

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN *CRANIOLEUCA PYRRHOPHIA* Y EL LÍMITE CON *CRANIOLEUCA OBSOLETA* (FURNARIIDAE)

Santiago Claramunt

Laboratorio de Evolución y Sistemática, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay.

Museo Nacional de Historia Natural, CC 399, 11000 Montevideo, Uruguay.

E.mail: sant@internet.com.uy

Abstract. – Geographic variation in *Cranioleuca pyrrhophia* and the limit with *C. obsoleta* (Furnariidae). – *Cranioleuca pyrrhophia* and *C. obsoleta* have long been considered two independent species, but the discovery of phenotypically intermediate individuals in the contact zone between them has raised doubts about their status. In this work, the systematic identity of eastern populations of *C. pyrrhophia* is reviewed to clarify the identity of populations hybridizing with *C. obsoleta* and the extent of the hybridization. Eight independent plumage characters and six morphometric variables were analyzed. Six plumage characters suggest the phenotypic intermediacy of Uruguayan and Argentine mesopotamian specimens. Also, high levels of variation and character combinations suggest hybridization. Nevertheless, *C. obsoleta* shows very little evidence of introgression and there is a definite step in the plumage variation between the two species. Uruguayan and mesopotamian specimens are not intermediates morphometrically and possess an exclusive plumage character, not present in the supposed parental forms. A possible explanation implies the existence of an unrecognized lineage in Uruguay, intermediate in plumage appearance, which hybridizes extensively with *C. pyrrhophia* and, to a lesser extent, with *C. obsoleta*. However, the pattern is complex and can not be fully resolved with the present evidence. It is recommended that *C. pyrrhophia* and *C. obsoleta* be maintained as two species, otherwise a nonhistorical group may result. The alleged conspecificity because of the supposed lack of isolating mechanisms is inconclusive.

Resumen. – *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta* siempre se consideraron dos especies independientes hasta que comenzaron a encontrarse ejemplares de características intermedias en la zona de contacto en Rio Grande do Sul. En este trabajo se revisa la identidad de las poblaciones orientales de *C. pyrrhophia* para establecer cuál es la entidad que estaría hibridizando con *C. obsoleta* y cuál es la magnitud de esta hibridación. Se identificaron 8 caracteres independientes en el diseño y el color del plumaje y se analizaron 6 variables morfométricas. Seis caracteres del plumaje sugieren una condición intermedia de los ejemplares de Uruguay y la mesopotamia argentina. La gran variación y combinación de caracteres también sugiere hibridación. Sin embargo, *C. obsoleta* presenta pocos signos de hibridación y existe una discontinuidad entre ambas especies. Además, los ejemplares de Uruguay y la mesopotamia no son intermedios morfométricamente y presentan un carácter exclusivo del plumaje, no presente en las supuestas formas progenitoras. Una explicación alternativa implica la existencia de un linaje diferenciado en Uruguay, de aspecto intermedio, que estaría hibridizando ampliamente con *C. pyrrhophia* y en forma más limitada con *C. obsoleta*. Sin embargo, el patrón es complejo y no puede resolverse completamente con la evidencia presentada hasta el momento. Por último, se recomienda seguir tratando a *C. pyrrhophia* y a *C. obsoleta* como especies diferentes, dado que los argumentos acerca de la falta de aislamiento reproductivo no son conclusivos y unirlos resultaría en una agrupación parafilética. *Aceptado el 11 de Enero de 2002.*

Key words: *Cranioleuca pyrrhophia*, *Cranioleuca obsoleta*, systematics, geographic variation, hybridation, species limits, Furnariidae.

INTRODUCCIÓN

El género *Cranioleuca* ha sido propuesto como un ejemplo de diversificación rápida en la región Neotropical (García-Moreno *et al.* 1999). Las especies que lo componen muestran muy poca divergencia genética y una marcada uniformidad morfológica y vocal que contrasta con la rica diversidad del plumaje, basada en la combinación de relativamente pocos caracteres (Maijer & Fjeldsá 1997, García-Moreno *et al.* 1999). La evolución del plumaje parece haber sido rápida y con altos niveles de homoplasia, dando la oportunidad a la formación de patrones geográficos alternados (“leapfrog pattern”, ver Remsen 1984a, Remsen 1984b, Maijer & Fjeldsá 1997). La aplicación del rango de especie a muchas de estas formas es a veces controvertida (e.g., Remsen 1984a), siendo la principal evidencia la aparente ausencia de intergradación y la sustitución en nítidos límites parapátricos (Maijer & Fjeldsá 1997, García-Moreno *et al.* 1999). Sin embargo, el límite entre *C. pyrrhophia* (Vieillot 1818) y *C. obsoleta* Reichenbach 1853 parece ser una excepción.

Belton (1984a, 1984b) es el primero en mencionar señales de intergradación entre estas dos especies en la zona de contacto en Rio Grande do Sul (Brasil), principalmente en ejemplares de *C. pyrrhophia* tendiendo a la coloración de *C. obsoleta*. Además, los cantos parecen indistinguibles y, en experimentos de playback, cada una respondió fuertemente al canto de la otra especie (Belton 1984a, 1984b). Belton (1984a, 1984b) considera que ambas evidencias sugieren que estas formas pueden constituir una única especie. Ridgely & Tudor (1994) mencionan más ejemplares intermedios de Rio Grande do Sul y, por último, García-Moreno *et al.* (1999) encuentran que los haplotipos mitocondriales de *C. pyrrhophia* son parafiléticos respecto a los de *C. obsoleta* y *C. henricae* Maijer & Fjeldsá 1997. Sin embargo no apelan a la hibridación para

explicar esto sino a un fenómeno de sorteo de linajes (*lineage sorting*) incompleto debido a un corto tiempo de divergencia.

No obstante, las poblaciones orientales de *C. pyrrhophia* nunca fueron objeto de una revisión sistemática detallada y, por lo tanto, no se sabe exactamente cuál es la entidad que estaría hibridizando con *C. obsoleta*, ni cual es la extensión geográfica de estas formas intermedias. El objetivo de este trabajo es revisar la identidad de esas poblaciones y evaluar la posible influencia de la hibridación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se examinaron 97 ejemplares de *C. pyrrhophia* y 27 ejemplares de *C. obsoleta* depositados en las colecciones ornitológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, la Facultad de Ciencias (Universidad de la República, Uruguay) y el Museo Argentino de Ciencias Naturales. Las localidades del material estudiado se muestran en la Figura 1 y se listan en el Apéndice 1. En la misma figura se definen tres regiones geográfica dentro de Uruguay que se mencionan en algunos análisis.

Para el estudio del plumaje se buscaron caracteres del diseño y el color que variarían entre los ejemplares estudiados y se dividió la variación en estados discretos. Los juveniles fueron identificados y estudiados por separado. Se investigó la independencia entre los caracteres en los ejemplares de Uruguay, utilizando tablas de contingencia con el estadístico *G* de razón de verosimilitudes aproximado a la distribución chi-cuadrado (Sokal & Rohlf 1969). Con el mismo estadístico se puso a prueba la existencia de dicromatismo sexual, evaluando la independencia de cada carácter con el sexo.

Para buscar patrones geográficos, se confeccionaron mapas con la distribución de cada estado y para ver el patrón multivariado se realizó un análisis de escalamiento multidimensional.

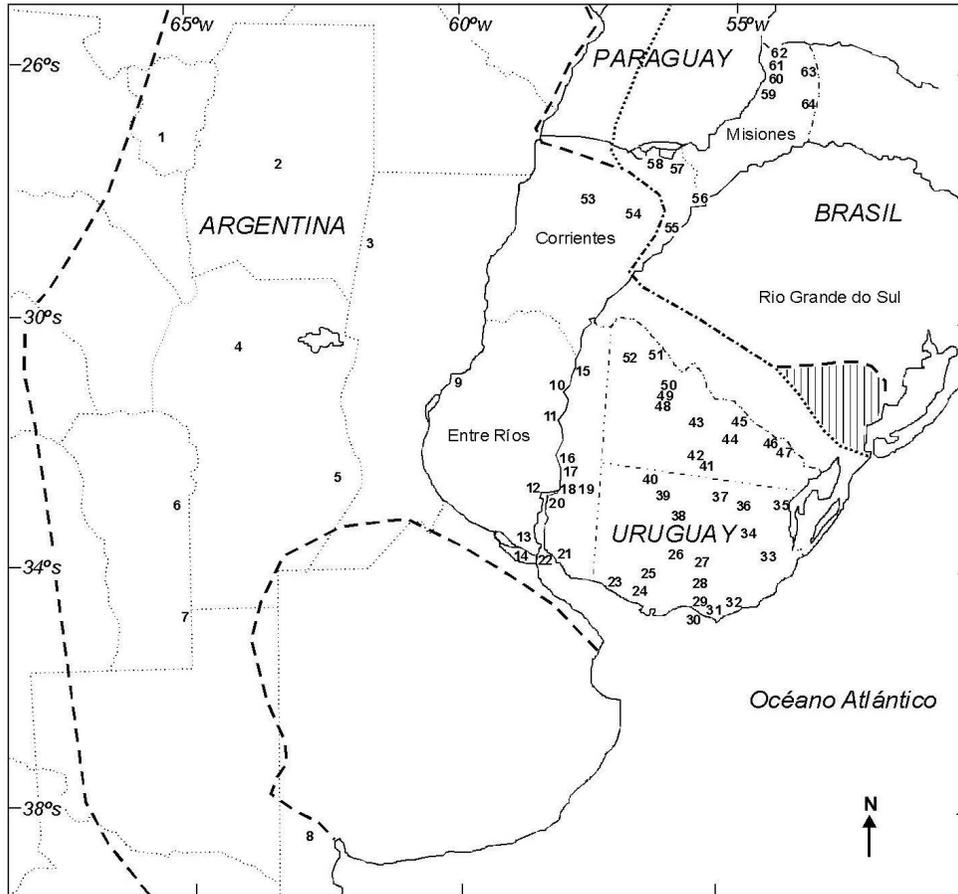


FIG. 1. Mapa mostrando las localidades del material estudiado de *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta*. Se señala el límite aproximado de la distribución de *C. pyrrhophia* (línea discontinua) y de *C. obsoleta* (línea punteada), indicándose además la línea de contacto (líneas y puntos) y la zona de simpatria en Rio Grande do Sul (área rayada). En Uruguay se distinguen tres regiones: oeste, sur y nordeste.

mensional (AEM, James & McCulloch 1990) utilizando la distancia de Manhattan (Crisci & López Armengol 1983). El análisis fue realizado en el programa NTSYS – PC Versión 1.50 (Applied Biostatistics Inc. 1989). Se eligió un ajuste monótonico y en dos dimensiones ya que produjo la mayor caída en los valores de tensión.

Para el estudio morfométrico, se tomaron las siguientes medidas: “ala”, cuerda del ala, desde la parte anterior de la articulación car-

pal hasta el extremo de la primaria más larga, con el ala cerrada y sin aplanar su curvatura; “primaria 10”, desde la parte anterior de la articulación carpal, hasta la punta de la primaria número 10, sin aplanar la curvatura del ala; “cola”, longitud de la cola, desde la base de las dos rectrices centrales hasta el extremo de la más larga; “rectriz 6”, desde la base de las dos rectrices centrales hasta la punta de la rectriz número 6; “culmen”, largo del culmen, desde el punto donde las plumas fronta-

TABLA 1. Caracteres del plumaje variables entre los ejemplares estudiados de *Cranioleuca pyrrhobia* y *C. obsoleta* de Argentina y Uruguay. Entre paréntesis, se indica el color con que se representa cada estado en la Figura 2.

Caracteres	Descripción
Estriado de la corona	Porción de la corona que presenta estrías oscuras. Típicamente, la estría es una mancha elíptica que se extiende a lo largo del centro de una pluma pero en la frente y en los lados la mancha puede estar en uno de los lados y puede bifurcarse. Estados: toda la corona estriada (blanco); estriado en la mitad anterior de la corona (gris); estriado restringido a la frente (negro).
Color del estriado	Color de la fracción clara del estriado de la corona. En general corresponde a los bordes laterales de cada pluma. Estados: ocráceo (blanco); canela (gris); rufo (negro).
Tamaño de la ceja	Tamaño de la ceja clara, especialmente su extensión en largo y ancho por detrás del ojo. Estados: ceja larga y ensanchada por detrás del ojo (blanco); intermedio (gris); ceja pequeña (negro).
Color del dorso	Color del centro de la espalda. Estados: marrón claro (blanco); marrón con muy poco oliváceo (gris); marrón oliváceo (negro).
Color del pecho	Color del centro del pecho: blanco (blanco); blancuzco, oscurecido por un tinte grisáceo, ocráceo o amarillento (gris); ocre (negro).
Cobertoras	Extensión del color rufo en las cobertoras secundarias mayores del ala. Estados: todas rufas (blanco); algunas plumas proximales pardas (gris); color rufo restringido a las plumas distales (negro).
Alula	Color de la pluma mayor del álula. Estados: toda la pluma parda (blanco); fino borde rufo en el vexilo externo (gris); ancha franja rufa en el vexilo externo (negro).
Rectrices centrales	Color de las dos rectrices centrales. Estados: toda la pluma rufa (blanco); mancha o borde pardo en el vexilo interno (gris claro); vexilo interno pardo y vexilo externo rufo (gris medio); rufo restringido al borde del vexilo externo (gris oscuro); toda la pluma parda (negro).

les dejan de cubrir al culmen hasta la punta del pico; "tarso", longitud del tarsometatarso, desde la parte posterior de la juntura del tarsometatarso con el tibiotarso, hasta la última escama tarsal sin dividir sobre la articulación con los dedos delanteros. Se evaluó el grado de correlación entre las seis medidas en los ejemplares uruguayos. También se puso a prueba la existencia de dimorfismo sexual,

utilizando un análisis multivariado de varianza (MANOVA, Sokal & Rohlf 1969).

Para buscar patrones multivariados, se realizó un análisis de componentes principales (Pla 1986, James & McCulloch 1990) utilizando sólo a aquellos ejemplares que tuvieran todas las variables medidas, reduciéndose a 101 el número analizado. Este análisis se realizó con el programa ORDEN 2.0 (E.

Ezcurra, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México), utilizando la matriz de correlación para eliminar el efecto de los distintos tamaños de los caracteres (Pla 1986).

La mayoría de las pruebas estadísticas fueron realizadas en STATISTICA for Windows (Statsoft 1994). El nivel de significación considerado fue 0,05. En los casos en que se realizaron múltiples pruebas simultáneas se corrigió este valor a $0,05/N$, siendo N el número de pruebas simultáneas.

RESULTADOS

Plumaje. Se identificaron 8 caracteres del diseño y color del plumaje que varían entre los ejemplares estudiados (Tabla 1). No se pudo rechazar la hipótesis nula de que los caracteres varían en forma independiente (P^3 0,070, $n = 54$, 28 pruebas, $\alpha = 0,0018$) ni de su independencia con el sexo (P^3 0,139, $n = 40$, 8 pruebas, $\alpha = 0,0063$).

La Figura 2 muestra la distribución de estados para cada carácter. Para seis caracteres (estriado de la corona, tamaño de la ceja, dorso, pecho, cobertoras y ábula), los ejemplares de *C. pyrrhophia* al oeste del Río Paraná y los de *C. obsoleta* representan los estados extremos y son muy uniformes. En cambio, los ejemplares de Uruguay y la mesopotamia presentan condiciones intermedias, tanto por presentar estados intermedios como combinaciones de estados extremos. Sin embargo, en el color del estriado (Fig. 2b) son los ejemplares de Uruguay los que presentan uno de los estados extremos, aunque siguen mostrando una gran variación.

Se identificaron 6 ejemplares juveniles procedentes de Uruguay. Todos tienen los lados del cuello con un leve moteado que pasa a un escamado muy tenue en la región pectoral (plumas con el borde distal oscuro), el estriado de la corona restringido a la frente y la ceja poco desarrollada. En otros caracte-

res, se asemejan a los adultos de Uruguay.

En la Figura 3 está representada la configuración final del análisis de escalamiento multidimensional. Los ejemplares de *C. pyrrhophia* del oeste y los de *C. obsoleta* representan los extremos. Los ejemplares del nordeste de Uruguay se ubican en una posición netamente intermedia y equidistante de los extremos, mientras que los ejemplares del sur se desvían claramente de ese eje. Los ejemplares de Entre Ríos y los uruguayos del oeste llenan el espacio entre los demás ejemplares uruguayos y los del oeste del río Paraná, sugiriendo una variación continua y clinal.

Los ejemplares de *C. pyrrhophia* de Corrientes se ubican en posiciones muy divergentes. Los dos ejemplares de la Estancia Rincón de Luna (loc. 53) son los que se encuentran más cerca de *C. obsoleta*, mientras que los ejemplares de la Estancia El Socorro (loc. 54) se ubican entre los ejemplares uruguayos. Los ejemplares de *C. obsoleta* de Corrientes se proyectan un poco hacia la posición de *C. pyrrhophia*. Sin embargo existe una discontinuidad entre los dos grupos de puntos.

Morfometría. Todas las variables morfométricas estuvieron significativamente correlacionadas con al menos otra de las variables (Tabla 2). Esto significa que cada variable por separado no puede tomarse como evidencia independiente de un patrón. Por esta razón sólo se presentan los resultados multivariados.

Si bien los promedios de los machos fueron ligeramente mayores que los de las hembras para todas las variables, la diferencia no es estadísticamente significativa ($t = 0,629$, $P = 0,0730$). En adelante, ambos sexos se tratan en junto, incluyéndose además a los ejemplares indeterminados.

El componente principal 1 explica el 76,0% de la variación y presenta una alta correlación positiva con todas las variables

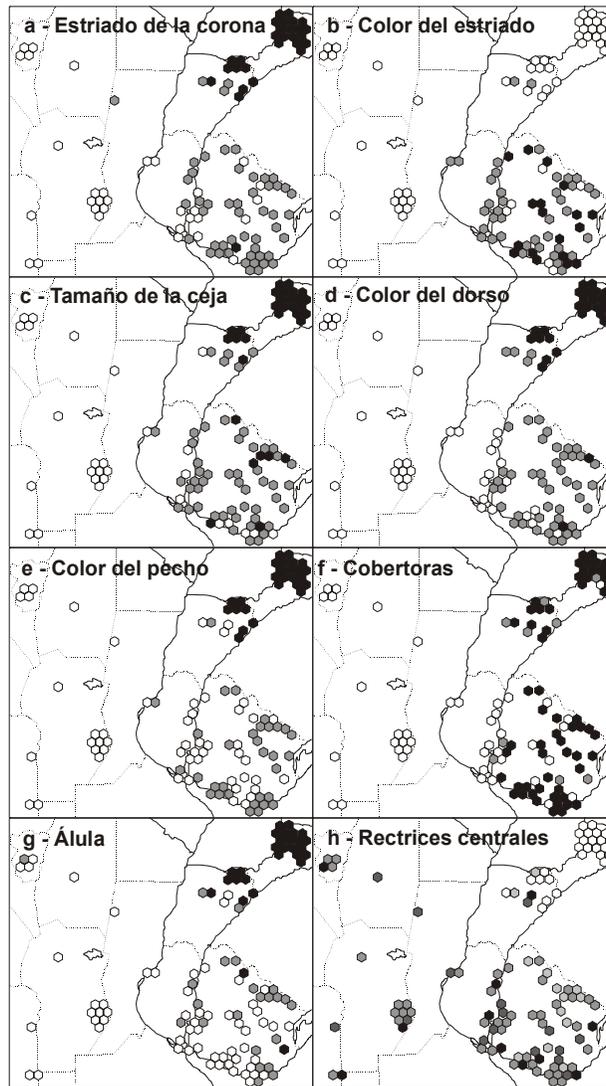


FIG. 2. Mapas con la distribución de los distintos estados del plumaje. Cada hexágono representa un individuo. El color blanco, negro y los tonos de grises representan los distintos estados explicados en la Tabla 1.

(Tabla 3), por lo que podría ser interpretado como un indicador de longitud de extremidades. El segundo componente explica el 9,6% de la variación y se correlaciona positivamente con la cola y el tarso y negativamente con cuerda 10 y culmen. Los componentes

siguientes explican el 5,6%, 4,4% y 3,5% y no son considerados.

El CP 1 separa claramente a *C. obsoleta*, de extremidades más cortas, de *C. pyrrhophia*, de extremidades más largas (Fig. 4). Dentro de *C. pyrrhophia*, los ejemplares uruguayos son los

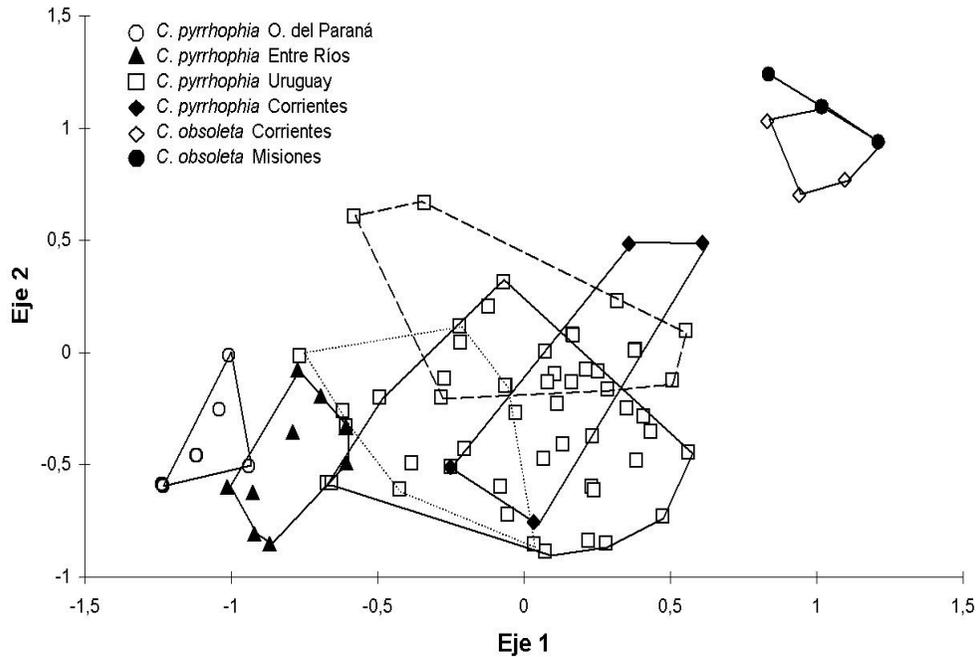


FIG. 3. Configuración final del análisis de escalamiento multidimensional no métrico de 117 ejemplares de *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta* utilizando la distancia de Manhattan para 8 caracteres del plumaje (tensión final = 0,1896). Dentro de los ejemplares de Uruguay, se distinguen los ejemplares del litoral del Río Uruguay (línea punteada), los ejemplares del sur (línea continua) y los ejemplares de nordeste (línea discontinua) (ver Fig. 1).

TABLA 2. Correlaciones entre las seis variables morfométricas para los ejemplares de *Cranioleuca pyrrhophia* de Uruguay. El número de ejemplares varió entre 45 y 52 debido a que algunos ejemplares no tenían datos para todas las variables. Con un asterisco se señalan los valores significativos a $P = 0,003$.

	Ala	Primaria 10	Cola	Rectriz 6	Culmen
Primaria 10	0,811*				
Cola	0,622*	0,474*			
Rectriz 6	0,539*	0,406	0,438		
Culmen	0,585*	0,533*	0,170	0,183	
Tarso	0,434	0,442	0,299	0,501*	0,332

que alcanzan los valores más altos del CP 1. El CP 2 hace una discriminación dentro de *C. pyrrhophia*, con las poblaciones uruguayas en un extremo de la variación y las poblaciones al oeste del río Paraná en otro. Los ejemplares uruguayos tienen colas y tarsos proporcional-

mente más largos y cuerda 10 y culmen proporcionalmente más cortos que los ejemplares argentinos. Hay cierto grado de superposición, pero se debe a la posición de sólo dos ejemplares uruguayos. Los ejemplares de Entre Ríos del litoral del Río Uruguay

TABLA 3. Correlaciones entre las variables originales y los componentes principales (CP) extraídos de un análisis de componentes principales de la matriz de correlación de las medidas de 101 ejemplares de *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta*.

Variable	CP 1	CP 2
Ala	0.943	-0.089
Primaria 10	0.910	-0.293
Cola	0.838	0.385
Rectriz 6	0.886	0.007
Culmen	0.842	-0.386
Tarso	0.804	0.431
Valor propio	4,56	0,58
Valor propio %	76,0	9,6

se ubican entre los ejemplares uruguayos. Los ejemplares de *C. pyrrhophia* de Corrientes tienen tamaños intermedios entre *C. pyrrhophia* y *C. obsoleta*, y se superponen con los ejemplares de *C. obsoleta* de la misma Provincia, que también tienden a una posición intermedia. Los cinco juveniles de Uruguay analizados se ubi-

caron dentro del espacio morfométrico de las poblaciones uruguayas.

DISCUSIÓN

Identidad de las poblaciones de Uruguay. Por los resultados del plumaje, el aspecto intermedio encontrado por Belton (1984a, 1984b) para ejemplares de *C. pyrrhophia* de Rio Grande do Sul parece extenderse a todos los ejemplares de Uruguay, Corrientes y Entre Ríos. Estas poblaciones parecen formar parte de una gran zona de intergradación, donde los ejemplares se van haciendo gradualmente más parecidos a *C. obsoleta* a medida que se acercan a la zona de contacto. De los ocho caracteres estudiados, seis sugieren una condición intermedia entre *C. obsoleta* y *C. pyrrhophia*, y forman amplias clinas, más o menos coincidentes. La gran variación y combinación de caracteres también sugiere la ocurrencia de hibridación. Sin embargo, el patrón no parece el de una zona de hibridación simple entre *C. obsoleta* y *C. pyrrhophia*.

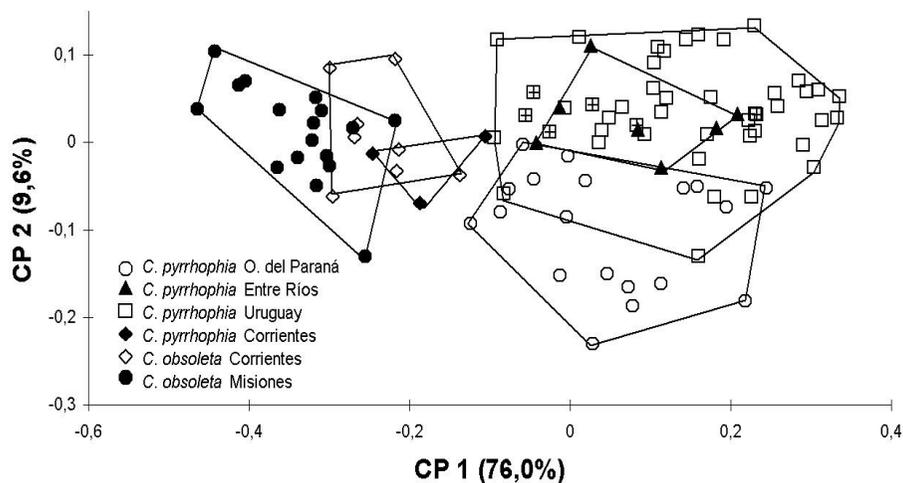


FIG. 4. Posición de 101 ejemplares de *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta* en el espacio definido por los dos primeros componentes de un análisis de componente principales de la matriz de correlaciones de ocho variables morfométricas. Los ejemplares juveniles de Uruguay se marcan con una cruz.

En primer lugar, parece haber una gran asimetría en la introgresión de caracteres. Si bien *C. obsoleta* presenta señales de hibridación sus efectos parecen muy limitados en comparación con lo que ocurre en *C. pyrrhobia*. Estos efectos sólo se notan en algunos ejemplares de Corrientes, que presentan condiciones intermedias del plumaje y la morfometría, pero ninguno lo manifiesta en más de dos caracteres a la vez (Fig. 2). Como consecuencia, la suave gradación observada en *C. pyrrhobia* se ve interrumpida por un escalón, un salto en la variación, coincidente con la zona de contacto entre ambas especies.

En segundo lugar, los ejemplares de Uruguay y la mesopotamia no son uniformemente intermedios entre *C. pyrrhobia* y *C. obsoleta*. Poseen un estado distintivo – el tinte canela a rufo en el estriado de la corona – mientras las supuestas formas progenitoras son idénticas en éste carácter. Morfométricamente, los ejemplares uruguayos tampoco se comportan como híbridos sino como una tercera población diferenciada.

Una explicación alternativa es que efectivamente la hibridación con *C. obsoleta* sea muy limitada y la variación en Uruguay represente la existencia de una población diferenciada de *Cranioleuca*, no reconocida hasta el momento. La intergradación de caracteres estaría reflejando principalmente una amplia zona de hibridación entre el linaje uruguayo y el del centro argentino, ubicada en torno al Río Uruguay.

En este escenario, el aspecto intermedio de los ejemplares uruguayos respecto a *C. obsoleta* puede tener otra explicación. *C. pyrrhobia* tiene el plumaje excepcionalmente claro en comparación con otros miembros del género *Cranioleuca*. Esto podría estar relacionado a habitar los ambientes secos del chaco occidental y el espinal (Maijer & Fjeldså 1997), obediendo la ley de variación geográfica de Gloger (Zink & Remsen 1986). La apariencia más oscura y olivácea de los ejem-

plares de Uruguay puede deberse al mantenimiento de un plumaje más “normal” para el género, relacionado a la ocupación de ambientes más húmedos. En un contexto filogenético, las poblaciones uruguayas presentarían estados ancestrales respecto a los estados derivados de la forma chaqueña. El resultado es que, en la comparación del plumaje, el de los ejemplares uruguayos parece intermedio, no sólo respecto al de *C. obsoleta* sino respecto al de muchas otras especies del género.

Es evidente la necesidad de más estudios antes de llegar a una conclusión. Es posible mejorar el análisis del plumaje. En varios caracteres, incluido el color del estriado, la variación parece ser gradual y la utilización de variables discretas pudo haber afectado un poco la visualización del patrón. La base genética de los caracteres debería ser estudiada. Por último, sería muy informativo utilizar caracteres moloeculares. En el estudio de García-Moreno *et al.* (1999) los dos ejemplares uruguayos examinados mostraron el mismo haplotipo que ejemplares de Bolivia, sugiriendo falta de estructura geográfica. Sin embargo ambos ejemplares provienen del litoral del Río Uruguay y, por lo tanto, es esperable una gran influencia de las poblaciones chaqueñas. Es necesario examinar más ejemplares y más marcadores.

Límite específico entre las dos especies. El tipo de patrón encontrado garantiza dificultades en cualquier decisión taxonómica y la vuelve muy sensible al concepto de especie adoptado. A pesar de algunos intentos recientes de poner fin a la discusión (e.g. Jhonson *et al.* 1999) el debate sobre el concepto de especie sigue en plena vigencia y los avances teóricos son lentos pero continuos (Zink & McKittrick 1995, Avise & Wollenberg 1997, Crowe 1999, Cracraft 2000, Wheeler & Meier 2000). Asimismo se pueden hacer algunas consideraciones.

La sugerencia de Belton (1984a, 1984b) de que *C. pyrrhobia* y *C. obsoleta* pueden constituir una sola especie parece enmarcarse en el paradigma del concepto biológico de especie (Mayr 1963). Sus principales evidencias son el resultado positivo de experimentos de playback y la hibridación en simpatria que sugieren la falta de mecanismos de aislamiento reproductivo. Los resultados del presente estudio pueden ser consistentes con esto último ya que se encontraron evidencias de hibridación introgresiva. El hecho de que la hibridación no haya borrado el límite entre ambas especies puede deberse tanto a la presencia de algún mecanismo de aislamiento reproductivo como simplemente a una corta historia de hibridación, siendo muy difícil distinguir ambos procesos (Endler 1977, Barton & Hewitt 1989).

Sin embargo, el uso de la capacidad de cruzamiento como criterio en la delimitación de especies está siendo fuertemente cuestionado debido a las dificultades en su aplicación y a que no necesariamente es congruente con los patrones históricos de diversificación (Cracraft 1983, 1989; McKittrick & Zink 1988, Zink & McKittrick 1995). En el presente caso, si uniéramos ambas entidades en una misma especie estaríamos creando un taxón parafilético, ya que, según la información filogenética existente (García-Moreno *et al.* 1999), es *C. henricae* y no *C. pyrrhobia* la verdadera especie hermana de *C. obsoleta*. Hechas estas consideraciones, parece más satisfactorio seguir tratando a *C. pyrrhobia* y *C. obsoleta* como especies distintas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue desarrollado principalmente durante una pasantía en el Laboratorio de Evolución y Sistemática de la Facultad de Ciencias (Universidad de la República) como requerimiento para mi graduación, por lo que agradezco en primer lugar a Enrique P. Lessa

por su fructífera orientación y por ofrecer un excelente ambiente de trabajo. A Jorge Navas, Giovana Crispo y Pablo Tubaro por su permiso y ayuda en la consulta de los ejemplares del Museo Argentino de Ciencias Naturales. A Leo Joseph, Juan Cuello, Ana Luz Porzecansky, Juan Mazar Barnett y Jon Fjeldså por la enriquecedora discusión sobre distintos aspectos del problema y la lectura crítica del manuscrito.

REFERENCIAS

- Avise, J. C., & K. Wollenberg. 1999. Phylogenetics and the origin of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7748–7755.
- Barton, N. H., & G. M. Hewitt. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341: 497–503.
- Belton, W. 1984a. Taxonomy of certain species of birds from Rio Grande do Sul, Brazil. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.* 17: 183–188.
- Belton, W. 1984b. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Rheiidae through Furnariidae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 178: 369–636.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp. 159–187 *in* Johnston, R. F. (ed.). *Current ornithology*. Volume 1. Plenum Press, New York.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. Pp. 28–59 *in* Otte, D., & J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland.
- Cracraft, J. 2000. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. Pp. 3–14 *in* Wheeler, Q. D., & R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, New York, New York.
- Crisci, J. V., & M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Serie Biología, Monografía no. 26, Washington, D. C.
- Crowe, T. M. 1999. Species as multifaceted entities. Pp. 1490–1495 *in* Adams, N. J., & R. H. Slotow

- (eds.). Proc. 22 Int. Ornithol Congr., Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Endler, J. A. 1977. Geographic variation, speciation and clines. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Fjeldsã, J., & N. Krabbe. 1990. Birds of the high Andes. Apollo Books, Svendborg & Copenhagen Zoological Museum, Copenhagen.
- García-Moreno, J., P. Arctander, & J. Fjeldsã. 1999. A case of rapid diversification in the Neotropics: phylogenetic relationships among *Cranioleuca* spinetails (Aves, Furnariidae). Mol. Phylogenet. Evol. 12: 273–281.
- James, F. C., & C. E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? Ann. Rev. Ecol. Syst. 21: 129–166.
- Johnson, N. K., J. V. Remsen Jr., & C. Cicero. 1999. Resolution of the debate over species concepts in ornithology: a new comprehensive biologic species concept. Pp. 1470–1482 in Adams, N. J., & R. H. Slotow (eds.) Proc. 22 Int. Ornithol Congr., Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Maijer, S., & J. Fjeldsã. 1997. Description of a new *Cranioleuca* spinetail from Bolivia and a “leapfrog pattern” of geographic variation in the genus. Ibis 139: 606–616.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- McKittrick, M., & R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. Condor 90: 1–14.
- Pla, L. E. 1986. Análisis multivariado: el método de componentes principales. Secretaría de la Organización de los Estados Americanos, Programa de desarrollo Científico y Tecnológico, Serie de Matemática, monografía n 27, Washington, D. C.
- Remsen, J. V., Jr. 1984a. High incidence of leapfrog pattern of geographic variation in andean birds: implications for the speciation process. Science 224: 171–173.
- Remsen, J. V., Jr. 1984b. Geographic variation, zoogeography, and possible rapid evolution in some *Cranioleuca* spinetails (Furnariidae) of the Andes. Wilson Bull. 96: 515–523.
- Ridgely, R. S., & G. Tudor. 1994. The birds of South America. Volume 2. The Suboscines Passerines. Univ. of Texas Press, Austin, Texas.
- Sokal, R. R., & F. J. Rohlf. 1969. Biometry. 1st ed. W. H. Freeman, San Francisco, California.
- Vaurie, C. 1980. Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 166: 1–357.
- Wheeler, Q. D., & R. Meier. 2000. Species concepts and phylogenetic theory: a debate. Columbia University Press, New York, New York.
- Zar, J. 1975. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zink, R. M., & M. C. McKittrick. 1995. The debate over species concepts and its implications for ornithology. Auk 112: 701–719.
- Zink, R. M., & J. V. Remsen, Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. Pp. 1–69 in Johnston, R. F. (ed.). Current ornithology, Volume 4. Plenum Press, New York, New York.

APENDICE 1. Localidades y ejemplares examinados de *Cranioleuca pyrrhophia* y *C. obsoleta* (m = macho, h = hembra, j = juvenil, ? = sexo no determinado).

Cranioleuca pyrrhophia. ARGENTINA: 1) Concepción 27°20'S 65°35'W, Tucumán, 4m; 2) Suncho Corral 27°56'S 63°27'W, Santiago del Estero, 1m; 3) Tostado 29°14'S 61°46'W, Santa Fe, 1h; 4) Capilla del Monte 30°51'S 64°31'W, Córdoba, 1h; 5) Leones 32°39'S 62°18'W, Córdoba, 3m, 5h, 3?; 6) El Morro 33°13'S 65°29'W, San Luis, 1m; 7) Estación Nueva Galia 35°7'S 65°13'W, San Luis, 1m, 1h; 8) Laguna Chacico 38°38'S 63°06'W, Buenos Aires, 1m; 9) Pueblo Brugo 31°23'S 60°06'W, Entre Ríos, 2?; 10) Salto Grande 31°13'S 57°57'W, Entre Ríos, 1m; 11) El Palmar 31°49'S 58°15'W, Entre Ríos, 2m; 12) Gualaguaychú 33°01'S 58°31'W, Entre Ríos, 1h, 1?; 13) Paranacito 33°41'S 59°01'W, Entre Ríos, 1h; 14) Delta del Paraná 34°01'S 58°18'W, Entre Ríos, 1?; 53) Estancia Rincón de Luna, 28°28'S 58°14'W, Corrientes, 1m, 1h; 54) Estancia El Socorro 28°39'S 57°25'W, Corrientes, 1m, 1h. URUGUAY: 15) Espinillar 30°56'S 57°52'W, Salto, 1h; 16) Arroyo Negro 32°33'S 57°59'W, Río Negro/Paysandú, 1?, 1j; 17) San Javier 32°38'S 58°07'W,

Río Negro, 1?; 18) Nuevo Berlín 32°57'S 58°01'W, Río Negro, 2?; 19) El Abrojal 32°59'S 57°49'W, Río Negro, 1m, 1?; 20) Fray Bento, Bopicuá y Balneario Las Cañas 33°07'S 58°09'W, Río Negro, 2m, 1h; 21) Arroyo Limetas, Martín Chico, 34°11'S 58°01'W, Colonia, 1?; 22) Isla Juncal 33°58'S 58°02'W, 1m; 23) Arazatí 34°34'S 57°00'W, San José, 1m, 1h, 2?; 24) Isla del Francés y tramo bajo del Río Santa Lucía 34°37'S 56°03'W, Canelones, 1m, 1h; 25) Paso Pache, Río Santa Lucía 34°22'S 56°16'W, Florida, 1m, 1h; 26) Arroyo Milán 33°57'S 55°32'W, Florida, 1?; 27) Cerro Arequita 34°17'S 55°16'W, Lavalleja, 1?; 28) Abra de Zabaleta 34°23'S 55°02'W, Lavalleja, 1m, 1j; 29) Sierra de las Ánimas 34°04'S 55°19'W, Maldonado, 2m, 3h; 30) Balneario Solís 34°47'S 55°22'W, Maldonado, 1h; 31) Laguna del Sauce 34°49'S 55°07'W Maldonado, 1m, 1h; 32) Laguna Garzón 34°44'S 54°34'W, Rocha, 1h; 33) Arroyo Sauce del Peñón 33°05'S 53°52'W, Rocha, 1h; 34) Paso Averías, Río Cebollatí 33°04'S 54°20'W, Treinta y Tres, 1?; 35) La Charqueada 33°01'S 53°05'W, Treinta y Tres, 1m; 36) Río Olimar 33°17'S 54°15'W, Treinta y Tres, 1h; 37) Arroyo Avestruz 33°01'S 54°04'W, Treinta y Tres, 1h; 38) Arroyo Mansavillagra 33°25'S 55°52'W, Florida, 1?; 39) Estancia San José, Paraje Sarandí de los Perros 33°01'S 56°04'W, Durazno, 1h; 40) Isla Cerro Cardozo, Río Negro 32°43'S 56°21'W, Tacuarembó, 1m, 1h; 41) Estancia Las Pitangas, Arroyo Cordobés 32°34'S 55°19'W, Durazno, 1h; 42) Picada de Piedras, Km 329 32°25'S 55°28'W, Durazno, 1?; 43) Paso del Sauce, Arroyo Yaguari 32°05'S 55°02'W, Tacuarembó, 1m; 44) Paso Mazangano, Río Negro 32°07'S 54°40'W, Cerro Largo, 2m, 1h; 45) Laguna Formosa 33°55'S 54°32'W, Cerro Largo, 1m, 1h; 46) San Diego 31°56'S 53°56'W, Cerro Largo, 1h; 47) Paso Centurión, Río Yaguarón 32°08'S 53°44'W, Cerro Largo, 1h; 48) Arroyo Laureles 31°16'S 56°00'W, Rivera, 1h; 49) Rincón de Bassoura 31°16'S 56°05'W, Tacuarembó, 1j; 50) Arroyo Rubio Chico, La Palma 31°11'S 55°55'W, Rivera, 1m; 51) Arroyo Catalán 30°43'S 56°20'W, Artigas, 1?, 1j; 52) Paso Campamento, Arroyo Cuaró 30°46'S 56°49'W, Artigas, 1?, 1j.

Cranioleuca obsoleta. Argentina: 55) Monte de Cuay Chico, Torrent, 28°44'S 56°19'W, Corrientes, 2h; 56) Garuchos 28°10'S 55°45'W, Corrientes, 1h; 57) Río Aguapey, San Carlos, 27°44'S 56°17'W, Corrientes, 1m; 58) Estancia Puerto Valle, Ituzaingó, 27°37'S 56°26'W, Corrientes, 2m, 2h; 59) Eldorado 26°24'S 54°38'W, Misiones, 1m; 60) Puerto Segundo 25°59'S 54°38'W, Misiones, 3h; 61) Arroyo Uruguai, km 20–30, 25°56'S 54°18'W, Misiones, 3m, 3h; 62) Río Iguazú, km 60, 25°33'S 54°10'W, Misiones, 1m, 1h; 63) Refugio Piñalitos 25°59'S 53°54'W, Misiones, 1m; 64) Tobuna, San Pedro, 26°28'S 53°54'W, Misiones, 3m, 2h.