovió su origen. Así, por ejemplo, cuesta saber si *S. palustris* (este) y *S. ruficollis* (este) se diferenciaron en simpatria, y las poblaciones de *S. ruficollis* (oeste) son el producto de una colonización posterior con diferenciación subsecuente, o si en realidad *S. palustris* (este) y *S. ruficollis* (oeste) se diferenciaron en alopatria, con *S.*

ruficollis (este) entrando en simpatria con *S. palustris* de manera subsecuente. Un planteo idéntico puede aplicarse a *S. hypochroma* (este y oeste) con *S. cinnamomea* (este).

Las distribuciones completamente solapadas de las formas *S. cinnamomea* y *S. palustris* son consistentes con su diferenciación en simpatria, a partir del uso de ambientes distintos. Mientras que la diferenciación de los morfos de espalda coloreada *S. "zelichi"*, *S. "caraguata"*, *S. "uruguayana"* y *S. "andorinha"* ocurrió en simpatria y sintopía con los morfos de espalda gris *S. hypoxantha*, *S. palustris*, *S. ruficollis* y *S. pileata* respectivamente.

Dos pares de especies actualmente alopátricas, posiblemente divergieron en alopatria: *S. melanogaster* (este)/*S. castaneiventris* (oeste), y *S. bouvreuil* (este)/*S. nigrorufa* (oeste) están separadas geográficamente por el Chaco y el Cerrado/Pantanal (Figuras D1-D16, Tabla 6). Basados en plumaje, el pariente más cercano a *S. melanogaster* sería claramente *S. castaneiventris*, ya que el único carácter de plumaje que las diagnostica es el color del vientre: negro en *S. melanogaster*, castaño en *S. castaneiventris*. Las formas *S. nigrorufa* y *S. bouvreuil* serían especies hermanas ya que sólo difieren en el color de los parches de nuca y espalda: leonados en *S. bouvreuil* y negros en *S. nigrorufa* (ver *Hipótesis filogenética* y Figura F1). En ambos pares de especies, existen además diferencias en vocalizaciones y hábitat preferidos (Figura H2, Figuras S1-S29, ver *Hipótesis filogenética*). Por lo tanto, estas formas hermanas totalmente alopátricas difieren en plumaje, hábitat y vocalizaciones, y proveen evidencia de diferenciación en alopatria. Por otro lado las distribuciones esencialmente parapátricas de *S. pileata* y *S. bouvreuil*, sugieren su diferenciación en parapatria o en una alopatria cercana.

Lógicamente, todos los regiolectos se habrían diferenciado en alopatria, con respecto a otros regiolectos de su forma, pero en simpatria con diferentes formas de acuerdo a la superposición de sus distribuciones (Figuras D1-D16).

REFUERZO Y ESTRUCTURA POBLACIONAL – Si dos poblaciones completamente divergentes entran en contacto geográfico secundario luego de haber sido alopátricas, y los híbridos que se producen en esta zona de tensión no son totalmente viables, la selección en contra de los híbridos puede reforzar las incipientes barreras reproductivas entre dos poblaciones, hasta el punto que no hibridicen más. Este fenómeno se conoce como especiación por refuerzo (Dobzhansky 1940, Paterson

1978, Price 2008, ver Butlin 1989 para otros posibles escenarios de refuerzo). El modelo de cuatro pasos propuesto en este trabajo, se focaliza más en la divergencia dentro de una forma, y no tanto en las interacciones entre formas durante su divergencia. Sin embargo, el resultado final del proceso, puede depender de las interacciones reproductivas entre las distintas formas en divergencia. Los patrones de distribución geográfica de los Capuchinos parecen ajustarse más un archipiélago de metapoblaciones con distintos grados de simpatria y sintopía, que a la clásica visión de grandes poblaciones en contacto secundario de manera geográficamente estructurada. Su estructura poblacional, por lo tanto, escapa a la tradicional visión de un simple contacto secundario entre dos poblaciones hibridizantes clinalmente conectadas, ya que cada población divergente puede estar distribuída en parches e interactuando espacialmente con varias formas heteroespecíficas y formas potencialmente reproductivas, cada una con su ambiente preferido de cría, plumaje y canto propios. Las consecuencias que esta disposición espacial en mosaico poblacional puede tener para el refuerzo son seguramente complejas, ya que la dinámica de los parches a pequeña escala puede diferir de la dinámica a escalas mayores (Harrison & Rand 1989). Más aún, para algunas formas como *S. ruficollis* y *S. hypoxantha*, la zona de superposición de cría con la mayoría de las formas es solamente una fracción de su distribución, mientras que para otras como *S. cinnamomea* y *S. palustris*, el área de superposición abarca la totalidad de su rango geográfico (ver Figuras D1-D16).

El refuerzo simultáneo de varias formas parece difícil de ocurrir, ya que la hibridación masiva fusionaría las poblaciones en evolución, resultando en la extinción de las poblaciones más pequeñas, o en el establecimiento de un polimorfismo estable (Paterson 1978, Liou & Price 1994, Coyne & Orr 2004). Adicionalmente, el improntado podría garantizar que la mayoría de los apareamientos ocurrieran en tipos de plumaje-hábitat-vozes incipientes, minimizando el flujo genético, y por lo tanto el rol del refuerzo.

RADIACIÓN EN LOS CAPUCHINOS – Los Capuchinos parecen ser parte de una radiación evolutiva reciente (M. Zelig in Graham-Yool 2001). Las etapas tempranas de las radiaciones evolutivas están caracterizadas por límites difusos en las especies, con frecuente hibridación (Price 2008, Grant & Grant 2008), y esta hibridación haría parecer más reciente la divergencia entre formas de lo que en realidad ocurrió (Grant

et al. 2005). Los Capuchinos pueden representar una etapa muy temprana de radiación evolutiva, con entrecruzamiento moderado y bordes difusos entre las formas conocidas, las que podrían entrecruzarse produciendo híbridos aptos y retrocruzas. *La diferenciación de las formas involucradas en la radiación de los Capuchinos ocurrió con poca divergencia genética, cambios en los parches de color de los patrones de plumaje de los machos, divergencias en uso de habitat y voces, pero escaso cambio morfológico en tamaño y forma.* En los Capuchinos, no hay una predicción clara de que los límites difusos van a evolucionar hacia límites nítidos y claramente recortados entre entidades (i.e., especies en sentido estricto), y en cambio el patrón difuso puede mantenerse en el tiempo (ver *Barreras reproductivas entre formas*).

En el típico patrón de evolución de las radiaciones adaptativas, una explosión inicial de morfotipos (abarcando un amplio espectro de morfologías) es seguido por diversificación dentro de las principales morfologías adaptativas (Schluter 1996, Grant & Grant 2008). La radiación de los Capuchinos no parece adaptativa en el sentido tradicional del término, ya que la multiplicación rápida de formas no involucra caracteres ecomorfológicos claros que influyeran su aptitud. La inestabilidad fenotípica de los Capuchinos podría interpretarse como evidencia de una radiación en pleno desarrollo, donde la explosión inicial de fenotipos aún no se ha estabilizado, y nuevas formas continúan apareciendo mediante mecanismos comunes de generación de variantes (ver *Patrón iterativo y proceso iterativo*).

La divergencia en hábitats distintos puede promover la divergencia de caracteres sexualmente seleccionados pero con cambios sutiles en la forma (Price 1998), y este es precisamente el caso de los Capuchinos. Dentro de este contexto, las diferencias en colores y vocalizaciones en asociación a un ambiente dado podrían deberse a: a) las distintas propiedades acústicas y visuales de los ambientes de cada forma (i.e., el ambiente es la principal presión de selección actuando sobre los cambios del SMRS, generando preferencias por las señales que mejor se transmiten en el ambiente), b) las distintas preferencias reproductivas en cada ambiente preferido (i.e., la elección de pareja dentro de un ambiente dado sería la principal presión de selección actuando sobre los cambios del SMRS, generando señales que son preferidas por las hembras), o c) una asociación no causal. Es posible que todas las opciones desempeñen un rol importante en los Capuchinos, actuando de manera sinérgica.

BARRERAS REPRODUCTIVAS ENTRE FORMAS – La existencia de barreras a la libre reproducción entre seres vivos, resulta en el establecimiento de diferencias genéticas. Estas barreras pueden ser un co-producto secundario de cambios evolutivos o pueden haber evolucionado para tal fin, en cuyo caso, se denominan mecanismos de aislamiento (Mayr 1963, Paterson 1978, 1980, 1981, 1985). Las barreras reproductivas entre formas actuarían de manera jerárquica por *barreras pre-apareamiento*: 1) aislamiento geográfico entre formas (alopatría), 2) coexistencia geográfica en hábitats distintos (simpatría sin sintopía), 3) sistemas de reconocimiento diferentes (sintopía sin interacciones reproductivas); *barreras post-apareamiento pre-cigóticas*: 4) problemas post-copulatorios al encuentro de gametas; e *incompatibilidades post-cigóticas*: 5) incapacidad ecológica de los híbridos, 6) fecundidad disminuída de los híbridos o problemas en conseguir pareja, o 7) incompatibilidades genéticas al normal desarrollo del híbrido. En los primeros tres casos (*barreras pre-apareamiento*) no existe disrupción del sistema de reconocimiento, en el cuarto caso (*barreras post-apareamiento pre-cigóticas*) el sistema de reconocimiento funciona mal y los individuos copulan sin fertilización, y en los últimos casos, ocurre fertilización por un mal funcionamiento del sistema de reconocimiento, pero el producto de esta fertilización tiene problemas para fertilizar a otros individuos. En la visión clásica, dos poblaciones en proceso de divergencia o recientemente divergidas, serían genéticamente compatibles, y las barreras pre-apareamiento mantendrían el aislamiento reproductivo. Las barreras genéticas aparecerían, generalmente, más adelante en el proceso evolutivo, garantizando que las poblaciones no puedan ya intercambiar genes mediante entrecruzamiento debido a las incompatibilidades genéticas (Mayr 1963, Price 2008). *Ambos tipos de barrera pueden delimitar especies, la diferencia está en el grado de permeabilidad al flujo génico de cada barrera: las barreras pre-apareamiento pueden ser efímeras, o funcionar mal con alguna frecuencia, mientras que las incompatibilidades genéticas son, esencialmente, irreversibles e impemeables* (ver Price 2006 para más detalles).

Los sistemas genéticos de los Capuchinos parecen ser altamente compatibles, y basados en los tiempos aparentemente recientes de su divergencia y en su homogeneidad morfoestructural, no habría (¿aún?) fuertes incompatibilidades genéticas entre ninguna de las formas del Grupo *ruficollis* (ver Price & Bouvier 2002, Price 2008). El problema es que las incompatibilidades genéticas evolucionan, en general, muy lentamente: el completo aislamiento entre especies de Passeriformes

demora aproximadamente entre 3 y 5 millones de años (3-5 MA, Price 2008), mientras que la divergencia para los Capuchinos se estima que ocurrió dentro del último medio millón de años (0,5 MA, Lijtmaer et al. 2004). Cuatro líneas de evidencia proveen apoyo a la idea de que las incompatibilidades post-apareamiento no evitarían la hibridación en estos Capuchinos. Primero, ocasionalmente se producen híbridos entre varias especies no cercamente relacionadas de *Sporophila* en la naturaleza y en cautividad (Sick 1963, 1997, obs. pers.). Segundo, existen híbridos de ambos sexos productos de cruces en cautiverio (Sabel 1990, ver *Resultados*), por lo que, si la regla de Haldane se aplica a este caso, la mortalidad femenina al menos no es absoluta (ver Price 2008, Pryke & Griffith 2009). Tercero, el morfo raro *S. "zelichi"* se reproduce exitosamente en la naturaleza (Areta 2008), y los morfos *S. "uruguayana"* y *S. "caraguata"* han sido encontrados apareados y defendiendo territorios, por lo que, si son híbridos, serían interfértiles con otras formas de Capuchinos, demostrando al mismo tiempo la ausencia de barreras post-apareamiento entre formas. Cuarto, el parecido morfológico entre formas de Capuchinos simpátricas sugiere que los híbridos no serían ecológicamente distintos a las formas parentales, y solamente podría existir algún grado de aislamiento post-apareamiento si los híbridos tienen plumajes o vocalizaciones que no son preferidos por otras formas (pero ver *1) Improntado sexual y Vocalizaciones* más arriba).

Aunque es raro que ocurra, en al menos dos especies de pájaros se conocen incompatibilidades genéticas fuertes entre morfos sintópicos. En los morfos de corona tostada y de corona blanca del Chingolo Garganta Blanca (*Zonotrichia albicollis*) la incompatibilidad genética parece causada por acción de un alelo recesivo altamente deletéreo que favorece apareamientos entre ambos morfos, manteniendo el polimorfismo (Thornycroft 1975, Houtmann & Falls 1994), mientras que en los morfos de cabeza roja y cabeza negra del Diamante de Gould (*Erythrura gouldiae*) la incompatibilidad estaría vinculada al cromosoma sexual Z, y promueve apareamientos dentro de cada morfo (Pryke & Griffith 2009). Los Capuchinos proveen un sistema de estudio ideal para este tipo de preguntas, y responderlas iluminará el estudio de su evolución.

Especialmente en el Grupo ruficollis, las limitaciones al libre intercambio genético entre las formas de Capuchinos parecen ser exclusivamente pre-apareamiento y no post-apareamiento. El límite al flujo génico entre formas, estaría dado porque las distintas formas, y sus morfos correspondientes, se reproducirían

preferentemente entre sí de acuerdo a sus vocalizaciones, hábitat preferido y plumajes, y no por incompatibilidades genéticas intrínsecas entre las diferentes formas o por algún tipo de problema derivado de características en los híbridos. Aún si las formas hibridizan regularmente, las diferencias en hábitat, plumaje y voces se mantienen a lo largo del tiempo, y justifican el reconocimiento de especies macho-dimórficas y especies macho-monomórficas dentro de los Capuchinos.

LA ESPECIE NO TODO ES – La etapa en la cual la especiación puede darse por completada cambia de acuerdo al concepto de especie con valor biológico adoptado (Grant & Grant 2006, de Queiroz 2007, Nosil et al. 2009). Para los Capuchinos, he utilizado el concepto de reconocimiento de especie (Paterson 1978, 1985, Vrba 1995), por su aparente aptitud para entender la ecología evolutiva de los Capuchinos, su énfasis en los procesos intra-específicos de diferenciación vinculada a los hábitats, y para proveer una definición de trabajo clara a partir de la cual poder derivar predicciones. Análisis recientes acuerdan con las características consideradas importantes para el estudio de la especiación por el concepto de reconocimiento: la importancia de cambios de hábitat como gatillos de procesos de diferenciación, y los cambios cruciales mediante los cuales el apareamiento preferencial es adquirido (e.g., Price 2008, Nosil et al. 2009). Aunque los conceptos generales de especie proveen de importantes visiones sobre la evolución (de Queiroz 2007), y resaltan la adquisición de diferentes propiedades de un linaje a lo largo del tiempo, la falta de mecanismos precisos y propios capaces de generar las especies, hace que la palabra “especie” resulte de poca utilidad, y no logran evitar su polisemia, de manera que casi cualquier comunidad reproductiva será considerada una especie. Si todos los productos de la evolución son llamados especies, entonces el término pierde la utilidad para transmitir un significado preciso sobre el producto evolutivo generado, y los mecanismos que lo generaron. Por eso, *lo que necesitamos, no es un concepto cada vez más englobador de especie, sino nombres que permitan el reconocimiento de varios productos diferentes de la evolución: la especie no todo es.* Si las poblaciones de distintivos plumajes-hábitat-vozes de Capuchinos constituyen especies separadas o si son formas diferenciadas de una especie ultrapolimórfica, necesita ser puesto a prueba en grano fino. De todas formas, la hipótesis de una especie ultrapolimórfica, pone en aprietos a cualquier concepto de especie con sentido biológico, y el concepto de especie adoptado puede ser irrelevante si los Capuchinos constituyen otro tipo de realidad

biológica, no descripta aptamente por ninguno de los conceptos tradicionales de especie. La comprensión de la diversificación necesita mirar más allá de las meras definiciones categoriales de unidades de biodiversidad, y penetrar en los patrones y procesos con una visión inicialmente independiente de la taxonomía (Grant & Grant 2006).

La visión que este estudio apoya considera cada grupo de plumajes diagnósticos asociados a sus vocalizaciones y hábitats preferidos, como una especie diferente, aún cuando la interacción entre estas características no impida totalmente el flujo genético entre las formas reconocidas. Los Capuchinos, junto a los Pinzones de Darwin, ponen de manifiesto la naturaleza graduada de la evolución, y su conflicto con las categorías discretas utilizadas regularmente en tratamientos taxonómicos y sistemáticos (Selander 1971, Grant & Grant 2006, 2008, Nosil et al. 2009). Mas aún, las discontinuidades eternas a las que alude generalmente el término especie, son en gran medida contingentes al escenario ecológico en el cual las especies ocurren. Por lo tanto, si las especies evolucionan, entonces los ecosistemas evolucionan, y las especies no serán más que partes transitorias de este todo dinámico en evolución, cuya integridad a lo largo del tiempo no está asegurada.

SECUENCIA TAXONÓMICA

Las secuencias taxonómicas constituyen formas simplificadas de representar una clasificación más compleja de manera lineal. Para el paradigma clasificatorio evolutivo, una clasificación debe resumir, con la menor cantidad posible de pérdida de información, las relaciones filogenéticas de sus unidades clasificatorias (Mayr & Ashlock 1991). Reflejando los múltiples desacuerdos sobre los límites de especies, la secuencia taxonómica de los Capuchinos también ha variado de manera arbitraria de momento en momento, de autor en autor, y de autor en momentos (Tabla 8). Resulta interesante la posición de *S. saturata* en el esquema de Hellmayr (1938), quién la coloca más cerca de *S. bouvreuil pileata* y *S. cinnamomea* que de *S. bouvreuil bouvreuil* con la cual se considera actualmente un sinónimo basado en individuos oscuros (Lima 2008). Entre otras variaciones destacables en la posición de los taxa, la posición de *S. cinnamomea* fue notablemente variable de autor a autor, y también fueron particularmente variadas las posiciones relativas de *S. telasco* y *S. insulata* en las diversas clasificaciones.

Más recientemente, se ha llegado a un acuerdo, claramente preliminar, sobre la secuencia taxonómica a seguir (Sibley & Monroe 1990, Remsen et al. 2009, ver Tabla 9). Dados los resultados de este trabajo, sugiero un cambio radical en la secuencia taxonómica convencional de los Capuchinos previamente utilizada (Tabla 9), que está de acuerdo con la hipótesis filogenética aquí propuesta (Figura F1). Esta nueva secuencia difiere de la anterior en varios aspectos: 1) incorpora a la clasificación las formas nuevas aquí presentadas y utiliza las formas como unidades básicas de clasificación, 2) reconoce el grupo de los “Capuchinos de mejillas grises” (ver *Hipotesis filogenética*), 3) altera la posición de *S. hypochroma* y *S. cinnamomea* dentro de los Capuchinos “*sensu stricto*” desplazándolos inmediatamente por debajo de *S. hypoxantha* y *S. “uruguayana”*, indicando una mayor relación entre estas cuatro formas, y 4) coloca a los “Capuchinos de boina negra” *S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, *S. pileata* y *S. “andorinha”* al final de la clasificación, indicando un mayor parentesco entre los “boina negra” y los “*sensu stricto*” que con los “mejillas grises”. La clasificación está estructurada de manera que los taxa con espalda gris o negra aparezcan antes que los que tienen espalda coloreada, de manera que, en los casos en que las formas son morfos, se lista primero el portador del nombre de la especie polimórfica (macho-dimórfica). Los grupos reconocidos en esta nueva propuesta son semejantes a algunos de los reconocidos en la clave dicotómica de Hellmayr (1904), quién agrupó a los aquí llamados “Capuchinos boina negra” aparte de los “Capuchinos boina gris”, y reconoció el grupo conformado por *S. melanogaster* y *S. castaneiventris*. Si bien la clave dicotómica de Hellmayr no pretendía ser una clasificación, es interesante que su estructura rescate estos grupos.

TABLA 8. Comparación de los principales trabajos del siglo XX proponiendo secuencias taxonómicas para los Capuchinos y los Para-Capuchinos (Grupo *telasco*). Nótese la inclusión de las subespecies actualmente reconocidas de *S. minuta* (*minuta*, *centralis* y *parva*), y de las subespecies anteriormente reconocidas de *S. bouvreuil* (*saturata* y *crypta*).

Hellmayr (1938)	de Schauensee (1952)	de Schauensee (1966)	Paynter & Storer (1970)
<i>S. telasco</i>	<i>S. nigro-rufa</i>	<i>S. nigrorufa</i>	<i>S. nigrorufa</i>
<i>S. insulata</i>	<i>S. bouvreuil</i>	<i>S. bouvreuil</i>	<i>S. bouvreuil</i>
<i>S. minuta</i>	<i>bouvreuil</i>	<i>S. insulata</i>	<i>bouvreuil</i>
<i>parva</i>	<i>pileata</i>	<i>S. minuta</i>	<i>crypta</i>
<i>centralis</i>	<i>saturata</i>	<i>minuta</i>	<i>pileata</i>
<i>minuta</i>	<i>S. cinnamomea</i>	<i>hypoxantha</i>	<i>saturata</i>
<i>hypoxantha</i>	<i>S. insulata</i>	<i>S. ruficollis</i>	<i>S. insulata</i>
<i>S. ruficollis</i>	<i>S. minuta</i>	<i>S. palustris</i>	<i>S. minuta</i>
<i>S. palustris</i>	<i>parva</i>	<i>S. castaneiventris</i>	<i>parva</i>
<i>S. bouvreuil</i>	<i>minuta</i>	<i>S. hypochroma</i>	<i>centralis</i>
<i>bouvreuil</i>	<i>hypoxantha</i>	<i>S. cinnamomea</i>	<i>minuta</i>
<i>pileata</i>	<i>S. palustris</i>	<i>S. melanogaster</i>	<i>S. hypoxantha</i>
<i>S. saturata</i>	<i>S. castaneiventris</i>	<i>S. telasco</i>	<i>S. hypochroma</i>
<i>S. cinnamomea</i>	<i>castaneiventris</i>		<i>S. ruficollis</i>
<i>S. nigro-rufa</i>	<i>subsp.</i>		<i>S. palustris</i>
<i>S. hypochroma</i>	<i>hypochroma</i>		<i>S. castaneiventris</i>
<i>S. castaneiventris</i>	<i>S. melanogaster</i>		<i>S. cinnamomea</i>
<i>S. melanogaster</i>	<i>S. telasco</i>		<i>S. melanogaster</i>
			<i>S. telasco</i>

TABLA 9. Comparación entre la secuencia taxonómica adoptada en clasificaciones modernas de los Capuchinos (e.g., Sibley & Monroe 1990, ver texto) y la secuencia taxonómica sugerida en este trabajo, donde se incorporan todas las formas previamente desconocidas y dos formas hipotéticas que podrían existir, y se delimitan los grandes grupos de Capuchinos.

Secuencia taxonómica de los Capuchinos (<i>Sporophila</i> spp.)			
Previa (ver texto)	Nueva (este trabajo)		
<i>S. telasco</i>	<i>S. telasco</i>		} Para-Capuchinos [Grupo <i>telasco</i>]
<i>S. insulata</i>	<i>S. insulata</i>		
<i>S. nigrorufa</i>	<i>S. castaneiventris</i>	Grupo A	} Capuchinos mejillas grises
<i>S. bouvreuil</i>	<i>S. "ladrillito"</i>		
<i>S. minuta</i>	<i>S. melanogaster</i>	Grupo B	
<i>S. hypoxantha</i>	<i>S. "xumanxu"</i>		
<i>S. ruficollis</i>	<i>S. minuta</i>	Grupo C	} Capuchinos <i>sensu stricto</i> [Grupo <i>ruficollis</i>]
<i>S. palustris</i>	<i>S. "llanera"</i>		
<i>S. castaneiventris</i>	<i>S. hypoxantha</i>		
<i>S. hypochroma</i>	<i>S. "uruguaya"</i>		
<i>S. cinnamomea</i>	<i>S. hypochroma</i>	Grupo D	} Capuchinos boina negra
<i>S. zelichi</i>	<i>S. cinnamomea</i>		
<i>S. melanogaster</i>	<i>S. ruficollis</i>		
	<i>S. "caraguata"</i>		
	<i>S. palustris</i>		
	<i>S. "zelichi"</i>		
	<i>S. nigrorufa</i>		
	<i>S. bouvreuil</i>		
	<i>S. pileata</i>		
	<i>S. "andorinha"</i>		

CONCLUSIÓN



"E pluribus unum, ex uno pluria"

A lo largo de este trabajo he discutido las contribuciones de la historia natural, la morfología y los datos moleculares a la comprensión de la evolución de los Capuchinos. Los datos moleculares no muestran diferencias consistentes entre las distintas formas del Grupo *ruficollis*, mientras la morfología (plumajes) y datos de historia natural muestran diferencias consistentes entre las formas. Aunque aún esté por descubrirse, la mínima diferencia genética existente entre formas debe ser la que explica las diferencias en sus plumajes. La incongruencia entre estos datos necesita ser integrada en una explicación abarcativa que de cuenta que, tanto las moléculas como los plumajes y la historia natural están interconectadas en los Capuchinos del Grupo *ruficollis* como entidades evolutivas. Por lo tanto, el conflicto es falso, y la incongruencia entre estos datos se deriva solamente de nuestra falta de conocimiento.

La homogeneidad genética de los Capuchinos podría deberse a diversificación reciente no expresada aún en los genes estudiados, o a eventos de hibridación recurrentes (Lijtmaer et al. 2004, Areta 2008, Karr et al. 2009). El grado efectivo de aislamiento genético entre formas de Capuchinos utilizando hábitats diferentes y cantando de maneras diferentes es desconocido, pero las barreras pre-apareamiento parecen ser las únicas responsables de que las formas y sus características ecológicas se mantengan a lo largo del tiempo. Dos escenarios evolutivos son posibles: 1) ocurrió especiación completa mediante elección de hábitat en forma conjunta con cambios de plumaje y vocalizaciones, o 2) existe diferenciación en uso de hábitat por morfos vocales y de plumaje que se entrecruzan más o menos frecuentemente. La primera alternativa claramente implica algún grado de estabilidad de las especies a lo largo del tiempo, mientras que la segunda podría representar una etapa transitoria en la diversificación de los Capuchinos o podría ser un producto evolutivamente estable representado un caso único de polimorfismo extremo de plumajes, hábitat y voces en las aves. Distinguir entre ambas alternativas no es una tarea fácil (Areta 2008, este trabajo).

En regiones con simpatria de varias formas, las vocalizaciones y el uso de hábitat de las distintas formas (con sus morfos) difieren, indicando que deben ser consideradas especies plenas de acuerdo al Concepto de Reconocimiento de Especie. En alopatría, las poblaciones de una misma forma pueden utilizar ambientes distintos y tener vocalizaciones distintas, lo que interpreto como variación geográfica intraespecífica con potencial evolutivo de diferenciación. La existencia de elementos y patrones recurrentes de plumaje, demuestra la existencia de una limitante morfogénica y de rutas profundas de desarrollo compartidas en las aves (Riegner 2008). El morfoespacio de los Capuchinos no es infinito, y está limitado por sus rutas compartidas de desarrollo que generan el mismo patrón de bloques de plumaje sobre el cual cada forma impondrá sus características propias de coloración. El patrón iterativo y el proceso iterativo aquí propuestos, muestran la plausibilidad de generar una explosión en tipos de plumajes mediante mínimos cambios genéticos en los Capuchinos. Algunas formas cumpliendo con el patrón iterativo han alcanzado el status de especie plena mientras formas con morfologías diagnósticas parecen ser morfos de otra especie. Esta diversidad de relaciones morfología-voces-hábitat con una gran similitud genética sugiere una reciente radiación evolutiva (pero no adaptativa), con escasa diversificación en tamaño y forma.

Es fundamental mejorar el conocimiento sobre la base genética de los plumajes y las relaciones filogenéticas de todas las formas, y experimentar con los Capuchinos para evaluar los mecanismos precisos mediante los cuales las diferentes formas son mantenidas aparte en la naturaleza. Los efectos de los entrecruzamientos sobre los plumajes (e.g., Sabel 1990) y la compatibilidad entre distintas formas (e.g., Pryke & Griffith 2009), pruebas de preferencias para asociaciones dispares de voces/plumaje (e.g., Clayton 1990), y experimentos de improntado sexual y de hábitat (e.g., Irwin & Price 1999, Davis & Stamps 2004) proveerán datos fundamentales para poner a prueba el modelo de diversificación en cuatro pasos aquí propuesto. Hasta que sea más refinado, el aprendizaje de características especie-específicas de apareamiento (voces y plumajes) y de características de hábitat, parecen ser las causas responsables de la generación y el mantenimiento de las sorprendentes características vocales y ecológicas de los Capuchinos.

Los Capuchinos muestran con especial fuerza la diversidad en la unidad y la unidad en la diversidad de la naturaleza. La conclusión es que el ánfora de Pandora de los Capuchinos recién está abierta...

BIBLIOGRAFÍA



- ALLEN ES & OMLAND KE (2003) Novel intron phylogeny supports plumage convergence in Orioles (*Icterus*). *Auk* 120: 961–969.
- ANDERSON E & STEBBINS GL JR (1954) Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: 378–388.
- ANDERSON E (1948) Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: 1–9.
- ARETA JI (2008) The Entre Rios Seedeater (*Sporophila zelichi*): a species that never was. *Journal of Field Ornithology* 79: 352–363.
- ARETA JI (2009) Paedomorphosis in *Sporophila* seedeaters. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 129: 98–103.
- ARETA JI, NORIEGA JI, PAGANO L & ROESLER I (en prensa) Unraveling of an ecological radiation of Neotropical seedeaters: systematics of the Dark-throated Seedeater *S. ruficollis* and description of the new Black-collared Seedeater *S. "caraguata"*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*
- ARMANI GC (1985) *Guide des Passereaux Granivores. Embérizinés*. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris.
- AVISE JC (2004) *Molecular markers, natural history, and evolution*. 2 ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- AZARA F DE (1802) *Apuntamientos para la historia natural de los pájaros del Paraguay y Río de la Plata*. Imprenta de la Viuda de Ibarra, Madrid.
- AZPIROZ AB (2003a) Primeros registros del Capuchino de Collar (*Sporophila zelichi*) en Uruguay. *Ornitología Neotropical* 14: 117–119.
- AZPIROZ, AB (2003b) *Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación*. Aves Uruguay-GUPECA, Montevideo.
- BALDWIN SP, OBERHOLSER H & WORLEY LG (1931) Measurements of birds. *Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History* 2: 1–165.
- BAPTISTA LF & GAUNT SLL (1994) Advances in studies of avian sound communication. *Condor* 96: 817–830.
- BAPTISTA LF (1996) Nature and its nurturing in avian vocal development. In: Kroodsma DE & Miller EH (Eds.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 39–60.
- BARROWS WB (1883) Birds of the lower Uruguay. *Bulletin of the Nuttall Ornithological Club* 8: 82–94.
- BAYLIS JR (1982) Avian vocal mimicry: its function and evolution. In: Kroodsma DE & Miller EH (Eds.). *Acoustic Communication in Birds. Volume 2*. Academic Press, NY, pp. 51–83.
- BEECHER WJ (1953) A phylogeny of the Oscines. *Auk* 70: 270–333.
- BELTMAN JB & HACCOU P (2005) Speciation through learning of habitat features. *Theoretical Population Biology* 67: 189–202.
- BELTMAN JB, HACCOU P & TEN CATE C (2004) Learning and colonization of new niches: a first step toward speciation. *Evolution* 58: 35–46.
- BELTON W (1985) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 180: 1–242.
- BENCKE GA (2004) O caboclinho *Sporophila zelichi* observado no Rio Grande do Sul, Brasil. *Ararajuba* 12: 88–89.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2000) *Threatened birds of the world*. Lynx Edicions and Birdlife Internacional, Barcelona, Spain, and Cambridge, UK.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2009). Species factsheets: *Sporophila*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 1/11/2009.
- BLAAUW FE (1919) On the eclipse plumage of *Spermophila pileata*. *Ibis* 61: 83–84.

- BOCK WJ (2006) Species concepts versus species categories vs species taxa. *Acta Zoologica Sinica* 52: 421–424.
- BONAPARTE CL (1850) *Conspectus Generum Avium*. Ludguni Batavorum, Brill.
- BOND J (1939) On a specimen of *Sporophila cinnamomea* (Lafresnaye). *Auk* 56: 481.
- BORGES SH & MACÊDO IT (2001) *Cecropia* fruits and Müllerian bodies in the diet of Chestnut-bellied Seedeater *Sporophila castaneiventris*. *Cotinga* 15: 17–18.
- BURKART A (1975) Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon* 24: 53–66.
- BURMEISTER G (1856) *Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens. Dritter Theil. Vögel (Aves)*. Georg Reimer, Berlin.
- BUTLIN R (1989) Reinforcement of premating isolation. In: Otte D & Endler JA (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 158–179.
- CABANIS J (1844) *Sporophila* gen. nov. (p. 291). In: Tschudi JJ (1844) *Avium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et peraeque observatae vel collectae sunt in itinere*. *Archive für Naturgeschichte* 10: 262–317.
- CABANIS J (1848) *Sporophila castaneiventris* sp. nov. (p. 679). In: Schomburgk, R. 1848 [“1849”]. *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-1844. Im Auftrag Sr. Majestat des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. Nebst einer Fauna und Flora Guiana's nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und Andern. Mit abbildungen und einer karte von Britisch-Guiana aufgenommen von Sir Robert Schomburgk. III. Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. Nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und Andern. Systematisch bearbeitet von Richard Schomburgk*. Leipzig.
- CABANIS J (1851) *Museum Heineanum. Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Ober-amtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt mit kritischen Anmerkungen und Beschreibung der neuen Arten, systematisch bearbeitet*. I Singvogel.
- CATCHPOLE CK & SLATER PJB (2008) *Bird Song. Biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- CAIN AJ (1954) *Animal species and their evolution*. Hutchinson, London.
- CESTARI C (2006) Novos registros de aves do gênero *Sporophila* para o Pantanal. *Atualidades Ornitológicas* 129: 7.
- CHAMBERLIN TC (1965) The method of multiple working hypotheses. *Science* 148: 754–759.
- CHAPMAN FM (1921) Descriptions of proposed new birds from Colombia, Ecuador, Peru, and Brazil. *American Museum Novitates* 18.
- CHEBEZ JC (2009) *Otros que se van. Fauna argentina amenazada*. Editorial Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- CINZ (ICZN) – International Commission on Zoological Nomenclature. (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth edition. International Trust for Zoological Nomenclature.
- CLARAMUNT S (2000) Un problema de conservación, identificación y clasificación de AVES: Los "capuchinos" del Género *Sporophila*. *Documentos de divulgación del Museo de Historia Natural y Antropología* 2: 1–3.
- CLARAMUNT S, ROCHA G & ALDABE J (2006) The occurrence of *Sporophila hypochroma* and *S. hypoxantha* in Uruguay. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 126: 45–49.
- CLARK GA Jr (1986) Systematic interpretation of foot-scut patterns in Neotropical finches. *Wilson Bulletin* 98: 594–597.
- CLAY RP & FIELD B (2003) First records of Narosky's Seedeater *Sporophila zelichi* in Paraguay. *Cotinga* 23: 84–85.
- CLAYTON (1990) The effects of cross-fostering on assortative mating between Zebra finch subspecies. *Animal Behaviour* 40: 1102–1110.
- CLELAND CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29: 987–990.
- CODESIDO M & FRAGA RM (2009) Distributions of threatened grassland passerines of Paraguay, Argentina and Uruguay, with new locality records and notes on their natural history and habitat. *Ornitologia Neotropical* 20: 585–595.

- COLLAR NJ, GONZAGA LP, KRABBE N, MADROÑO NIETO A, NARANJO LG, PARKER TA III & WEGE DC (1992) *Threatened birds of the Americas, The ICBP/IUCN Red data Book 2*, 3rd edition. International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- COLLINS CT & KEMP HM (1976) Natal pterylosis of *Sporophila* finches. *Wilson Bulletin* 88: 154–157.
- COYNE JA & ORR HA (2004) *Speciation*. Sinauer, Sunderland, MA.
- CRACRAFT J (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1: 159–187.
- DAVIS JM & STAMPS JA (2004) The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 411–416.
- DAVIS S (1993) Seasonal status, relative abundance, and behavior of the birds of Concepción, Departamento Santa Cruz, Bolivia. *Fieldiana Zoology* 71: 1–33.
- D'ORBIGNY A & LA FRESNAYE F DE (1837) Synopsis avium ab Alcide d'Orbigny, in ejus per Americam meridionale itinere, collectarum et ab ipso viatore necnon A de Lafresnaye in ordine redactarum. *Magasin de Zoologie* 7, Cl. 2: 1–88.
- DE LA PEÑA M (1989) Guía de Aves Argentinas. Tomo VI. Literature of Latin America, Bs. As.
- DE LAS CASAS JC (2004) *Evaluación del estado taxonómico del Semillero de Tumaco Sporophila insulata (Fringillidae: Emberizinae) utilizando métodos morfológicos y genéticos*. Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- DE QUEIROZ K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879–886.
- DI GIÁCOMO A (2005) Aves de la Reserva El Bagual. In: Di Giácomo A & Krapovickas SF (Eds). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, provincia de Formosa, Argentina. Inventario de Fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo*. Temas de Naturaleza y Conservación. Monografía de Aves Argentinas 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina, pp. 201–465.
- DOBZHANSKY T (1940) Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist* 74: 312–321.
- DONOGHUE MJ (1985) A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *The Bryologist* 88: 172–181.
- ELDRIDGE N (1995) Species, selection, and Paterson's concept of the Specific-Mate Recognition System. In: Lambert DM & Spencer HG (Eds.). *Speciation and the recognition concept: theory and application*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, pp. 464–477.
- ENDLER JA & THÉRY M (1996) Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist* 148: 421–452.
- ENDLER J (1977) *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- FACHINETTI C, DI GIÁCOMO A & REBOREDA JC (2008) Parental care in Tawny-bellied (*Sporophila hypoxantha*) and Rusty-collared (*S. collaris*) Seedeaters. *Wilson Journal of Ornithology* 120: 879–883.
- FILLOY J & BELLOCQ MI (2006) Spatial variations in the abundance of *Sporophila* seedeaters in the southern Neotropics: contrasting the effects of agricultural development and geographical position. *Biodiversity and conservation* 15: 3329–3340.
- FORD EB (1945) Polymorphism. *Biological Reviews* 20: 73–88.
- FUNK DJ, NOSIL P & ETGES WJ (2006) Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.* 103: 3209–3213.
- GASTON KJ (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, New York.
- GOULD SJ (1977) *Ontogeny and phylogeny*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- GRAHAM-YOOL A (2003) El doctor de los bichos. *Diario Página/12*. Lunes 28 de Julio de 2003.

- GRANT PR (1999) *Ecology and Evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- GRANT PR & GRANT BR (1992) Hybridization of bird species. *Science* 256: 193–197.
- GRANT PR & GRANT BR (1997) Hybridization, sexual imprinting and mate choice. *American Naturalist* 149: 1–28.
- GRANT PR & GRANT BR (2006) Species before speciation is complete. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 94–102.
- GRANT PR & GRANT BR (2008) *How and why species multiply. The radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press, NJ.
- GRANT PR, GRANT BR & PETREN K (2005) Hybridization in the recent past. *American Naturalist* 166: 56–67.
- GRAY SM & MCKINNON JS (2006) Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 71–79.
- GÜLLER R (2008) *Sporophila nigrorufa* (d'Orbigny y Lafresnaye, 1837), una nueva especie para la avifauna Argentina. *Nótulas Faunísticas. Serie 2*. 20: 1–3.
- GUYRÁ-PARAGUAY (2004) *Lista comentada de las aves del Paraguay*. Asociación Guyrá Paraguay, Asunción, Paraguay.
- HAFFER J (1997) Species concepts and species limits in ornithology. In: del Hoyo J, Elliott A & Sargatal J (Eds.). *Handbook of the birds of the world, vol. 4, Sandgrouse to cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain, pp.11–24
- HARRISON RG & RAND DM (1989) Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. In: Otte D & Endler JA (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 111–134.
- HARTERT E & VENTURI S (1909) Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae* 16: 159–267.
- HAYES F (1995) *Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay*. American Birding Association, Monographs in Field Ornithology No. 1, New York.
- HELLMAYR KE (1904) Über neue und wenig bekannte Fringilliden Brasiliens, nebst Bemerkungen über notwendige Änderungen in der Nomenklatur einiger Arten. *Verhandl Zoologische und Botanische Wien* 54: 516–537.
- HELLMAYR KE (1938) *Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands. Part XI*. Field Museum of Natural History Publications 430, Zoology Series, Vol XIII.
- HENNESSEY B, HERZOG SK & SAGOT F (2003) *Lista anotada de las aves de Bolivia*. Quinta edición. Asociación Armonía/BirdLife International, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- HEWITT GM (1989) The subdivision of species by hybrid zones. In: Otte D & Endler JA (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 85–110.
- HILTY SL (2003) *Birds of Venezuela*. Princeton University Press.
- HILTY SL (2005) *Birds of Tropical America. A watcher's introduction to behavior, breeding and diversity*. University of Texas Press, Austin.
- HOOEKSTRA HE & PRICE T (2004) Parallel evolution is in the genes. *Science* 303: 1779–1781.
- HOUTMANN AM & FALLS B (1994) Negative assortative mating in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis*: the role of mate choices and intra-sexual competition. *Animal Behaviour* 48: 377–383.
- HULTSCH H & TODT D (2004) Learning to sing. In: Marler P & Slabekoorn H (Eds.). *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, pp. 80–107.
- HUXLEY J (1955) Morphism in birds. *Acta XI International Ornithological Congress*: 309–328.
- IMMELMANN K (1975) Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 15–37.
- INFONATURA (2007) *Animals and Ecosystems of Latin America* [web application]. Version 5.0. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. <<http://www.natureserve.org/infonatura>>.

- IRWIN DE & PRICE TD (1999) Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* 82: 347–354.
- JOSEPH L (1996) Preliminary climatic overview of migration patterns in South American Austral Migrant Passerines. *Ecotropica* 2: 185–193.
- KELLEY LA, COE RL, MADDEN JR & HEALY SD (2008) Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour* 76: 521–528.
- KERR KC, LIJMAER DA, BARREIRA AS, HEBERT PDN & TUBARO PL (2009) Probing evolutionary patterns in Neotropical birds through DNA barcodes. *PLoS One* 4(2): e4379. doi:10.1371/journal.pone.0004379.
- KIRWAN G & ARETA JI (2009) Black-and-tawny Seedeater *Sporophila nigrorufa* in the *cerrados* of western Mato Grosso, Brazil. *Neotropical Birding* 4: 69–72.
- KLICKA J, JOHNSON KP & LANYON SM (2000) New world nine-primaried oscine relationships: Constructing a mitochondrial DNA framework. *Auk* 117: 321–336.
- KLIMOVSKY G (1997) *Las desventuras del conocimiento científico*. A-Z Editora, Buenos Aires, Argentina.
- KNOWLES LL & CARSTENS BC (2007) Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology* 56: 887–895.
- KROODSMA D (2004) The diversity and plasticity of birdsong. In: Marler P & Slabekoorn H (Eds.). *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, pp. 108–131.
- LACK D (1944) Ecological aspects of species-formation in Passerine birds. *Ibis* 86: 260–285.
- LAFRESNAYE F DE LA (1839) Quelques oiseaux nouveaux de la collection de M. Charles Brelay, à Bordeaux. *Revue Zoologique par la Société Cuvierienne* 2: 97–100.
- LALAND KN (1994) On the evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution* 48: 477–489.
- LAMBERT DM & SPENCER HG (Eds.) (1995) *Speciation and the recognition concept: theory and application*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- LANYON WE (1969) Vocal characters and avian systematics. In: Hinde RA (Ed.). *Bird Vocalizations*. Cambridge University Press, London, pp. 291–310.
- LEVINS R & LEWONTIN R (1985) *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- LEWIS RJ (1997) *Phylogenetic relationships of the 'Capuchino' Sporophila Seed eaters based on Cytochrome b sequence analysis*. Master thesis, University College, London.
- LEWONTIN R (2000) *Genes, organismo y ambiente*. Gedisa Editorial, España.
- LEWONTIN R (2001) Foreword. In: Wagner GP (Ed.). *The character concept in evolutionary biology*, Academic Press, San Diego, pp. xvii–xxiii.
- LEWONTIN RC & BIRCH LC (1966) Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20: 315–336.
- LIJMAER D, SHARPE NMM, TUBARO PL & LOUGHEED SC (2004) Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 562–579.
- LILL A (1974) Behavior of the Grassland Sparrow and two species of seed-finches. *Auk* 91: 35–43.
- LIMA EMC (2008) *Taxonomia, distribuição e conservação dos "caboclinhos" do complexo Sporophila bouvreuil (Aves: Emberizidae)*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.
- LINNAEUS C (1758) *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Holmiæ, Impensis Direct. Laurentii Salvii.
- LIU LW & PRICE TD (1994) Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution* 48: 1451–1459.
- LIU W & KROODSMA DE (2006) Song learning by Chipping Sparrows: when, where, and from whom. *Condor* 108: 509–517.
- LORDELLO LGE (1957) Duas aves híbridadas da fauna do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 17: 139–142.

- LORENZ K (1937) The companion in the bird's world. *Auk* 54: 245–273.
- MALLET J (2007) Hybrid speciation. *Nature* 446: 279–283.
- MARLER P & SLABBEKOORN H (Eds.) (2004). *Nature's Music. The Science of Birdsong*. Elsevier, Academic Press, San Diego, CA.
- MARTENS J (1996) Vocalizations and speciation of Palearctic birds. In: Kroodsma DE & Miller EH (Eds.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 221–240.
- MAYR E & ASHLOCK PD (1991) *Principles of Systematic Zoology*. 2 ed. McGraw-Hill, New York.
- MAYR E (1942) *Systematics and the Origin of Species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- MAYR E (1956) Gesang und Systematik. *Beiträge zur Vogelkunde* 5: 112–117.
- MAYR E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- MCCRACKEN KG & SHELDON FH (1997) Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia* 94: 3833–3836.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1952) A review of the genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 54: 153–198.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1966) *The species of birds of South America and their distribution*. Livingston Publishing Company, Narbeth, Pennsylvania, USA.
- MEYER DE SCHAUENSEE R (1970) *A guide to the birds of South America*. Livingston Publishing Company, Wynnewood, Pennsylvania, USA.
- MITCHELL RA (Ed.) (1997) 'San Joaquín '96': *A biological expedition to the Cerrado of Beni Department, Bolivia*. University of Bristol Expedition Report 1. The University of Bristol, UK.
- MORTON ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109: 17–34.
- MOSCHIONE FN (1989) El gran imitador. Notas sobre la conducta vocal del Dominó (*Sporophila collaris*). *Garganchillo* 9: 10–13.
- MOTTA-JUNIOR JC, GRANZINOLLI MAM & DEVELEY PF (2008) Aves da Estação Ecológica Itirapina, estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 8: 207–227.
- MÜLLER PLS (1776) *Natursystems. Supplements und Register-Ban über alle sechs Theile oder Classen des Thierreichs. Mit einer ausführlichen Erläuterung ausgefertigt*. Gabriel Nicolaus Kalpe, Nürnberg.
- MUNDINGER PC (1982) Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of birds. In: Kroodsma DE & Miller EH (Eds.). *Acoustic Communication in Birds. Volume 2*. Academic Press, NY, pp. 147–208.
- MUNDY NI (2005) A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage coloration in birds. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1633–1640.
- MUNDY NI, BADCOCK NS, HART T, SCRIBNER K, JANZEN K & NADEAU NJ (2004) Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice. *Science* 303: 1870–1873.
- NAROSKY S & SALVADOR S (1985) Informe *Sporophila*. Informe inédito.
- NAROSKY S (1973) Una nueva especie de *Sporophila* para la avifauna argentina. Basado en estudios de campo y material coleccionado por el Dr. R. Zelich, de Pronunciamento, Entre Ríos. *Hornero* 11: 169–171.
- NAROSKY S (1977) Una nueva especie del género *Sporophila*. *Hornero* 11: 345–348.
- NAROSKY T & YZURIETA D (1987) *Guía para la Identificación de las Aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata. Bs. As.
- NEWTON I (2004) *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, San Diego, CA.
- NORES M (1989) *Patrones de distribución y causas de especiación en aves argentinas*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Córdoba, Argentina.

- NORES M E YZURIETA D (1980) *Aves de ambientes acuáticos de Córdoba y centro de Argentina*. Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería, Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Córdoba.
- NOSIL P, HARMON LJ & SEEHAUSEN O (2009) Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 145–156.
- OLSON SL (1966) A partly chestnut specimen of Variable Seedeater. *Wilson Bulletin* 78: 127.
- OLSON SL (1968) Possible breeding of some seedeaters in subadult plumage. *Florida Naturalist* 41: 20.
- OLSON SL (1981a) Interaction between the two subspecies groups of the seed-finch *Sporophila angolensis* in the Magdalena Valley, Colombia. *Auk* 98: 379–381.
- OLSON SL (1981b) The nature of the variability in the Variable Seedeater in Panama (*Sporophila americana*: Emberizinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94: 380–390.
- OMLAND KE & LANYON SM (2000) Reconstructing plumage evolution in Orioles (*Icterus*): repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54: 2219–2133.
- ORR MR & SMITH TB (1998) Ecology and speciation. *Trends in ecology and evolution* 13: 502–506.
- OTTE D & ENDLER JA (1989) (Eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- OUELLET H (1992) Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the Neotropical genus *Sporophila* (Aves: Emberizinae). *Bulletin of the British Ornithological Club Centenary Supplement* 112a: 225–235.
- OWENS IPF, ROWE C & THOMAS ALR (1999) Sexual selection, speciation and imprinting: separating the sheep from the goats. *Trends in ecology and evolution* 14: 131–132
- PATERSON HEH (1978) More evidence against speciation by reinforcement. *South African Journal of Science* 74: 369–371.
- PATERSON HEH (1980) A comment on “Mate Recognition Systems”. *Evolution* 34: 330–331.
- PATERSON HEH (1981) The continuing search for the unknown and unknowable: A critique of contemporary ideas on speciation. *South African Journal of Science* 77: 113–119.
- PATERSON HEH (1985) The recognition concept of species. In: Vrba ES (Ed.). *Species and speciation*. Transvaal Museum Monographs 4, Pretoria, South Africa, pp. 21–29.
- PATERSON HEH (1986) Environment and species. *South African Journal of Science* 82: 62–65.
- PATERSON HEH & MACNAMARA M (1984) The recognition concept of species. *South African Journal of Science* 80: 312–318.
- PATTEN MA, ROTENBERRY JT & ZUK M (2004) Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 58: 2144–2155.
- PAYNE RB (1973) Vocal mimicry of the paradise wydahs (*Vidua*) and response of female wydahs to the songs of their hosts (*Pytilia*) and their mimics. *Animal Behaviour* 21: 762–771.
- PAYNE RB (1986) Bird songs and avian systematics. *Current Ornithology* 3: 87–126.
- PAYNE RB (1996) Song traditions in Indigo Buntings: origin, improvisation, dispersal, and extinction in cultural evolution. In: Kroodsma DE & Miller EH (Eds.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 198–220.
- PAYNE RB, PAYNE LL & WOODS JL (1998) Song learning in brood-parasitic indigobirds (*Vidua chalybeata*): Song mimicry of the host species. *Animal Behaviour* 55: 1537–1553.
- PAYNE RB, PAYNE LL, WOODS JL & SORENSON MD (2000) Imprinting and the origin of parasite-host associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour* 56: 69–81.
- PAYNTER RA JR & STORER RW (1970) *Checklist of the Birds of the World. Vol XIII*. Cambridge Museum of Comparative Zoology.
- PEARCE-HIGGINS JW (1996) Seed eaters in the Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia. *Cotinga* 5: 69–71.
- PEARMAN M & ABADIE EI (1995) *Mesopotamia grasslands and wetlands survey, 1991-1993: conservation of threatened birds and habitat in north-east Argentina. Final Report*. <<http://www.grupofalco.com.ar>>.

- PELZELN VON A (1871) *Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835*. Druck und verlag von A. Pichler's Witwe & Sohn. Wien.
- PLENGE M, CURIO E & WITTE K (2000) Sexual imprinting supports the evolution of novel male traits by transference of a preference for the colour red. *Behaviour* 137: 741–748.
- PRICE JJ & LANYON SM (2002) Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution* 56: 1514–1529.
- PRICE TD (1998) Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353: 251–260.
- PRICE TD (2006) Causes of post-mating reproductive isolation in birds. *Acta Zoologica Sinica* 52: 327–332.
- PRICE TD (2008) *Speciation in birds*. Roberts & Co., Colorado, USA.
- PRICE TD & BOUVIER MM (2002) The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56: 2083–2089.
- PRYKE SR & GRIFFITH SC (2009) Postzygotic genetic incompatibility between sympatric color morphs. *Evolution* 63: 793–798.
- REMSSEN JV JR & HUNN ES (1979) First records of *Sporophila caerulescens* from Colombia; a probable long distance migrant from southern South America. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 99: 24–26.
- REMSSEN JV JR, JARAMILLO A, NORES M, PACHECO JF, ROBBINS MB, SCHULENBERG TS, STILES FG, DA SILVA JMC, STOTZ DF & ZIMMER KJ (2009) *A classification of the bird species of South America*. AOU <<http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>>
- RESTALL R (2002) Is the Ring-necked Seedeater (*Sporophila insularis*) from Trinidad extinct, or is it a cryptic species widespread in Venezuela? In: Hayes FE & Temple SA (Eds.). *Studies in Trinidad and Tobago Ornithology Honouring Richard ffrench*. Department of Life Sciences, University of the West Indies, St. Augustine, Occasional Papers 11, pp. 37–44.
- RESTALL R, RODNER C & LENTINO M (2006) *Birds of Northern South America*. Christopher Helm, London.
- RIDGELY RS & TUDOR G (1989) *The birds of South America. Vol 1*. University of Texas Press, Austin, Texas.
- RIDGELY RS & TUDOR G (2009) *Field guide to the songbirds of South America. The Passerines*. University of Texas Press, Austin, Texas.
- RIDGWAY R (1901) *The birds of North and Middle America. Part I. Family Fringillidae*. Bulletin of the United States National Museum 50.
- RIEGNER M (2008) Parallel evolution of plumage pattern and coloration in birds: implications for defining avian morphospace. *Condor* 110: 599–614.
- RODA M & LÓPEZ-LANÚS B (2008) The range of the Rufous-rumped Seedeater *Sporophila hypochroma* extends to the Pampas region of Argentina, with the first nests of the species. *Cotinga* 30: 61–62.
- SABEL K (1990) *Pfäffchen Finkenammern Mittel-und Südamerikas*. Eugen Ulmer, Hohenheim.
- SALAMAN P (1995) The rediscovery of Tumaco Seedeater *Sporophila insulata*. *Cotinga* 4: 33–35.
- SALVADORI T (1895) Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Republica Argentina e nel Paraguay. Uccelli raccolti nel Paraguay, nel Matto Grosso, nel Tucuman e nella provincia di Salta. *Bollettino dei Museo di Zoologia ed Anatomia Comparata della R. Università di Torino* 10, 208: 1–24.
- SAUNDERS AA (1923) Mimicry in Bird Songs. *Condor* 25: 68–69.
- SCHLOSSER G & WAGNER GP (2004) *Modularity in development and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- SCHLOSSER G (2004) The role of modules in development and evolution. In: Schlosser G & Wagner GP (Eds.). *Modularity in development and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 519–582.
- SCHLUTER D (1996) Ecological causes of adaptive radiation. *American Naturalist* 148: S40–S64.

- SCHWARTZ P (1975) Solved and unsolved problems in the *Sporophila bouvronides/lineola* complex (Aves: Emberizidae). *Annals of the Carnegie Museum* 45: 277–285.
- SCLATER PL (1864) Descriptions of seven new species of birds discovered by the late Dr. John Natterer in Brazil. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London* Part 3 (154?): 605–611.
- SCLATER PL (1871) A revision of the Species of the Fringilline Genus *Spermophila*. *Ibis* 1: 1–23.
- SEEHAUSEN O (2004) Hybridization and adaptive radiation. *Trends in ecology and evolution* 19: 198–207.
- SEEHAUSEN O, VAN ALPHEN JJM & LANDE R (1999) Color polymorphism and sex ratio distortion in a cichlid fish as an incipient stage in sympatric speciation by sexual selection. *Ecology Letters* 2: 367–378.
- SELANDER RK (1971) Systematics and speciation in birds. In: Farner DS & King JR (Eds.). *Avian Biology, Vol. 1*. Academic Press, NY, pp. 57–147.
- SHAFFER BH & THOMSON RC (2007) Delimiting species in recent radiations. *Systematic Biology* 56: 896–906.
- SHARPE RB (1888) *Catalogue of Birds in the British Museum. Vol. XII. Passeriformes – Fringilliformes: Part III*. Taylor & Francis, London.
- SHORT LL (1969) Relationships among some South American seedeaters (*Sporophila*), with a record of *S. hypochroma* for Argentina. *Wilson Bulletin* 81: 216–219.
- SHORT LL (1975) A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154: 165–352.
- SIBLEY CG & AHLQUIST JE (1990) *Phylogeny and Classification of birds*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- SIBLEY CG & MONROE BL JR (1990) *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- SICK H (1962) Reivindicação do papa-capim *Sporophila ardesiaca* (Dubois). Sua ocorrência no Brasil. *Boletim do Museu Nacional Nova Série* 235: 1–23.
- SICK H (1963) Hybridization in certain Brazilian Fringillidae (*Sporophila* and *Oryzoborus*). *Proceedings of the XIIIth International Ornithological Congress*: 161–170.
- SICK H (1967) “Bico de Ferro” – Overlooked seedeater from Rio de Janeiro (*Sporophila*, Fringillidae, Aves). *Anais Academia Brasileira de Ciências* 39: 307–314.
- SICK H (1968) Hennenfederige Rasse eines Pfäffchens aus Brasilien: *Sporophila bouvreuil crypta* subsp. nov. *Beitrag zur Neotropical Fauna* 5: 153–159.
- SICK H (1979) A voz como caráter taxonômico em aves. *Boletim do Museu Nacional Nova Série* 294: 1–11.
- SICK H (1997) *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- SILVA JMC (1995) Seasonal distribution of the Lined Seedeater *Sporophila lineola*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 115: 14–21.
- SILVA JMC (1999) Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Studies in Avian Biology* 19: 272–280.
- SILVEIRA LF & D'HORTA FM (2002) A avifauna da região de Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso. *Papeis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 42: 265–286.
- SILVEIRA LF (1998) The birds of Serra da Canastra National Park and adjacent areas, Minas Gerais, Brazil. *Cotinga* 10: 58–63.
- SINGH RS (1960) A new bird to science found from Abary River. *The Daily Argosy, Georgetown, Demerara, British Guiana*, 25 October 1960: 6.
- SLABBEKOORN H & SMITH TB (2000) Does bill size polymorphism affect courtship song characteristics in the African finch *Pyrenestes ostrinus*? *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 737–753.
- SLABBEKOORN H & SMITH TB (2002) Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 357: 493–503.
- SMITH TB (1987) Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature* 329: 717–719.

- SORENSEN MD & PAYNE R (2001) A single ancient origin of brood parasitism in African finches: Implications for host-parasite coevolution. *Evolution* 55: 2550–2567.
- SORENSEN MD, SEFC KM & PAYNE R (2003) Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature* 424: 928–931.
- STILES G (2004) The Tumaco Seedeater (*Sporophila insulata*, Emberizidae): a species that never was? *Ornitologia Neotropical* 15: 17–30.
- STOTZ DF, FITZPATRICK JW, PARKER TA III & MOSKOVITS D (1996) Neotropical Birds. Ecology and Conservation. The University of Chicago Press, Chicago.
- SWAINSON (1827) Several new groups in Ornithology. *Zoological Journal* 3: 158–363.
- TEN CATE C & VOS DR (1999) Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: a reassessment. *Advanced Studies in Behaviour* 28: 1–31.
- TEN CATE C (2000) How learning mechanisms might affect evolutionary processes. *Trends in ecology and evolution* 15: 179–181.
- TEN CATE C (2006) Sexual signals, learning processes and evolution. *Acta Zoologica Sinica* 52: 333–336.
- THERON E, HAWKINS K, BERMINGHAM E, RICKLEFS RE & MUNDY NI (2001) The molecular basis of an avian plumage polymorphism in the wild: a melanocortin-1-receptor point mutation is perfectly associated with the melanic plumage morph of the Bananquit, *Coereba flaveola*. *Current Biology* 11: 550–557.
- THIELCKE G (1969) Geographic variation in bird vocalizations. In: Hinde RA (Ed.). *Bird Vocalizations*. Cambridge University Press, London, pp. 311–339.
- THOMAS BT (1996) Notes on the distribution, body mass, foods and vocal mimicry of the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*). *Ornitologia Neotropical* 7: 165–169.
- THORNEYCROFT HB (1975) A cytogenetic study of the White-throated Sparrow, *Zonotrichia albicollis* (Gmelin). *Evolution* 29: 611–621.
- TODD WEC (1915) Preliminary diagnoses of apparently new South American birds. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 28: 79–82.
- TORDOFF HB (1954) Relationships in the New World nine-primaried Oscines. *Auk* 71: 273–284.
- TURNER D (2005) Local underdetermination in historical science. *Philosophy of Science* 72: 209–230.
- VAZ FERREIRA & GERZENSTEIN (1961) Aves nuevas o poco conocidas de la República Oriental del Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 92: 1–73.
- VIEILLOT LJP (1817) Gros-bec. In: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliqué aux arts, à l'agriculture, à l'Économie rurale et domestique, à la Médecine, etc. Tome XIII*. Chez Deterville, Paris, pp. 517–548.
- VRBA E (1995) Species as habitat-specific complex systems. In: Lambert DM & Spencer HG (Eds.). *Speciation and the recognition concept: theory and application*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, pp. 3–44.
- WAGNER GP (2001) Characters, units and natural kinds: an introduction. In: Wagner GP (Ed.). *The character concept in evolutionary biology*, Academic Press, San Diego, pp. 1–10.
- WENZEL JW (1992) Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 361–381.
- WIED M (1830) *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. III. Band*. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar.
- WIENS JJ (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58: 193–197.
- WILLIAMS GC (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, NJ.
- WILLIS EO & ONIKI Y (1990) Levantamento preliminar das aves de inverno em dez áreas do sudoeste do Mato Grosso, Brasil. *Ararajuba* 1:19–38.
- WILLIS EO (2004) Birds of a habitat spectrum in the Itirapina savanna, São Paulo, Brazil (1982–2003). *Brazilian Journal of Biology* 64: 901–910.
- WINKER K (2000) Migration and speciation. *Nature* 404: 36.

WITTE K, HIRSCHLER U & CURIO E (2000) Sexual imprinting on a novel adornment influences mate preferences in the Javanese Mannikin *Lonchura leucogastroides*. *Ethology* 106: 349–363.

YEH PJ (2004) Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution* 58: 166–174.

ZISWILER V (1965) Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. *Journal für Ornithologie* 106: 1–48.

APÉNDICE 1. Lista de los especímenes examinados y medidos en este estudio. **AMNH** – American Museum of Natural History, New York, USA. **ANSP** – Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, USA. **CICyTTP** – Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica a la Producción, Diamante, Argentina. **BMNH** – British Museum of Natural History, Tring, UK. **CM** – Carnegie Museum, Pittsburg, Pennsylvania, USA. **COP** – Colección Ornitológica Phelps, Caracas, Venezuela. **IML** – Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. **MAS** – Museo Antonio Serrano, Paraná, Argentina. **MCN** – Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande Sul, Porto Alegre, Brasil. **MCP** – Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre, Brasil. **MCZ** – Museum of Comparative Zoology, Harvard, USA. **MH** – Museum Heineanum, Halberstadt, Alemania. **MHNCI** – Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, Brasil. **MLP** – Museo de La Plata, La Plata, Argentina. **MNHNM** – Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay. **MNHN** – Muséum Nationale d’Histoire Naturelle Zoologie, Paris, Francia. **MOBbsas** – Museo Ornitológico de Berisso, Berisso, Buenos Aires, Argentina. **MZSP** – Museu Paulista, São Paulo, Brasil. **NHNV** – Naturhistorisches Museum, Viena, Austria. **YPM** – Yale Peabody Museum, New Haven, Connecticut, USA. **ZMB** – Museum für Naturkunde Berlin (Zoologische Museum Berlin), Berlin, Alemania. Material tipo/material de referencia se indica con subrayado.

S. castaneiventris [34]. AMNH. 30680, 128122, 128862, 128863, 277317, 277318, 277319, 277320, 277321, 277323, 277324, 278274, 278275, 278827, 280134, 280136, 280957, 282792, 282793, 282794, 282796, 282797, 282798, 285281, 288135, 288137, 288138, 313306, 514617, 514655, 514656, 821646. ANSP. 10472. ZMB. 6497.

S. melanogaster [7]. AMNH. 315886, 315887, 315888, 315889, 315890. NHMV. 20311, 20312.

S. “xumanxu” [0].

S. minuta. [19]. COP. 9872, 9873, 17987, 28709, 48275, 50046, 53903, 53904, 53905, 67714, 67715, 68614, 69098, 69099, 69728, 80703, 80707, 80709, 80710.

S. hypoxantha [59]. AMNH. 127059, 128123, 149721, 149725, 149726, 149728, 320968, 514639, 514640, 514644, 514645, 514646, 514647, 514648, 514649, 514641, 514642, 514643, 748892, 748893, 798445, 798446, 798447, 798448, 798449, 798450, 798452, 798452, 798453, 798454, 798455, 798456, 798457, 798458, 798459, 798460, 798461, 798462, 798463, 798464, 798465, 803348, 811528. IML. 2130, 2132. MAS. 1992. MCN. 2708, 2709, 2710. MCP. 2063, 2559. MH. 3619. MHNCI. 5014, 5015, 5016, 5778, 5779. ZMB. 36170, 36172.

S. “uruguaya” [2]. AMNH. 798521. MHNCI. 5207.

S. hypochroma [6]. CM. 49222. AMNH. 176559, 718702, 781703, 819277. MNHNM. 6109.

S. cinnamomea [9]. AMNH. 320654, 320211, 320653. MNHNM. 6031, 6119, 6121, 6108, 6022. MOBbsas. n/n. ANSP. 10746.

S. ruficollis [71]. AMNH. 156535, 514650, 514651, 514652, 514653, 514656, 514657, 514658, 514659, 514660, 514661, 514662, 789493, 798446, 798486, 798487, 798488, 798489, 798490, 798491, 798492, 798494, 798495, 798497, 798498, 798499, 798500, 798501, 798502, 798503, 798504, 798505, 798506, 798507, 798510, 798511, 798512, 798513, 798514, 798515, 798516, 798517, 798518, 798519, 799118, 810666, 825230. AMNH (lighter throat). 798520, 798522. IML. 2123, 2141, 2176, 8798, 9603, 9770, 9793, 9794, 9795, 9801, 9802. MAS. 4749. MNHNM. 5781, 5782, 5784, 5785, 6111, 6113, 6114, 6116. ZMB. nn1, nn2.

S. “caraguata” [3]. MLP. 14044. CICyTTP. Cautivo 1, Cautivo 2.

S. palustris [12]. BMNH. nn1, nn2. MNHNM. 5892, 5894, 5895. MACN. 8961, 48513. MCZ. 31309, 31597. MZSP. 9014, 9017, 9018, 9019.

S. “zelichi” [2]. CICyTTP. Cautivo 1. MACN. 52379.

S. nigrorufa [3]. BMNH. nn. MNHN. 1996-1016, 1996-1017.

S. bouvreuil [24]. AMNH. 4601, 4602, 6769, 41274, 128868, 244823, 244824, 244825, 244827, 244829, 244830, 244855, 514664, 514665, 514666, 514668, 514669, 514670, 514671, 514672, 514673, 514674. YPM. 136269, ESS 92.

S. pileata [11]. AMNH. 199127, 230206, 244844, 315894, 320202, 320203, 320204, 320205, 320651, 822161. BMNH. 85210118.

S. “andorinha” [0].

APÉNDICE 2. Vocalizaciones analizadas en este estudio. Número entre corchetes [] indica cantidad de individuos, y número entre paréntesis () indica número de referencia en la base de datos. Todas las grabaciones fueron realizadas por Juan I. Areta, salvo las indicadas mediante: **AJ**= Alvaro Jaramillo, **BH** = Bennet Hennesey, **BO** = Brian O'Shea, **CD** = Charles Duncan, **CM** = Curtis Marantz, **DM** = Diego Monteleone, **EM** = Eugene Morton, **FJ** = Fernando Jacobs, **FS** = Fabio Silva, **HR** = Heimz Remold, **LD** = L. Davis, **MR** = Marcio Repenning, **MP** = Mark Pearman, **PAS** = Paul Schwartz, **RF** = Rosendo Fraga, **SD** = Susan Davis, **SM** = Sjoerd Maijer, **SW** = Sofia Wasylyk, **TP** = Ted Parker III y **QV** = Quillén Vidóz.

- S. castaneiventris* [2]. **BRASIL.** Bajo Río Uaipas, Amazonas [1] (CM1: MLNS-113196-113197), Careiro do Castanho, Amazonas [1] (CM2: MLNS-127641).
- S. melanogaster* [12]. **BRASIL. 2007-2009:** Pedras Brancas [1] (1), São Joaquim/Lages [1] (2), Coxilha Rica [6] (4-9), Bom Jesus [1] (3), Fazenda Socorro [1] (10). **1979-1982:** São Francisco de Paula [2] (FS11: MLNS-25401, TP12: MLNS-32160-32161).
- S. "xumanxu"* [4]. **BRASIL.** Coxilha Rica [1] (MR1), Estância do Meio [1] (MR2), Bom Jesus [1] (MR3), Rio Santana [1] (MR4).
- S. minuta* [23]. **VENEZUELA.** Caracas [19] (PAS1-19: MLNS-15470-15484, 15486-15489), Santa Elena de Guairén [1] (CD1: MLNS-110188). **GUYANA.** Rio Corantyne [1] (BO1: MLNS-134808). **MEXICO.** Chuhuites [1] (LD1: MLNS-15485). **PANAMA.** Tocumún [1] (EM1: MLNS-15490).
- S. hypoxantha* [103+]. **REGIOLECTO DE ENTRE RÍOS [14]. ARGENTINA.** Ea. La Marita [13] (1-5, 7, 32-37), Campo del Medio [1] (38). **BOLIVIA.** Trinidad (1) [63]. **REGIOLECTO DE FORMOSA [19]. ARGENTINA.** Ea. El Bagual [16] (43-58), Ea. La Marita [1] (6), Campo del Medio [2] (39, 40). **REGIOLECTO DE CORRIENTES [24]. ARGENTINA.** Cnia. Pellegrini (8, 9, 12-13, 17), Cambá Trapo [2] (10, 11), Mercedes (14-16, 28), Ea. Rincón del Socorro [14] (18-27, 29-31, 42). **REGIOLECTO DE BOLIVIA. BOLIVIA.** Trinidad [2+] (SM68-69, + varios en bandos mixtos no reproductivos). **REGIOLECTO DEL SUDESTE DE BRASIL [43]. BRASIL. 1971:** Guacho/Vacaria [3]. (PAS123-125: MLNS67596-67598). **2004-2009:** Coxilha Rica [23] (MR89-90, 93-95, 97, 99-105, 108-113, 118, 120-122), Estância do Meio (4) [MR86, 91, 96, 98], Fazenda Socorro/Rio Santana [3] (80, 82, MR88, 114), Lages [1] (MR64), Capão Alto [3] (MR85, 115-117), Capão Bonito [1], São Pedro [2] (MR84-85), Cachoeira dos Baggio [1] (107), Rio São Mateus [1] (MR119), Guacho [2] (MR87, 92), Faz Chapadão-Rio das Perdizes [1] (MR106).
- S. "uruguaya"* [2]. **REGIOLECTO DE CORRIENTES.** Ea. Rincón del Socorro [1] (2). **REGIOLECTO DEL SUDETES DE BRASIL.** Coxilha Rica [1] (MR1).
- S. hypochroma* [28]. **REGIOLECTO DE CORRIENTES [20]. ARGENTINA. 1993:** Esteros del Iberá [AJ18-19]. **2004-2008:** Colonia Pellegrini [6] (2-5, 7-8), Ea. Rincón del Socorro [7] (9-15), Campo del Medio [2] (16-17), Esteros del Iberá [2] (20-21). **BRASIL. 2004-2008.** Vila Bela da Santissima Trindade [1] (25). **REGIOLECTO DE BOLIVIA [6]. BOLIVIA.** Pampas de Viru-Viru [2] (SD22, 29), Trinidad [1] (30), Lomas de Arena [3] (QV26-28). **TIPO S. palustris [1]. ARGENTINA. 1992:** Puerto Boca [1] (MP23). **TIPO S. cinnamomea [1]. ARGENTINA. 2009:** Ea. Rincón del Socorro.
- S. cinnamomea* [24]. **ARGENTINA. 1992-1993:** Mercedes [2] (AJ21, AJ22), PN El Palmar [1] (MP23), Caza Pava-Corrientes [1] (MP24). **2003-2007:** Ea. Rincón del Socorro [9] (1-5, 7-10), Mercedes [1] (1), Cnia. Pellegrini [2] (11,12), Gualaguaychú [1] (13). **URUGUAY. 2003-2007:** Lorenzo Geyres [5] (14-18), San Javier-Rio Negro [1] (RF19), Villa Soriano-Rio Negro [1] (RF20).
- S. ruficollis* [83]. **REGIOLECTO DE ENTRE RÍOS [79]. ARGENTINA.** Arroyo Baru [8] (4-11), Larroque-Urdinarrain [11] (20-27,38-40), San Salvador [6] (12-17), Gualaguaychú [5] (33-37), Ea. La Marita [4] (1,2,18,19), Pto. Liebig & Arroyo Caraballo [1] (3), Sauce Viejo [5] (28-32), Saladillo [10] (41-50). **BOLIVIA.** Trinidad [1] (94). **BRASIL.** Vila Bela da Santissima Trindade [1] (92). **URUGUAY.** Lorenzo Geyres-Quebracho [26] (51-76), Queguayar [2] (77,78). **REGIOLECTO DE BOLIVIA [4]. BOLIVIA.** Apolo-Madidi [4] (BH88-91).
- S. "caraguata"* [3]. **ARGENTINA.** Las Piedras [1] (1), Ibicuy [1] (2), Gualaguaychú [1] (3).
- S. palustris* [34]. **ARGENTINA. 1991-1993:** Mercedes [1] (AJ30), Gualaguaychú [2] (MP32, MP34), Banco Caraballo - Entre Ríos [1] (MP33). **2003-2007:** Ea. La Marita [2] (1,2), Cnia. Pellegrini [2] (3,4), Ea. Rincón del Socorro [11] (5-14, DM31), Ea. Santa Isabel - Corrientes [1] (RF28), Bañado Santa Rosa - Corrientes [1] (RF29). **URUGUAY. 2003-2007:** Bañados de la India Muerta [6] (15-20), Cebollati [7] (21-27)
- S. zelichi* [4]. **ARGENTINA. 1992:** Gualaguaychú [1] (MP3). **2003-2007:** Gualaguaychú [1] (1), Ea. Rincón del Socorro [1] (2). **TIPO cinnamomea. 2009:** Esteros del Iberá [1] (SW4).

S. nigrorufa [9]. **BOLIVIA.** Flor d'Oro, PN Noel Kempff Mercado [2] (SM1-2). **BRASIL.** Vila Bela da Santíssima Trindade [7] [3-9].

S. bouvreuil [6]. **REGIOLECTO SÃO PAULO. BRASIL** [4]. Mogi das cruces [1] (1), Taiapuêba [3] (2-4). **REGIOLECTO BAHIA. BRASIL** [2]. Boa Nova [2] (5-6).

S. pileata [13]. **REGIOLECTO GUARANÍ** [2]. **ARGENTINA. 2005:** Campo San Juan [1] (6). **PARAGUAY. 2002:** Ea. La Yegreña (Itapúa) [1] (RF11). **REGIOLECTO DE CORRIENTES** [6]. **ARGENTINA. 1997:** Ea. San Juan Poriahú [1] (RF12). **2005-2007:** Rincón Santa María [5] (1-5). **REGIOLECTO DE SÃO PAULO. BRASIL** [5]. **1999:** Serra da Canastra [3] (CM14: MLNS-113420-113422, TP13: MLNS-39143, HR16: MLNS-114653). **2007:** Estação Ecológica Itirapina [4] (7-10).

S. "andorinha" [0].

APÉNDICE 3. Procedencia geográfica y cantidad de datos de hábitat [número de territorios] obtenidos en este estudio. Ver Figura L1 para coordenadas geográficas de cada localidad.

S. castaneiventris [0]. No estudiado.

S. melanogaster [16]. **BRASIL.** Pedras Brancas [2], São Joaquim/Lages [6], Coxilha Rica [4], Bom Jesus [3], Fazenda Socorro [1].

S. "xumanxu" [1]. **BRASIL.** Coxilha Rica [1], Estância do Meio [1], Bom Jesus [1], Rio Santana [1].

S. minuta [0]. No estudiado.

S. hypoxantha [144]. **ARGENTINA. REGIOLECTO DE ENTRE RIOS** [22]. Ea. La Marita [20], Campo del Medio [1], Arroyo Baru-San Salvador [1]. **REGIOLECTO DE FORMOSA** [25]. Ea. El Bagual [23], Campo del Medio [2]. **REGIOLECTO DE CORRIENTES** [36]. Cnia. Pellegrini [18], Ea. El Socorro [18]. **REGIOLECTO DE SE BRASIL** [61]. Faz Chapadão-Rio das Perdizes [2], Cerro negro [3], Coxilha Rica [18], Estância do Meio [4], Rio São Mateus [2], Antiga Estação Ferrea-Bom Jesus [4], Fazenda Socorro/Rio Santana [5], Arroio Pessegueiros [12] Capão Alto [3], Capão Bonito [1], São Pedro [4], Cachoeira dos Baggio [1], Guacho [2].

S. "uruguayana" [5]. **ARGENTINA. REGIOLECTO DE FORMOSA** [1]. Ea. El Bagual [1]. **REGIOLECTO DE CORRIENTES.** [2]. Ea. Rincón del Socorro [1], Mercedes/Cnia. Pellegrini [1]. **REGIOLECTO DE SE BRASIL** [1]. Antiga estação Ferrea-Bom Jesus, [1] Coxilha Rica [1].

S. hypochroma [29]. **ARGENTINA.** Cnia. Pellegrini [14], Ea. Rincón del Socorro [12], Campo del medio [3].

S. cinnamomea [34]. **ARGENTINA.** Cnia. Pellegrini [7], Ea. Rincón del Socorro [9], Mercedes [1], PN El Palmar [8], Arroyo Baru [1], Gualaguaychú [1]. **URUGUAY.** Lorenzo Geyres [7], Queguay [2].

S. ruficollis [110]. **ARGENTINA.** Cnia. Pellegrini [5], Ea. El Socorro [3], Gualaguaychú [14], Larroque-Urdinarrain [15], Arroyo Baru-San Salvador [27], Ea. La Marita [3], Saladillo [12], Sauce Viejo [4]. **URUGUAY.** Lorenzo Geyres-Quebracho [23], Queguay [4].

S. "caraguata" [14]. **ARGENTINA.** Gualaguaychú [10], Ibicuy [1], Las Piedras [1], Arroyo Ñancay [1], San Juan Poriahú [1].

S. palustris [46]. **ARGENTINA.** Cnia. Pellegrini [7], Ea. Rincón del Socorro [15], Gualaguaychú [1], Ea. La Marita [3]. **URUGUAY.** Cebollati [11], Bañados de la India Muerta [9].

S. "zelichi" [12]. **ARGENTINA.** Cambá Trapo [1], Cnia. Pellegrini [2], Ea. Rincón del Socorro [1], Gualaguaychú [7], Ibicuy [1].

S. nigrorufa [0].

S. bouvreuil [13]. **BRASIL.** Mogi das Cruzes [9], Boa Nova [4].

S. pileata [14]. **ARGENTINA.** Reserva Rincón Santa María [8], Campo San Juan [2]. **BRASIL.** Estação Ecológica Itirapina [4].

S. "andorinha" [0].

APÉNDICE 4. Citaciones completas de las descripciones originales de las formas de Capuchinos tratadas en esta tesis, [Tipo/material de referencia] y (*Nombre original*).

Sporophila castaneiventris – CABANIS J. 1848 IN SCHOMBURGK, R. 1848 [“1849”]. Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-1844. Im Auftrag Sr. Mäjestat des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. Nebst einer Fauna und Flora Guiana's nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und Andern. Mit abbildungen und einer karte von Britisch-Guiana aufgenommen von Sir Robert Schomburgk. III. Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. Nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsc, Troschel, Cabanis und Andern. Systematisch bearbeitet von Richard Schomburgk. Leipzig. [ZMB-6497] (*Sporophila castaneiventris*)

Sporophila minuta – LINNAEUS C. 1758. Systema Naturae. 10 ed. [Sin tipo] (*Loxia minuta*)

Sporophila melanogaster – PELZELN A VON. 1871 [“1870”]. Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. A. Pichler's Witwe & Sohn, Wien. [Cotipos NHMV – 20311, 20312] (*Spermophila melanogaster*)

Sporophila “xumanxu” – REPENNING ET AL. En preparación. [Figura I1, este trabajo] (*Sporophila “xumanxu”*)

Sporophila hypoxantha – CABANIS J. 1851. Museum Heineanum. Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Ober-amtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt mit kritischen Anmerkungen und Beschreibung der neuen Arten, systematisch bearbeitet. I Singvogel. [Tipo no encontrado] (*Sporophila hypoxantha*)

Sporophila “uruguayana” – ARETA JI & REPENNING M. En preparación. [MHNCI-5207] (*Sporophila “uruguayana”*)

Sporophila hypochroma – TODD WEC. 1915. Preliminary diagnoses of apparently new South American birds. Proceedings of the Biological Society of Washington 28: 79-82. [Holotipo CM – 49222] (*Sporophila hypochroma*)

Sporophila cinnamomea – LA FRESNAYE F DE. 1839. Quelques oiseaux nouveaux de la collection de M. Charles Brelay, à Bordeaux. Revue Zoologique par la Société Cuvierenne 2: 96-100. [ANSP-10746, ver Bond 1939] (*Pyrrhula cinnamomea*)

Sporophila ruficollis – CABANIS J. 1851. Museum Heineanum. Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Ober-amtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt mit kritischen Anmerkungen und Beschreibung der neuen Arten, systematisch bearbeitet. I Singvogel. [Tipo no encontrado] (*Sporophila ruficollis*)

Sporophila “caraguata” – ARETA JI, NORIEGA JI, PAGANO L & ROESLER I. En prensa. [MLP-14044] (*Sporophila “caraguata”*)

Sporophila palustris – BARROWS WB. 1883. Birds of the lower Uruguay. Bulletin of the Nuttall Ornithological Club 8: 82-94. [Co-tipos MCZ-31309, 31597] (*Spermophila palustris*)

Sporophila “zelichi” – NAROSKY S. 1977. Una nueva especie del género *Sporophila*. Hornero 11: 345-348. [Holotipo/paratipo MACN-52379] (*Sporophila zelichi*)

Sporophila nigrorufa – D'ORBIGNY A & LA FRESNAYE F DE. 1837. Synopsis avium ab Alcide d'Orbigny, in ejus per Americam meridionale itinere, collectarum et ab ipso viatore necnon A de Lafresnaye in ordine redactarum. Magasin de Zoologie 7, Cl. 2: 1-88. [Co-tipos MNHN-1996-1016, 1996-1017] (*Pyrrhula nigro-rufa*)

Sporophila bouvreuil – MÜLLER PLS. 1776. Natursystems. Supplements und Register-Ban über alle sechs Theile oder Classen des Thierreichs. Mit einer ausführlichen Ertlärung ausgefertigt. Gabriel Nicolaus Kalpe, Nürnberg. [Planche Enluminée 204 de Daubenton] (*Loxia bouvreuil*)

Sporophila pileata – SCLATER PL. 1864. Descriptions of seven new species of birds discovered by the late Dr. John Natterer in Brazil. Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London Part 3 (154?): 605-611. [Holotipo BMNH-85210118] (*Spermophila pileata*)

Sporophila “andorinha” – Este trabajo. [Figura I1, este trabajo] (*Sporophila “andorinha”*)