Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Estudio comparativo filogenético de los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules (Passeriformes: Cardinalidae)

García, Natalia Cristina

2016-03-23

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
García, Natalia Cristina. (2016-03-23). Estudio comparativo filogenético de los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules (Passeriformes: Cardinalidae). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
García, Natalia Cristina. "Estudio comparativo filogenético de los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules (Passeriformes: Cardinalidae)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-03-23.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Estudio comparativo filogenético de los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en los "Cardinalinos Azules" (Passeriformes: Cardinalidae)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

Natalia Cristina García

Director de Tesis y Consejero de Estudios: Dr. Pablo Luis Tubaro

Lugar de trabajo: División Ornitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

Buenos Aires, 23 de Marzo de 2016

ESTUDIO COMPARATIVO FILOGENÉTICO DE LOS PATRONES DE VARIACIÓN VOCAL Y DE COLORACIÓN DEL PLUMAJE EN LOS "CARDINALINOS AZULES" (PASSERIFORMES: CARDINALIDAE)

RESUMEN

El canto y la coloración del plumaje son dos de las formas de comunicación más explotadas por los paseriformes. El objetivo de este proyecto doctoral fue estudiar los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en un grupo de paseriformes oscines cercanamente emparentados, los Cardinalinos Azules. Se pusieron a prueba diferentes hipótesis sobre la influencia de diversos factores -como la morfología y el hábitat- en la evolución de dichas señales. Entre los Cardinalinos Azules, se encontró un notable grado de diversificación en estos caracteres, y niveles variables de diferenciación entre machos y hembras en el caso de la coloración. El tamaño corporal y del pico explicarían parte de las diferencias vocales entre las especies, y el tamaño corporal también estaría relacionado con el grado de dicromatismo sexual. Las características del hábitat, en cambio, no habrían tenido efecto en la evolución del canto o de la coloración del plumaje dentro del grupo en estudio. A su vez, el grado de complejidad del canto y de la coloración habrían evolucionado de manera independiente. Por último, la diversificación en estos caracteres a nivel intraespecífico en dos representantes del clado, *Cyanocompsa cyanoides* y *C. brissonii*, mostró diferentes grados de congruencia con la variación geográfica en marcadores moleculares. De esta manera, este estudio integrativo permite un mejor entendimiento del rol de diferentes factores en la evolución de señales acústicas y visuales, a la vez que aporta evidencia para resolver el status taxonómico de representantes de la avifauna neotropical, lo que es fundamental para una mejor comprensión de su historia evolutiva.

Palabras clave: *Amaurospiza*, Canto, Coloración del plumaje, *Cyanocompsa*, *Cyanoloxia*, Cardinalinos Azules, Evolución, Marcadores mitocondriales, Métodos Comparativos Filogenéticos, *Passerina*, Variación intraespecífica.

PHYLOGENETIC COMPARATIVE STUDY OF THE PATTERNS OF VOCAL AND PLUMAGE COLOR VARIATION IN THE 'BLUE CLADE' OF THE CARDINALIDS (PASSERIFORMES: CARDINALIDAE)

ABSTRACT

Song and plumage coloration are two of the most exploited forms of communication among passerines. The objective of this doctoral project was to study the patterns of vocal and plumage color variation in a group of closely related oscines, the Blue Clade of the Cardinalidae family. Different hypotheses about the influence of factors such as morphology and habitat in the evolution of acoustic and visual signals were tested. Among the Blue Clade, a remarkable degree of diversification in these characters was found, as well as varying levels of differentiation between males and females in the case of plumage coloration. Body and beak sizes partially explain vocal differences between species, and body size would also be related to the degree of sexual dichromatism. Habitat characteristics, however, would have had no effect on the evolution of song or plumage coloration within the study group. In turn, the degrees of complexity of song and plumage coloration evolved independently. Finally, diversification in these characters at the intraspecific level in two representatives of the clade, *Cyanocompsa cyanoides* and *C. brissonii*, showed varying degrees of consistency with geographical variation in molecular markers. This integrative study allows a better understanding of the role of different factors in the evolution of acoustic and visual signals. It also provides evidence to help resolve the taxonomic status of representatives of the neotropical avifauna, which is essential for a better understanding of their evolutionary history.

Key words: *Amaurospiza*, ´Blue Clade', *Cyanocompsa*, *Cyanoloxia*, Evolution, Intraspecific variation, Mitochondrial markers, Plumage coloration, Phylogenetic comparative methods, *Passerina*, Song.

Agradecimientos

Nunca imaginé que esta sería una de las secciones de la tesis que más me costaría escribir, hay mucha gente a la que agradecer y temo no hacerlo de la manera que merecen.

En primer lugar, y en un plano más formal, debo agradecer a la Universidad de Buenos Aires por aceptarme en su carrera de doctorado, al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por proveer el lugar de trabajo para mis investigaciones, y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por las becas doctorales otorgadas a mi personalmente, y por financiar parte de este trabajo a través de diferentes subsidios (PIPs 112-200801-00741, 112-201101-00862 y 114-200901-00385 y subsidios del fondo iBOL Argentina, convocatorias 2010 y 2012). También quiero agradecer por el financiamiento a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICTs 2010-0805, 2013-3257 y 2014-2154) y a la Universidad de Buenos Aires (UBACyTs 20020090100240 y 20020120100019).

Quiero agradecer a la California Academy of Sciences (CAL), el Museum of Vertebrate Zoology de la Universidad de California Berkeley (MVZ) y el American Museum of Natural History (AMNH) por abrirme las puertas de sus colecciones ornitológicas. Gracias a Moe Flannery (CAL), Carla Cicero y Rauri Bowie (MVZ) y Paul Sweet (AMNH) por recibirme en dichas instituciones, y al AMNH por financiar mi visita a través de la "Frank M. Chapman Fellowship".

Agradezco a las fonotecas que proveyeron las grabaciones que fueron analizadas en esta tesis y a sus autores: Borror Laboratory of Bioacoustics, University of Cornell Macaulay Library, Florida Museum of Natural History y Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard. Agradezco también por el acceso a muestras para análisis genéticos y/o a secuencias a la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, al Departamento de Zoologia de la Universidade Federal de Minas Gerais, al Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves, a la Colección Boliviana de Fauna y al University of Washington Burke Museum of Natural History and Culture. También debo agradecer al personal de la Academy of Natural Sciences, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos 'Alexander von Humboldt', el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, el Museu Paraense Emilio Goeldi y el Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo por facilitarme datos de ejemplares que no están disponibles on line.

Quiero agradecer a la Dirección de Fauna Silvestre de la Nación y la Dirección Nacional de Ordenamiento Ambiental y Conservación de la Biodiversidad de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (actualmente Ministerio

de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la República Argentina) por los permisos otorgados para la importación de muestras prestadas por instituciones del exterior. También agradezco a la Administración de Parques Nacionales de la República Argentina, y a la Dirección de Recursos Naturales y la Dirección de Parques y Reservas de la provincia de Corrientes, por la autorización para realizar el trabajo de campo y los permisos de colecta. También a las autoridades y personal del Parque Nacional Mburucuyá, de la Estación Biológica de Corrientes y de la Reserva Don Luis-The Collet Trust, donde realicé mi trabajo de campo. Agradezco mucho a Laura Dodyk, Viridiana González, Alejandra Boloqui y Edith Villordo por toda la ayuda que me brindaron en mis viajes a Corrientes. También quiero agradecer a Francisco González Táboas por su generosa ayuda en la preparación de estos viajes y en otros aspectos de la realización de esta tesis, incluyendo algunas grabaciones registradas en viajes personales.

Quiero agradecer muy especialmente a Pablo Tubaro, quien dirigió esta tesis. Por la generosidad, el sabio equilibrio entre encaminarme y dejarme hacer a mi manera, por la paciencia, el apoyo, el empujón y la palabra justa cuando el panorama se oscurecía. Pablo, sos un ejemplo a seguir como científico y como ser humano.

También a los miembros actuales y pasados de la División Ornitología del Museo, por su rol fundamental en alegrar y enriquecer el día a día de estos años: Ani, Belu, Ceci, Dari, Eze, Leo, Lucho, Nati, Pablito, Pili, Pri, Sebas, Rama, Valen y Yoli.

A Ani, Ceci, Pablito, Nati y Yoli también gracias por su invaluable ayuda en las campañas, el análisis de datos y muestras, la preparación de bichos y otras tareas fundamentales para completar esta tesis. Y mención especial a Ani, Darío y Pablito, que al compartir la oficina conmigo no les quedó otra que verme en mis mejores y peores momentos: gracias... y perdón!

A Ana Barreira, mi “co-directora honoraria”, por brindarme su ayuda desinteresada a lo largo de estos años, pero por sobre todo por ser una gran amiga.

A mis compañeros y amigos del museo no-ornitólogos (además de Priscila!): Dami, Meri, Agus, Ivan. Gracias por todo, pero en particular por las cervezas compartidas.

Gracias totales e infinitas a mis amigas, que de alguna manera u otra, más lejos o más cerca, siempre estuvieron ahí: Florencia, Ana Laura, María Laura, Lucía, Karina y Yanina. Gracias por ser grandes amigas, perdón por no siempre haberlo sido yo, sobre todo en las instancias finales de la preparación de esta tesis.

A mi familia, por todo su apoyo y contención: mis hermanos Diego y Virginia, y sobre todo a mis padres, Horacio y Cristina, a quienes simplemente les debo todo. Espero hacerlos sentir muy orgullosos, hoy y siempre.

"Is it possible, I wonder, to study a bird so closely, to observe and catalogue its peculiarities in such minute detail, that it becomes invisible? Is it possible that while fastidiously calibrating the span of its wings or the length of its tarsus, we somehow lose sight of its poetry? That in our pedestrian descriptions of a marbled or vermiculated plumage we forfeit a glimpse of living canvases, cascades of carefully toned browns and golds that would shame Kandinsky, misty explosions of color to rival Monet? I believe that we do. I believe that in approaching our subject with the sensibilities of statisticians and dissectionists, we distance ourselves increasingly from the marvelous and spell-binding planet of imagination whose gravity drew us to our studies in the first place.

This is not to say that we should cease to establish facts and to verify our information, but merely to suggest that unless those facts can be imbued with the flash of poetic insight then they remain dull gems; semi-precious stones scarcely worth the collecting."

Alan Moore, Watchmen #7: A Brother to Dragons (1987).

Indice

RESUMEN *1*

ABSTRACT *2*

Agradecimientos *3*

Indice *6*

Capítulo 1. Introducción general. *9*

1.1 La comunicación animal y los diferentes tipos de señales **9**

1.2 El canto **10**

1.3 La coloración del plumaje **12**

1.4 Los Cardinalinos Azules **16**

1.5 Objetivos generales **19**

Capítulo 2. Variación en el canto de los Cardinalinos Azules y sus posibles causas *22*

2.1 Introducción **22**

2.1.1 Efecto de diferentes factores en la evolución del canto 22

2.1.2 Efecto del tamaño corporal 23

2.1.3 Efecto del tamaño del pico 25

2.1.4 Efecto del ambiente 27

2.1.5 La variación en el canto entre los Cardinalinos Azules 28

2.1.6 Objetivos 29

2.2 Materiales y Métodos **29**

2.2.1 Análisis acústicos 29

2.2.2 Morfología 32

2.2.3 Ambiente 34

2.2.4 Relación con las variables acústicas 34

2.2.5 Relación de las variables acústicas con el tamaño corporal a nivel individual 37

2.3 Resultados **39**

2.3.1 Variación interespecífica en el canto 39

2.3.2 Relación entre las variables acústicas y diferentes factores 46

2.4 Discusión. **48**

Capítulo 3. Variación de la coloración del plumaje entre los Cardinalinos Azules y sus posibles causas *53*

3.1 Introducción **53**

3.1.1 Efecto de diferentes factores en la evolución de la coloración del plumaje 53

3.1.2 La coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules 56

3.1.3 Objetivos 58

3.2 PRIMERA PARTE: Variación en la coloración del plumaje entre especies y entre sexos. 59

3.2.1 Materiales y Métodos 59

Descripción de la coloración 59

Variación interespecífica y dicromatismo sexual 62

3.2.2 Resultados 64

Descripción de la coloración 64

Variación interespecífica 65

Dicromatismo sexual 67

3.3 SEGUNDA PARTE: Efecto de diferentes factores en la variación de la coloración del plumaje. 80

3.3.1 Materiales y Métodos 80

3.3.2 Resultados 81

3.4 Discusión 81

Capítulo 4. Relación entre la complejidad del canto y de la coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules 86

4.1 Introducción 86

4.2 Materiales y métodos 87

4.2.1 Indicadores de la complejidad del canto y la coloración 87

4.2.2 Relación entre la complejidad en ambos caracteres. 88

4.3 Resultados 89

4.4 Discusión 89

Capítulo 5. Variación en canto, color del plumaje y otros caracteres fenotípicos en relación a la diferenciación en marcadores genéticos en Cyanocompsa cyanoides ... 93

5.1 Introducción 93

5.2 Materiales y métodos 95

5.2.1 Modelo de estudio 95

5.2.2 Análisis genéticos 96

5.2.3 Coloración del plumaje 97

5.2.4 Morfología 99

5.2.5 Canto 100

5.3 Resultados 100

5.3.1 Análisis genéticos 100

5.3.2 Coloración del plumaje 103

5.3.3 Morfología 105

5.3.4 Canto 105

5. 4 Discusión 107

5.4.1 Variación genética vs. fenotípica 107

5.4.2 Implicancias taxonómicas 109

5.4.3 Perspectiva metodológica 110

5.4.4 Conclusiones 111

Capítulo 6. La variación fenotípica como predictora de la variación genética en individuos de Cyanocompsa brissonii 112

6.1 Introducción 112

6.2 Materiales y Métodos 115

6.2.1 Análisis genéticos 115

6.2.2 Análisis fenotípicos 117

6.2.3 Trabajo de campo 119

6.3 Resultados 120

6.3.1 Análisis genéticos 120

6.3.2 Análisis fenotípicos 120

6.4 Discusión 122

Capítulo 7. Conclusiones finales 126

Bibliografía 130

Apéndice I. Grabaciones analizadas 149

Apéndice II. Ejemplares de los que se derivan los datos de peso 161

Apéndice III. Pieles de estudio medidas 193

Apéndice IV. Correlación de cantos con y sin playback. 201

Apéndice V. Muestras utilizadas en análisis genéticos 202

Capítulo 1. Introducción general

1.1 La comunicación animal y los diferentes tipos de señales

La comunicación ha sido definida como "la provisión de información que puede ser utilizada por un receptor para tomar una decisión" (Bradbury y Vehrencamp 1998, cap. 12, pág. 354). Las acciones o caracteres que portan dicha información provista por un emisor se conocen como señales.

Los animales transmiten información por medio de diferentes señales, las cuales pueden clasificarse en cinco tipos principales: visuales, auditivas, químicas, eléctricas y táctiles. Estas modalidades difieren en varios aspectos, entre ellos en cuanto a los requerimientos para ser producidas (por ejemplo, las señales táctiles no requieren de un medio para ser transmitidas, a diferencia de las acústicas), su alcance (si permiten comunicarse a larga distancia o sólo funcionan estando el emisor y receptor en proximidad), la complejidad de la información que pueden portar o la probabilidad de localizar al emisor (Bradbury y Vehrencamp 1998).

El presente trabajo se enfoca en señales transmitidas por los canales acústico (el canto) y visual (la coloración del plumaje) en un grupo de paseriformes oscines, el clado "azul" de la familia Cardinalidae (Klicka et al. 2007) o Cardinalinos Azules. Ambas señales cumplen roles fundamentales en la comunicación intraespecífica y también son de gran relevancia en las interacciones interespecíficas para las aves (ver Amundsen y Pärn 2006, Hill 2006, Senar 2006, Catchpole y Slater 2008).

El canto de las aves y la coloración de su plumaje son dos de los caracteres más diversos y han tenido un rol preponderante como modelos de estudio de los efectos de la selección sexual y el desarrollo de teorías asociadas (Andersson 1994, Catchpole y Slater 2008). Sin embargo, las causas de semejante diversidad no se restringen al efecto de la selección sexual, sino que responden a diversas fuerzas de selección natural y restricciones o "contraints" evolutivos.

1.2 El canto

Sólo ciertos taxa dentro de dos grupos de animales (artrópodos y vertebrados) utilizan señales acústicas para su comunicación. Dentro de los vertebrados, la comunicación acústica es común en anuros, aves y mamíferos, mientras que la mayoría de los peces, el resto de los anfibios y gran parte de los reptiles no utilizan este tipo de señales, posiblemente por la dificultad que implica la generación de vibraciones y su transmisión al medio (Bradbury y Vehrencamp 1998). Entre las aves en general, y en particular entre los paseriformes oscines, esta forma de comunicación ha alcanzado un notable grado de diversificación y complejidad.

Las aves producen sus vocalizaciones con la siringe, estructura que se encuentra en la región donde se unen los bronquios y la tráquea. En todos los vertebrados, los bronquios y la tráquea consisten en una serie de anillos cartilaginosos unidos por tejido conectivo. En la siringe de las aves, ciertos anillos adyacentes están incompletos y el cartílago faltante es reemplazado por delgadas membranas que al vibrar producen el sonido (Bradbury y Vehrencamp 1998). La ubicación de estas membranas varía entre diferentes grupos de aves (ver figura 1.1). En los paseriformes oscines existen dos tipos de membranas, que se ubican inmediatamente por debajo de la tráquea sobre cada uno de los bronquios. El **labium lateral** es un tejido grueso en la parte antero- lateral de la pared bronquial que se une al tercer anillo bronquial. La otra membrana se puede dividir en dos partes: una gruesa, denominada **labium medial**, y una muy delgada llamada **membrana timpaniforme medial** (Fee 2002, Mindlin y Laje 2005). La aducción de los labia cierra el lumen del bronquio y su vibración es la responsable de la generación de los sonidos (Goller y Larsen 1997a, 1997b; Larsen y Goller 1999). La membrana timpaniforme medial, contrario a lo que se pensaba tradicionalmente, no cumple un rol fundamental en las vocalizaciones (Goller y Larsen 1997a).

Las frecuencias fundamentales de las vocalizaciones están determinadas por la frecuencia de oscilación de los labia. A su vez, la frecuencia de oscilación depende del tamaño, forma y tensión de dichas membranas (Mindlin y Laje 2005; Riede y Goller 2010, Riede y Goller 2014). El tamaño absoluto de los labia correlaciona directamente con el tamaño corporal, e inversamente con las frecuencias fundamentales del canto al comparar 8 especies de paseriformes oscines (Riede y Goller 2014). Otras dos

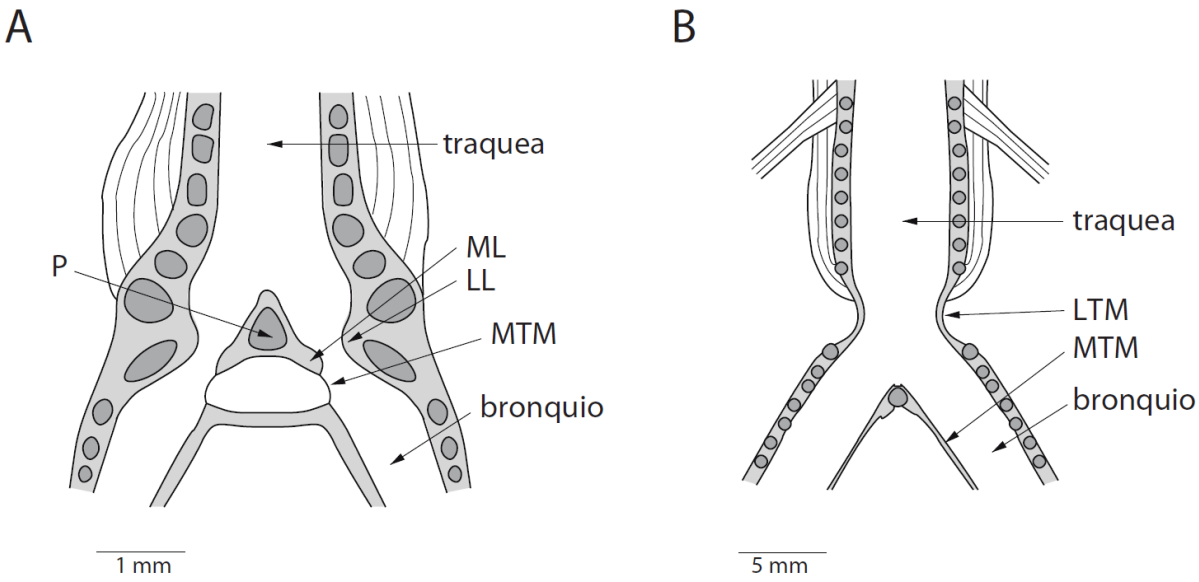

Figura 1.1. A) Vista ventral de la siringe traqueobronquial de un paseriforme oscine, *Toxostoma rufum*. LL, ML, labium lateral y medial. MTM, membranas timpaniformes mediales. P, pessulus osificado. B). Vista ventral de la siringe traqueal de un columbiforme, *Streptopelia risoria*. LTM, membranas timpaniformes laterales. MTM membranas timpaniformes mediales. Modificado de Mindlin y Laje (2005).

características de los labia que explican gran parte de la variación entre dichas especies son el grado de asimetría entre las membranas de cada bronquio y el número de diferentes capas (en cuanto al tipo de tejido) que conforman los labia: ambas correlacionan positivamente con el rango de frecuencias fundamentales que produce una especie (Riede y Goller 2014).

Los sonidos generados por la siringe pueden ser luego modificados en su paso por el tracto vocal supra-siríngeo que actúa como un resonador, atenuando ciertas frecuencias y enfatizando otras en función del tamaño, forma y configuración de los elementos que lo componen: tráquea, laringe y pico (Nowicki 1987, Westneat et al. 1993, Riede et al. 2006). Una forma en que las aves pueden cambiar el largo de su tracto vocal es variando el grado de apertura del pico. De hecho, se ha visto que las aves mantienen el pico más cerrado al producir frecuencias bajas, mientras que amplían la apertura al producir frecuencias altas (Westneat et al. 1993; Hoese et al. 2000).

En paseriformes se habla de “cantos” en referencia a vocalizaciones largas y complejas, en general producidas sólo por los machos durante la época de

apareamiento (Catchpole y Slater 2008). En contraposición, las "llamadas" son vocalizaciones cortas y simples, producidas por los miembros de ambos sexos a lo largo de todo el año. El canto tiene un rol fundamental tanto en la elección de pareja como la competencia entre machos. Se ha visto por ejemplo que los machos de una misma especie producen cantos de diferente complejidad, y que aquellos que producen cantos más largos y variados en su repertorio son más exitosos atrayendo hembras (Catchpole 1986, Searcy 1992, Mountjoy y Lemon 1996, Buchanan y Catchpole 1997).

1.3 La coloración del plumaje

Medir y describir el color no es sencillo, en principio porque el color no es algo físicamente cuantificable sino que es un concepto psicofísico, completamente dependiente de la estructura primaria que capta la luz irradiada por los objetos (los fotorreceptores) por un lado y del procesamiento neuronal del organismo por el otro (Cuthill 2006). La percepción humana del color puede describirse a partir de tres variables principales: el **brillo** (que tan claro u oscuro es un objeto), el **tono** (lo que comúnmente se conoce como "color" y que está relacionado con la zona del espectro lumínico donde se da la máxima reflectancia) y la saturación o **croma** (que puede pensarse como la cantidad de blanco que se añade a un color, por ejemplo el rosa es una forma menos saturada del rojo) (Cuthill 2006). En cuanto al sistema visual de las aves, hay tres características principales que lo distinguen del humano: (1) la capacidad de captar un rango de longitudes de onda más amplio, (2) un cuarto tipo de cono en la retina, y (3) gotas de aceite en cada cono que filtran la luz que entra en cada cono (Cuthill et al. 2000, Cuthill 2006). Los seres humanos somos ciegos a la radiación lumínica ultravioleta (UV), es decir por debajo de los 400 nanómetros (nm), principalmente porque el medio ocular absorbe estas ondas y no permiten que lleguen a la retina, pero nuestro cono "azul" es moderadamente sensible a UV (Douglas y Marshall 1999). En cambio, el límite inferior del rango de visión de la mayor parte de las aves se encuentra alrededor de los 315 nm. El cuarto cono de las aves tiene su pico de absorción a longitudes de onda corta, pero la ubicación de ese pico varía entre diferentes grupos de aves. El más común es el cono tipo v (por sensible al violeta, ver

figura 1.2A), que sería ancestral a todas las aves (Ödeen y Hastad 2003). El otro tipo de cono tiene su pico de sensibilidad en el UV, por debajo de los 400 nm (figura 1.2B). Los paseriformes, con excepción de las familias Corvidae y Tyrannidae, tendrían ojos con este tipo de cono (ojos tipo u, Ödeen y Hastad 2003). Por último, el sistema de gotas de aceite asociadas a sus fotorreceptores angosta el rango de absorción de cada pigmento, de modo que las aves poseen una mayor capacidad de discriminación de los colores (Bowmaker et al. 1997, Cuthill et al. 2000). Es decir que los seres humanos percibimos una parte acotada del espectro lumínico respecto del que perciben las aves, y además la percibimos de una forma muy diferente.

El plumaje de las aves utiliza diversos mecanismos de coloración (y combinaciones de ellos), dando lugar a la enorme diversidad que conocemos hoy en día. En los Cardinalinos Azules, el azul de origen estructural es común a todas las especies del grupo, pero dentro del clado también existen plumajes de color dado por carotenoides, melaninas o combinaciones de pigmentos y fenómenos estructurales (Stoddard y Prum 2008). Brevemente, los colores de origen pigmentario son el resultado únicamente de la absorbancia y emisión de luz a nivel molecular, siendo el tono de un color pigmentario el resultado de su estructura molecular y su densidad en el tejido (Andersson y Prage 2006). Los colores estructurales están dados por la interacción de las ondas lumínicas que son dispersadas en la interface de los distintos compuestos que forman un tejido y que poseen diferentes índices de refracción (Prum 2006). Esos compuestos incluyen queratina, colágeno, aire, e incluso pueden ser pigmentos como melaninas y purinas. Pero si los colores producidos dependen de la dispersión o “scattering” de las ondas lumínicas dada por la disposición, el tamaño, los índices de refracción, etc. de dichos compuestos se trata de un color estructural (Prum 2006).

Los **carotenos** son pigmentos que están presentes en los organismos de la mayoría de los phyla de invertebrados y de todas las clases de vertebrados (McGraw 2006a). Se encuentran en el plumaje de algunas de las especies de los Cardinalinos Azules y son responsables de los parches que vemos amarillos-rojos, y también se encuentran en los parches verdes (donde dan esa coloración por combinación con fenómenos de dispersión, Stoddard y Prum 2008). Son pigmentos que deben incorporarse con la dieta (pues los animales no pueden sintetizarlos de novo, aunque

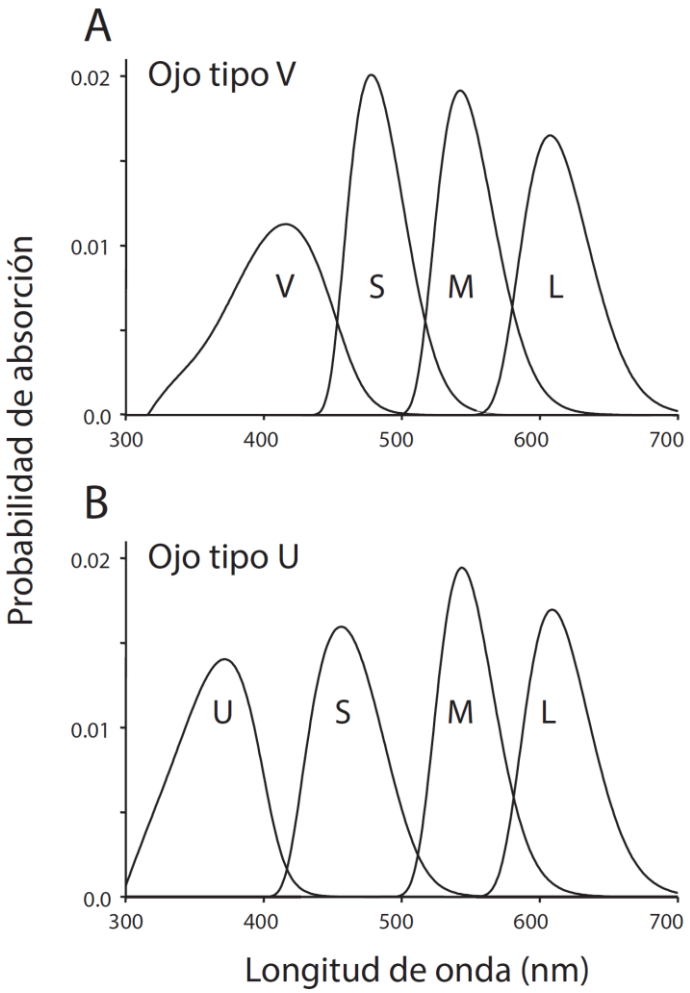

Figura 1.2: Espectros de sensibilidad visual de aves con ojos tipo v (A) o de tipo u (B). Cada curva representa el espectro de absorción de los diferentes fotorreceptores presentes en los conos de las aves: **V** (sensible a Violeta), **S** (sensible a longitudes de onda corta), **M** (sensible a longitudes de onda medias), **L** (sensible a longitudes de onda largas) y **U** (sensible a UV). Modificado de Endler y Mielke 2005.

pueden metabolizarlos y convertirlos en otras formas diferentes a la ingerida, McGraw 2001), y que además son de importancia para el sistema inmunológico de las aves (Lozano 1994). Por lo tanto, se acepta que pueden funcionar como indicadores honestos de la calidad de un individuo (Olson y Owens 1998), ya que sólo podrá destinar carotenos para que se depositen en las plumas si se encuentra en buen estado sanitario (Lozano 1994).

Las **melaninas** son los pigmentos más abundantes y comunes, tanto en aves como en otros animales, pero no han sido tan estudiadas como los carotenoides, probablemente por las dificultades metodológicas que implica el análisis de su producción, que es endógena al animal (McGraw 2006b). Existen dos tipos principales de melaninas: las eumelaninas y las feomelaninas. Las eumelaninas son responsables de los colores negros y marrón oscuro, dado que absorben de manera uniforme a lo largo de todo el espectro (UV y visible a los humanos, Riley 1997). Las feomelaninas son responsables de coloraciones marrones más claras, como el pelaje amarillo/rojo de algunos mamíferos o las plumas de color castaño o rufo de algunas aves (McGraw 2006b). Las melaninas son componentes ubicuos de muchos tipos de coloración, incluso los estructurales, ya que su ausencia daría lugar a plumajes albinos (Shawkey y Hill 2006).

La **coloración estructural** puede estar dada por dos mecanismos principales: dispersión coherente o dispersión incoherente, en función de si la coloración resultante depende o no de que las ondas lumínicas dispersadas estén en fase. Esto a su vez depende de si los elementos que forman la matriz del tejido o estructura coloreada están distribuidos de manera aleatoria o no. La dispersión incoherente resulta de la dispersión diferencial de las ondas lumínicas por elementos distribuidos de manera aleatoria -y por lo tanto considerados independientes- dando lugar a una coloración que no depende de la relación entre las fases de las ondas dispersadas. La dispersión coherente se da cuando la distribución espacial de los elementos no es aleatoria, y por lo tanto tampoco lo son las fases de las ondas dispersadas. Las que estén fuera de fase se cancelarán mientras que las que están en fase se refuerzan y serán dispersadas coherentemente (Prum 2006). En aves, las plumas no pigmentadas se ven blancas por la dispersión incoherente de la queratina de todas las ondas lumínicas. La dispersión coherente es responsable de la coloración iridiscente de algunas aves y también de la coloración UV, azul, violeta y verde no iridiscente (Prum 2006). La iridiscencia se da cuando un cambio en el ángulo de observación y/o iluminación afecta significativamente el color percibido, como ocurre en las plumas del pavo real, de muchos picaflores, y del cuello de las palomas domésticas, por ejemplo. Lo que determina que un color producido por dispersión coherente sea iridiscente o no es el grado de ordenamiento de los elementos dispersantes en el tejido en estudio (las

plumas en este caso). Los parches iridiscentes se forman cuando los elementos dispersantes (gránulos de melanina, o melanosomas) presentan un alto nivel de ordenamiento, a varias escalas (por ejemplo, los melanosomas se disponen formando láminas, y a su vez las láminas se encuentran formando capas). En cambio, los plumajes estructurales no iridiscentes (como los azules presentes en todos los Cardinalinos Azules) son producto de la dispersión dada por elementos "casi ordenados" (es decir, presentan un ordenamiento más sencillo, Prum y Torres 2003).

Dadas las particularidades del sistema visual de las aves, mencionadas previamente, en los últimos años se han desarrollado técnicas que permiten cuantificar el color no sólo en función de variables como el brillo, croma o tono (Montgomerie 2006) sino también que permiten estimar cómo los diferentes elementos coloreados estimulan el sistema visual de las aves (Endler y Mielke 2005, ver Capítulo 3).

1.4 Los Cardinalinos Azules

La superfamilia Emberizoidea, conocida comúnmente como "oscines de nueve primarias del Nuevo Mundo" ('New World nine-primaried oscines' en inglés) constituye una radiación masiva de aproximadamente 832 especies y representa uno de los linajes más diversos del Nuevo Mundo (Barker et al. 2004). Comprende a las familias Icteridae, Passerellidae, Thraupidae, Parulidae y Cardinalidae.

Los cardinalinos (familia Cardinalidae) son un grupo de 48 especies (Clements 2014). Las especies tradicionalmente asignadas a esta familia poseen picos de importante tamaño, apropiado para dietas basadas en frutas y semillas (Orenstein y Brewer 2011). Klicka et al. (2007) llevaron a cabo el primer análisis de marcadores moleculares muestreando todos los géneros correspondientes a la familia Cardinalidae según Sibley y Monroe (1990), representados por 34 de las 42 especies incluidas hasta el momento. Como resultado, para que Cardinalidae fuera un grupo monofilético debía incluir a varios géneros comúnmente ubicados en otras familias (por ejemplo, *Amaurospiza*), mientras que otros debían ser excluídos (por ejemplo, *Saltator*, ver figura 1.3)

Otro resultado interesante del estudio de Klicka et al. (2007) es que los cardinalinos pueden separarse claramente en cinco clados: (1) un clado "enmascarado", llamado así por la coloración negra alrededor de ojos y pico que parece una máscara (géneros *Piranga*, *Cardinalis*, *Caryothraustes*, *Periporphyrus*, y *Rhodothraupis*); (2) un clado "azul" (géneros *Amaurospiza*, *Cyanocompsa*, *Cyanoloxia*, *Passerina*), así denominado por la coloración predominante del plumaje de estas especies; (3) un clado formado por los géneros *Habia* y *Chlorothraupis* (tradicionalmente considerados parte de la familia *Thraupidae*); (4) un clado conteniendo todas las especies de *Granatellus*, y finalmente (5) un clado formado sólo por especies de *Pheucticus* (ver figura 1.3).

El clado "azul" de los cardinalinos, o Cardinalinos Azules, está formado por las especies de los géneros *Passerina* (Norteamérica, ver figura 1.4), *Amaurospiza* (Centro y Sudamérica), *Cyanocompsa* (con representantes en México, Centro y Sudamérica) y *Cyanoloxia* (formado por una única especie, exclusiva de Sudamérica, ver figura 1.5). *Spiza americana* estaría cercanamente emparentada al resto de los Cardinalinos Azules, siendo la especie hermana de todo el clado de los Cardinalinos Azules (Bryson et al. 2014, Barker et al. 2015).

Como la mayoría de los cardinalinos, todas las especies del clado se destacan por la musicalidad de sus vocalizaciones, y también por su llamativa coloración. El nombre de "azules" hace referencia al hecho de que todas las especies del grupo poseen al menos parte de su plumaje de este color. Sin embargo, como ya se mencionó, las especies de este clado presentan una gran diversidad de coloraciones, producto de diferentes mecanismos físicos y/o tipos de pigmentación, e incluso de la combinación de ambos mecanismos (Stoddard y Prum 2008).

Un estudio más detallado y centrado en los Cardinalinos Azules encontró que el origen del clado haya sido probablemente en Norteamérica, y que las especies se pueden agrupar en dos subclados principales: uno exclusivo de Norteamérica, formado por todas las especies del género *Passerina* junto con *Cyanocompsa parellina*, y el otro clado concentrado en Sudamérica y formado por las restantes especies del género *Cyanocompsa* junto con *Amaurospiza* y *Cyanoloxia* (Bryson et al. 2014).

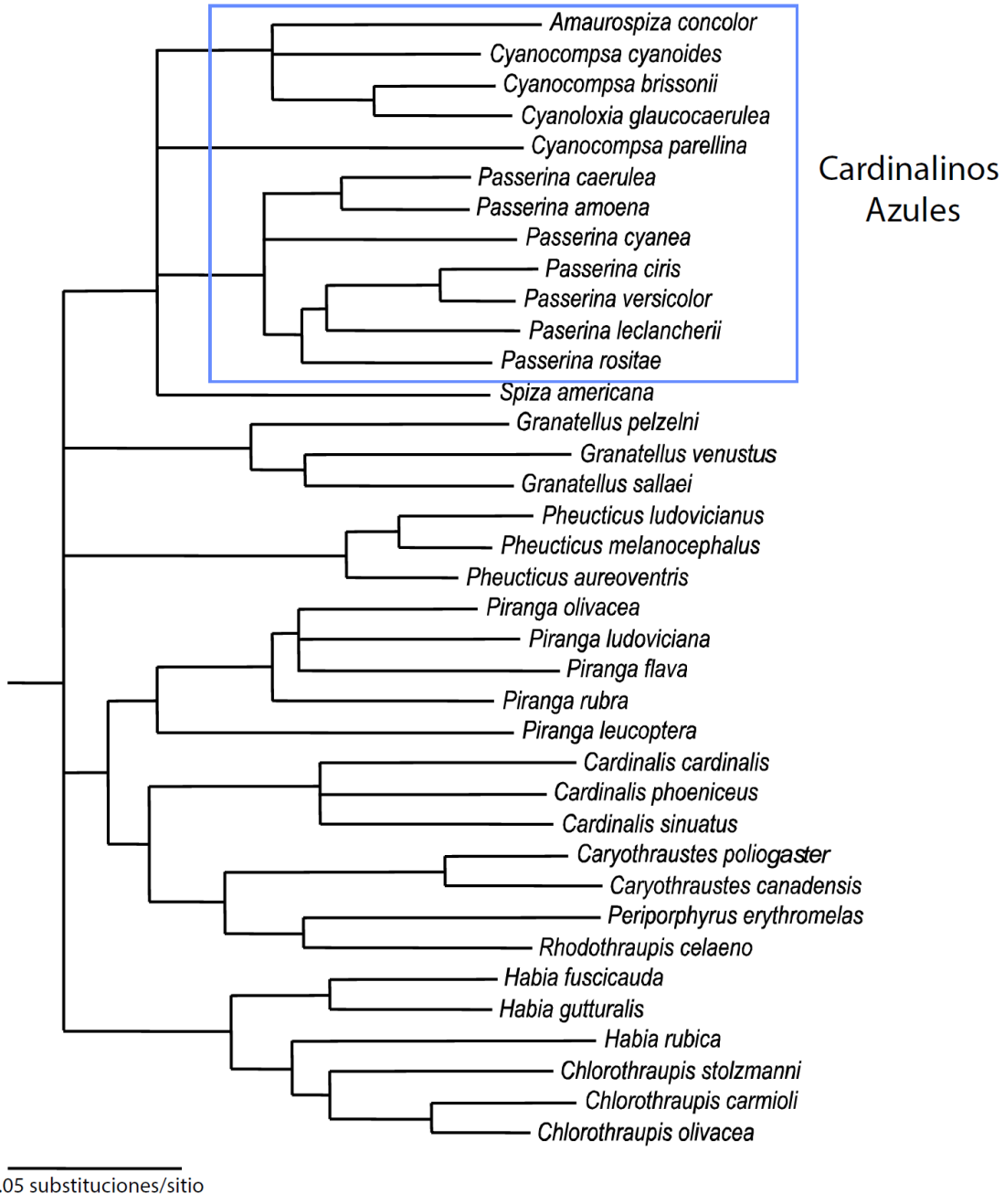

Figura 1.3: Árbol de especies obtenido por Klicka et al. (2007) mostrando las relaciones entre los miembros de la familia Cardinalidae y la ubicación relativa de los Cardinalinos Azules. Los nodos sin soporte o que mostraron resultados contradictorios en los análisis filogenéticos se muestran colapsados. La relación de *Spiza americana* como especie hermana de los Cardinalinos Azules fue resuelta posteriormente (Bryson et al 2013, Barker et al 2015). Modificado de Klicka et al. (2007).

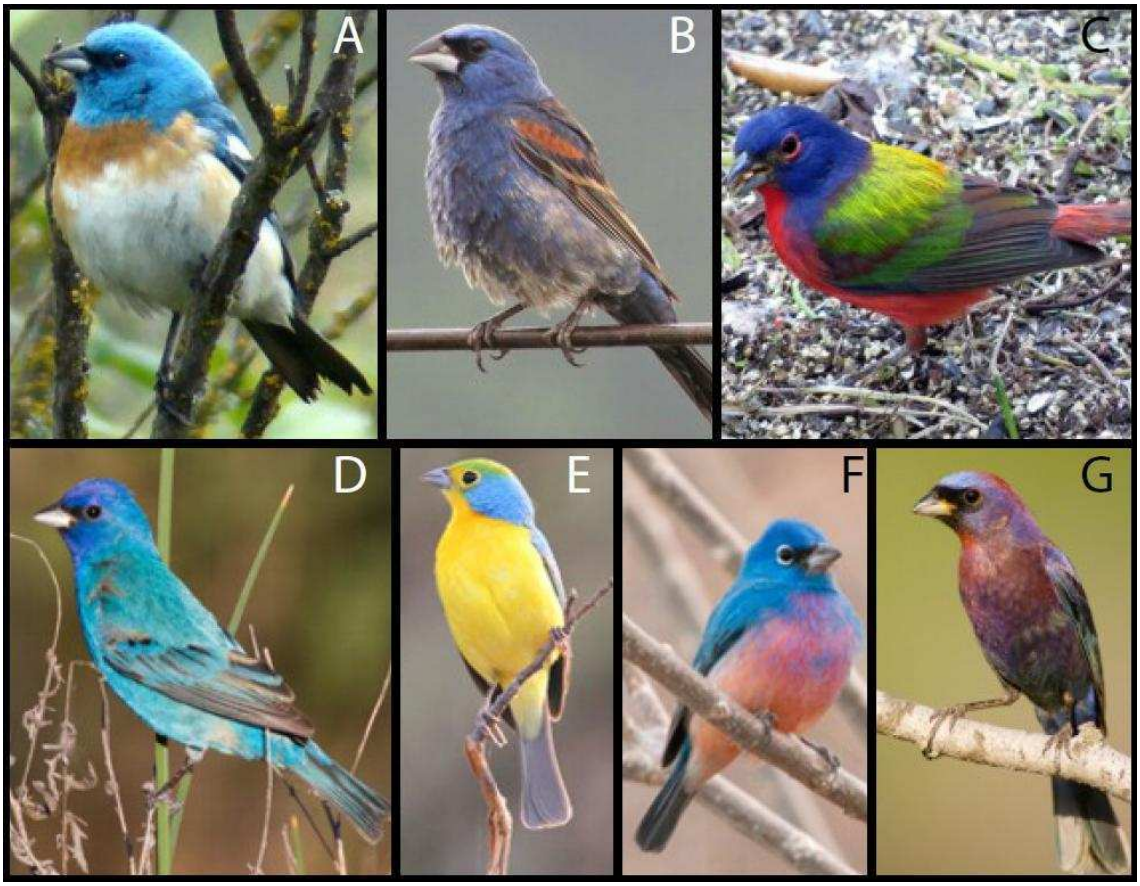

Figura 1.4: Especies del clado de los Cardinalinos Azules del género *Passerina*. A) *Passerina amoena* (Maggie Smith). B) *P. caerulea* (Don Faulkner). C) *P. ciris* (Don Faulkner). D) *P. cyanea* (Don Pancamo). E) *P. leclancherii* (Amy McAndrews). F) *P. rositae* (Sergey Yeliseev). G) *P. versicolor* (Greg Lasley). Las fotos fueron obtenidas de diferentes sitios web, donde están depositadas con licencia Creative Commons. Entre paréntesis se indica el autor de la foto.

1.5 Objetivos generales

El objetivo general de este proyecto es el estudio de los patrones de variación vocal y de coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules, a fin de evaluar la importancia que características morfológicas y del hábitat han tenido en la evolución de sus señales acústicas y visuales. En los capítulos 2 y 3 se lleva a cabo una descripción objetiva de los patrones de variación vocal (Capítulo 2) y de coloración del plumaje (Capítulo 3) de las especies en estudio. En cada capítulo se analiza la relación de dicha variación con factores como el tamaño corporal y el hábitat. Dado que las

Figura 1.5: Especies del clado de los Cardinalinos Azules de los géneros *Cyanoloxia*, *Cyanocompsa* y *Amaurospiza*. A) *Cyanoloxia glaucocaerulea* (Jorge La Grotteria). B) *Cyanocompsa brissonii* (Guillermo Soteras). C) *C. cyanoides* (Charlie Westerinen) D) *C. parellina* (Greg Lasley). E) *Amaurospiza concolor* (Nick Athanas). F) *A. moesta* (Jorge La Grotteria). Las fotos fueron obtenidas de diferentes sitios web, donde están depositadas con licencia Creative Commons, o fueron cedidas por los autores. Entre paréntesis se indica el autor de la foto.

especies no pueden ser consideradas datos independientes en los estudios comparativos debido a sus diferentes grados de ancestralidad común, en estos capítulos se emplean técnicas que permiten realizar análisis comparativos filogenéticamente independientes. En el capítulo 4 se analiza la relación entre la complejidad o grado de elaboración del canto y de la coloración. En el capítulo 5 se toma como modelo a una de las especies del clado, *Cyanocompsa cyanoides*, para profundizar el estudio de la variación intraespecífica en canto y coloración y analizar

cómo se relaciona con la variación en marcadores moleculares, comparando subespecies. En el capítulo 6 también se analiza la relación entre variación fenotípica y en marcadores moleculares pero comparando individuos, y utilizando como modelo de estudio a una de las tres especies del clado que llega a nuestro país, *C. brissonii*. Por último, en el capítulo 7 se plantean las conclusiones finales y generales de la presente tesis.

Capítulo 2. Variación en el canto de los Cardinalinos Azules y sus posibles causas

2.1 Introducción

2.1.1 Efecto de diferentes factores en la evolución del canto

El canto es un carácter comportamental que presenta un notable grado de diversificación a nivel interespecífico. En algunos casos es el único que permite la identificación de especies morfológicamente indistinguibles y crípticas al ojo humano (Marler 1957, Becker 1983). También existe variación a nivel intraespecífico, entre subespecies o entre poblaciones (Podos y Warren 2007). Incluso, en numerosas especies existe variación intraindividual, dado que un macho puede tener un repertorio vocal, ya sea de unos pocos o de cientos de cantos (Catchpole y Slater 2008).

Dado el rol central del canto en la elección de pareja y la competencia entre machos (Catchpole y Slater 2008), el estudio de la diversificación de las vocalizaciones se ha enfocado tradicionalmente en factores como la selección sexual (Podos et al. 2004a). Sin embargo, en la producción de señales acústicas están involucradas estructuras fundamentales para otras funciones fisiológicas vitales, como la respiración o la alimentación. Por lo tanto, ciertos aspectos del canto pueden evolucionar como una consecuencia secundaria de la selección natural sobre rasgos no vocales, a los que están sujetos por diferentes restricciones morfológicas y/o fisiológicas, y que pueden influir en el grado o la dirección del cambio evolutivo (Nowicki et al. 1992, Podos 1996, Podos et al. 2004b). Asimismo, varios estudios han mostrado que las características del hábitat en el cual los organismos se comunican podrían explicar parte del diseño de las señales y sus variaciones (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Tubaro y Lijtmaer 2006).

El canto puede considerarse como un set de múltiples caracteres, cada uno de

ellos sometidos a diferentes presiones de selección y también a diferentes restricciones o "constraints" (Gil y Gahr 2002). Por lo tanto, los diferentes aspectos del canto pueden mostrar diferentes patrones de variación dependiendo de qué factores de selección y/o restricciones morfológicas han tenido mayor influencia en su evolución, o incluso si alguno de estos aspectos está más restringido por la historia filogenética de las especies en estudio (Van Buskirk 1997).

Se ha estudiado la influencia del tamaño corporal en la evolución de los diferentes aspectos del canto por separado, aunque no de manera equitativa en relación a cada uno de ellos. Existe un gran cuerpo de literatura enfocada a la relación entre tamaño corporal y frecuencias del canto (Bowman 1979, Walschläger 1980, Shy 1983, Ryan y Brenowitz 1985, Appleby y Redpath 1997, Galeotti et al. 1997, Tubaro y Mahler 1998, Bertelli y Tubaro 2002, Seddon 2005, Price et al. 2006, Mager et al. 2007, Cardoso et al. 2008, Geberzhan et al. 2009, Patel et al. 2010, Turčocová et al. 2010, Hall et al. 2013), mientras que la influencia del tamaño corporal en la amplitud con que se producen las vocalizaciones ha sido mucho menos estudiada (Brackenbury 1979, Calder III 1990, Jurisevic y Sanderson 1998, Brumm 2009, Cardoso 2010); y la variación en aspectos temporales de las vocalizaciones en general se asocia al efecto de otros factores como el ambiente (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Tubaro y Lijtmaer 2006). Dada la importancia de las propiedades de resonancia de las estructuras suprasiríngeas en la producción de las vocalizaciones (Nowicki 1987; Hoese et al. 2000), también se ha estudiado el efecto de la morfología del pico en las vocalizaciones, tanto en las frecuencias como en aspectos temporales (Podos 1997, 2001).

2.1.2 Efecto del tamaño corporal

Para los animales es difícil producir sonidos de longitudes de onda mayores que su tamaño corporal con alta intensidad (Bradbury y Vehrencamp 1998). En paseriformes oscines las frecuencias fundamentales de las vocalizaciones están determinadas por la frecuencia de oscilación de dos membranas en la siringe: el labium lateral y el labium medial (Goller y Larsen 1997a, 1997b; Larsen y Goller 1999).

Dado que el tamaño de las estructuras de la siringe covaría con el tamaño corporal (Baptista 1996; Lambrechts 1996, Riede y Goller 2014), la teoría predice que aves de mayor tamaño corporal producirán vocalizaciones de menor frecuencia[1], es decir de mayor longitud de onda (Bradbury y Vehrencamp 1998, Riede y Goller 2014).

En 1980, Walschläger comparó las vocalizaciones de 90 especies de paseriformes de Europa y encontró que efectivamente la frecuencia central de su canto correlacionaba negativamente con su peso corporal. Resultados similares se obtuvieron al comparar diversas especies de aves, en paseriformes (Price et al. 2006, Ryan y Brenowitz 1985, Seddon 2005) y también en otros grupos como palomas (Tubaro y Mahler 1998) y tinamiformes (Bertelli y Tubaro 2002). En cambio, los resultados obtenidos al comparar especies cercanamente emparentadas o a nivel intraespecífico son contradictorios. Appleby y Redpath (1997) encontraron que individuos de mayor tamaño en una especie de lechuza (*Strix aluco*) producían frecuencias menores, de acuerdo con lo descripto anteriormente. Lo mismo se encontró en otros no-paseriformes como *Gavia immer* (Mager et al. 2007) y también en paseriformes como *Hirundo rustica* (Galeotti et al. 1997), *Luscinia svecica*; (Turčocová et al. 2010) y *Malurus coronatus* (Hall et al. 2013). Sin embargo, las subespecies de mayor tamaño de una especie de pinzón de Darwin (*Geospiza difficilis*; Bowman 1979) y de una especie de tangará (*Piranga rubra*; Shy 1983) producen cantos con frecuencias más altas; mientras que no se encontró relación entre frecuencias y tamaño corporal en machos de otras dos especies (*Serinus serinus* y *Junco hyemalis*, Cardoso et al. 2008).

Los resultados obtenidos en paseriformes oscines son de particular interés dado que existe una idea generalizada de que el aprendizaje vocal puede enmascarar el efecto de la restricción que impondría el tamaño corporal. Varios autores han planteado la necesidad de descartar el efecto del aprendizaje vocal utilizando como modelos especies donde éste no existe (Bertelli y Tubaro 2002) o analizando sólo vocalizaciones innatas, como las llamadas (en contraposición a los cantos, ver Martin et al. 2011). Sin embargo, un trabajo reciente encontró que el tamaño de los labia escala directamente con el tamaño corporal, y a su vez correlaciona negativamente

[1] En términos de percepción auditiva, sonidos más graves.

con las frecuencias fundamentales del canto en 8 especies con aprendizaje vocal (Riede y Goller 2014).

2.1.3 Efecto del tamaño del pico

Al estudiar aves vocalizando en una atmósfera enriquecida en helio y depletada de nitrógeno se encontró que el canto presentaba una estructura de armónicos[2] normalmente ausentes cuando las aves cantaban en condiciones atmosféricas regulares (Nowicki 1987). Esto mostró que, si bien las propiedades esenciales de las vocalizaciones son definidas a nivel de la siringe, los sonidos son luego modificados en su paso por el tracto vocal supra-siríngeo (tráquea, laringe, pico), que actúa como un resonador filtrando la mayor parte de la estructura espectral de la señal acústica.

El tracto vocal como resonador actuaría en un rango muy corto de frecuencias si su volumen fuera constante. Las aves pueden hacer ciertos cambios en su tracto vocal para coordinar de forma activa las propiedades de filtrado del tracto vocal con los sonidos producidos en la siringe (Nowicki 1987, Nowicki y Marler 1988, Gaunt y Nowicki 1998). Esta reconfiguración se lograría mayormente modificando el grado de apertura del pico. Por ejemplo, en dos especies de paseriformes de la familia Emberizidae (*Zonotrichia albicollis* y *Melospiza georgiana*) se encontró que las frecuencias de las notas del canto correlacionaban de forma positiva con la apertura del pico (Westneat et al. 1993). En una especie de ganso, *Branta leucopis* (Anseriformes: Anatidae), se vio que los individuos que vocalizan con el pico más abierto enfatizan frecuencias más altas (Hausberger et al. 1991). Esto indicaría que un tracto vocal más corto enfatiza las frecuencias más altas de una señal. Congruentemente con esto, Palacios y Tubaro (2000) encontraron una relación negativa entre las frecuencias y el largo del pico (controlado por el tamaño corporal) al comparar las vocalizaciones de 46 especies de trepadores (Passeriformes: Furnariidae).

Además de su influencia en las frecuencias de las vocalizaciones, la morfología del pico también podría afectar los aspectos temporales del canto, ya que la velocidad

[2] Toda señal periódica no sinusoidal puede descomponerse en un espectro de frecuencias formado por una frecuencia fundamental y un set de múltiplos enteros de la frecuencia fundamental, denominados "armónicos".

con la que se puedan realizar los mencionados cambios de apertura del pico dependerá en gran medida del tamaño y la musculatura del mismo. Por ejemplo, en varias especies de aves que producen trinos (sucesión rápida de notas similares o iguales en todo o una parte del canto) se ha visto que las especies o individuos con picos de mayor tamaño producen trinos donde las notas se producen a tasas más lentas (Podos 2001, Podos et al. 2004b, Huber y Podos 2006). Además, se ha mostrado que existe un compromiso o "trade-off" entre el ancho de banda (es decir, la diferencia entre las frecuencias máxima y mínima) que cubren las notas del trino y la rapidez con que tales notas son emitidas (Podos 1997, Wilson et al. 2014). Por un lado, esto se debería a que una modulación rápida en frecuencia como la que implica un trino que cubra un amplio rango de frecuencias requeriría cambios rápidos en la tensión de los tejidos de la siringe, que es la fuente principal de las frecuencias fundamentales del canto. Pero además, también se requeriría una rápida modificación de la apertura del pico para variar el largo total del tracto vocal, lo cual es necesario para acompañar los cambios en la frecuencia fundamental producida por la siringe (Nowicki et al. 1992; Podos 1997; 2001). La velocidad de estos cambios de configuración del pico está limitada por el tamaño del mismo (Podos et al. 2004b) y algo similar podría suceder con los tejidos de la siringe, cuyo tamaño correlaciona con el tamaño corporal.

El estudio de la relación entre los caracteres del canto con la morfología del pico es particularmente interesante porque, a diferencia de la siringe, el pico está involucrado en otro proceso vital como es la alimentación. En tres especies aves se han encontrado diferencias entre formas conespecíficas en el tamaño y forma del pico, que a su vez están relacionadas con diferencias vocales (*Loxia curvirostra*, Parchman et al. 2006, Edelaar et al. 2008; *Geospiza fortis*, Huber et al. 2007, Hendry et al. 2008; *Carpodacus mexicanus*, Badyaev et al. 2008). Estas diferencias morfológicas responderían a adaptaciones para el consumo de semillas de diferentes tamaños y durezas. Es decir que al menos parte de la variación en sus señales acústicas estaría respondiendo de manera indirecta a procesos selectivos sobre aspectos de la biología del ave no relacionados al canto, en este caso la divergencia ecológica (Schluter 2000, Podos 2001, Podos y Nowicki 2004).

2.1.4 Efecto del ambiente

Si bien el canal acústico es uno de los que permite la comunicación a larga distancia, el alcance de un sonido tiene un límite en términos de distancia, y esto se debe en parte a que la onda sonora va perdiendo energía a medida que se transmite, de manera proporcional a la distancia que recorre. Además los diferentes ambientes en los que los animales se comunican ofrecen fuentes adicionales de atenuación y de otras formas de degradación y/o modificación de una señal sonora, en función de sus características particulares. En el caso del canto, se ha visto que en general las especies de ambientes cerrados (selvas, bosques) poseen señales de frecuencia menor y notas más separadas que las de ambientes abiertos, como pastizales o sabanas (Morton 1975, Ryan y Brenowitz 1985, Wiley 1991, Tubaro y Lijtmaer 2006). Estas diferencias suelen ser interpretadas como adaptaciones para minimizar la degradación sufrida por la señal al atravesar su ambiente nativo (Hipótesis de Adaptación Acústica o HAA, Morton 1975). En ambientes cerrados la principal fuente de degradación sonora serían las reverberaciones causadas por los troncos, hojas y demás elementos de la vegetación que pueden llenar los espacios entre las notas con ecos, modificando la señal original y potencialmente complicando el reconocimiento de la misma por el receptor (Wiley y Richards 1978, 1982, Richards y Wiley 1980) por lo que la HAA predice que las aves deberán producir cantos con las notas más espaciadas temporalmente. En hábitats abiertos como llanuras o sabanas, predominaría el efecto de "celdas" o capas de aire a diferente temperatura o velocidad, que imponen fluctuaciones irregulares en la amplitud de la onda sonora. Como consecuencia, partes de la vocalización podrían perderse aleatoriamente (Wiley y Richards 1978, 1982, Richards y Wiley 1980), lo que favorecería que las aves de estos ambientes produzcan notas cortas con una alta tasa de repetición para generar así una señal redundante que transmita el mensaje de manera efectiva, aún cuando parte de la señal se pierda y no sea percibida (Brown y Handford 1996). Al estudiar la relación entre las características de las vocalizaciones y de los ambientes, se han encontrado varios casos consistentes con estas predicciones (Morton 1975, Anderson y Conner 1985, Wiley 1991, Badyaev y

Leaf 1997, Tubaro y Lijtmaer 2006), aunque también se ha visto que el factor ambiental no sería de principal importancia en el diseño de las señales vocales de ciertas especies (ver por ejemplo, Mason y Burns 2015), incluyendo a uno de los Cardinalinos Azules, *Passerina cyanea* (Hylton y Godard 2001).

Así como ambientes diversos favorecerían diferentes estructuras temporales, no ocurriría lo mismo con los aspectos espectrales (es decir, las frecuencias utilizadas): siempre que el ave esté cantando a por lo menos 1 m del suelo, las frecuencias bajas maximizarían la transmisión del sonido en diferentes tipos de ambientes (Wiley y Richards 1982). Por lo tanto, la variación en los aspectos espectrales del canto estaría relacionada con otros factores. Consistentemente con esto, las evidencias sobre la influencia del tipo de ambiente en las frecuencias de las vocalizaciones son contradictorias. Varios estudios han encontrado que las especies de ambientes cerrados poseen frecuencias más bajas y anchos de banda menores que las de hábitats abiertos (Morton 1975, Shy 1983, Wiley 1991, Tubaro y Lijtmaer 2006), mientras que en otras especies se ha encontrado lo opuesto (Nottebohm 1975, Handford y Lougheed 1991, Tubaro y Segura 1994). Incluso en especies de amplia distribución geográfica que ocupan ambientes variados, como *Zonotrichia capensis*, se han encontrado patrones contrapuestos en diferentes regiones (Handford y Lougheed 1991, Tubaro y Segura 1994).

2.1.5 La variación en el canto entre los Cardinalinos Azules

Las especies de la familia Cardinalidae se destacan por la complejidad de sus cantos, y algunas ya han sido objeto de estudios bioacústicos. Los miembros del género *Passerina* han sido más estudiados que los de los géneros *Cyanocompsa*, *Cyanoloxia*, y *Amaurospiza*. En particular, *P. cyanea* ha sido modelo de estudio de la variación geográfica en el canto (Shiovitz y Thompson 1970), aprendizaje (Margoliash et al. 1991) e influencia del ambiente (Hylton y Godard 2001) en la evolución del canto.

En 1968, Thompson llevó a cabo una primera descripción del canto de las especies del género *Passerina*, incluyendo cinco de las seis que en ese momento formaban el género. *P. caerulea* era considerada parte de otro género (*Guiraca*), y *P.*

rositae[3] nunca había sido grabada. Thompson (1968) propuso que, a pesar de que el canto fuera un carácter mucho más lábil que otros como la morfología, las especies más cercanamente emparentadas tendrán también rasgos vocales más similares. Encontró que *P. amoena* y *P. cyanea* se parecían más entre sí en la forma general de las notas o elementos que forman el canto, en la prevalencia de notas compuestas (ver más adelante), y en que las notas suelen repetirse 2 o 3 veces antes de pasar a otra nota. Además, los individuos que analizó de ambas especies presentaban en general un único tipo de canto, y que de haber variaciones intra-individuales, éstas consistían simplemente en que una de las notas finales a veces no era cantada. Por otro lado, *P. ciris* y *P. leclancherii* se semejan en la estructura general del canto, donde se alternan notas de bajas y altas frecuencias, de las cuales pocas o ninguna son compuestas (Thompson 1968).

2.1.6 Objetivos

El presente capítulo tiene por objetivo describir los patrones de variación vocal entre todas las especies del clado y poner a prueba las hipótesis de que el tamaño corporal, la morfología del pico y el tipo de ambiente son factores que han tenido influencia en la evolución del canto de los Cardinalinos Azules.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Análisis acústicos

Las grabaciones analizadas en este trabajo fueron obtenidas de la Colección Nacional de Sonidos Naturales del Museo Argentino de Ciencias Naturales (incluyendo algunas grabaciones realizadas en el marco del presente trabajo), y de las fonotecas del Florida Museum of Natural History (Florida, EE.UU.), el Borror Laboratory of Bioacoustics, Ohio State University (Ohio, EE.UU.) y la Macaulay Library of Natural

[3] Casi 50 años después, los registros vocales de esta especie sigan siendo muy escasos.

Sounds, Cornell University (New York, EE.UU.). También se utilizaron grabaciones publicadas en compilaciones comerciales y otras provistas personalmente por sus autores (ver Apéndice I). Se analizó un canto por individuo de todas las especies del clado, cubriendo la mayoría de las subespecies (ver cantidad de individuos analizados por especie en la tabla 2.1).

Se utilizaron grabaciones en formato .wav o aiff digitalizadas a una tasa de 44.1 kHz. En el caso de los registros encontrados en Xeno-Canto, que están publicados en versiones comprimidas (formato mp3), sólo se incluyeron en el análisis versiones originales de la grabación en formato no comprimido (.wav o .aiff) provistas por los autores.

Las grabaciones fueron analizadas con el programa Raven v1.4 (Bioacoustics Research Program 2011), con los siguientes parámetros: ventana de tipo Hann, tamaño de ventana y transformada de Fourier de 512 muestras; "overlap" del 50% (resultando en un "hop size" de 256 muestras); y un "grid spacing" 86.1 Hz. Para cada canto, se calcularon las siguientes variables (ver figura 2.1):

1. **Frecuencia mínima (FMin):** Frecuencia más baja alcanzada durante el canto.
2. **Frecuencia máxima (FMax):** Frecuencia más alta alcanzada durante el canto.
3. **Ancho de banda (Band):** Diferencia entre la frecuencia mínima y la máxima.
4. **Frecuencia enfatizada (FEnf):** es la frecuencia con mayor amplitud en el canto. Se obtuvo utilizando la opción "Max Frequency" en Raven 1.4.
5. **Duración del canto (DCanto):** Tiempo transcurrido desde el comienzo de la primera nota hasta el final de la última nota.
6. **Número de notas (NNotas):** Se consideró como una nota a todo trazo continuo en el eje temporal del espectrograma, o bien a trazos discontinuos separados por un intervalo no mayor a 0.015 segundos. Las notas formadas por trazos discontinuos (pero separados por menos de 0.015 segundos) se denominan "notas compuestas".
7. **Duración promedio de las notas (DNota):** Tiempo transcurrido desde el comienzo hasta el final de una nota, promediado para todas las notas de un canto.

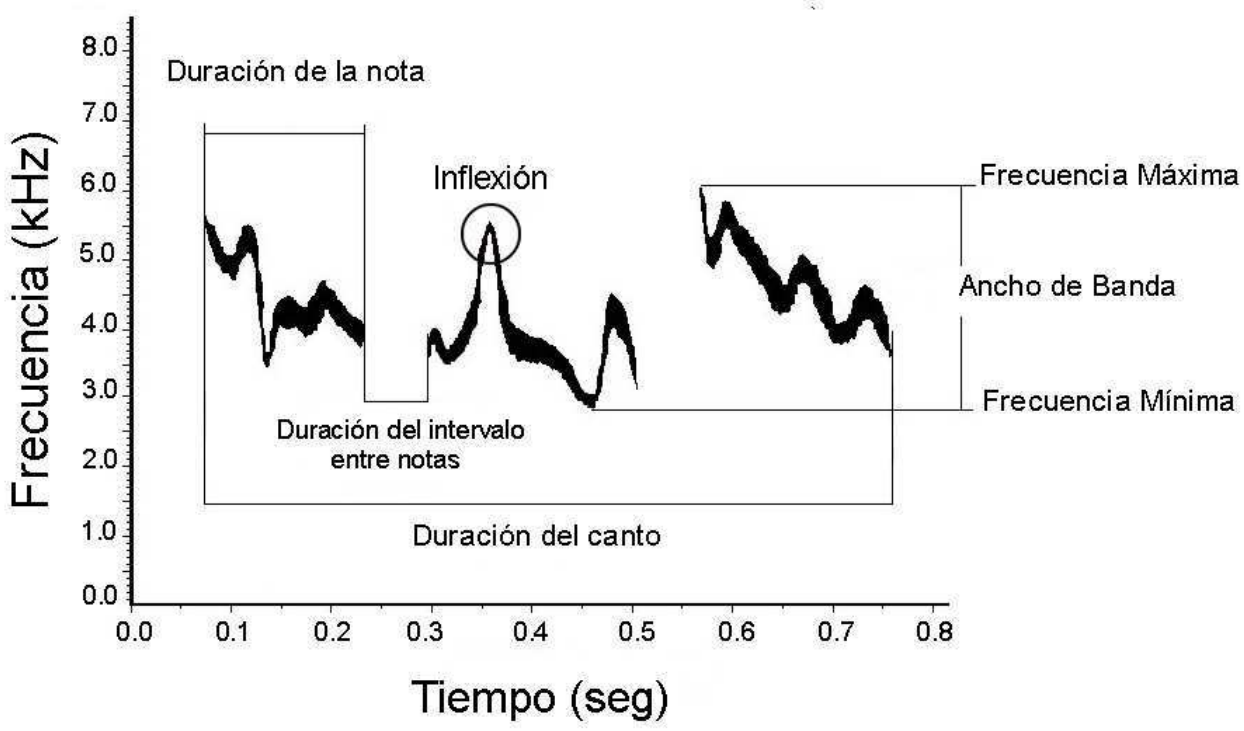

Figura 2.1: Parte de un espectrograma de *Cyanocompsa brissonii argentina* mostrando los parámetros medidos sobre cada canto.

8. **Duración promedio del intervalo entre notas (DInter):** Tiempo transcurrido entre el final de una nota y el comienzo de la siguiente, promediado para todos los intervalos de un canto.
9. **Tasa de notas (TNota):** Número de notas por segundo, calculado como NNotas/Dcanto.

Dado que se trata de un número alto de variables, muchas de ellas correlacionadas, se efectuó en primer lugar un Análisis de Componentes Principales (PCA), el cual permite resumir la información que cada una aporta en unas pocas nuevas variables (componentes principales o PCs), independientes entre sí. De esta manera, el PCA puede revelar diferencias generales en la estructura del canto que involucren a más de una variable. Los PCs fueron rotados para maximizar la correlación de las variables originales con cada componente (rotación de tipo Varimax normalizada). Los PCs resultantes fueron utilizados para poner a prueba la existencia

de diferencias a distintos niveles (entre subclados y entre especies) mediante el test de t de Student o el análisis de la varianza (ANOVA) de un factor, según la cantidad de grupos en estudio. En los casos donde no se cumpliera el supuesto de homogeneidad de varianza (puesto a prueba mediante el test de Levene), se calcularon los estadísticos de Welch correspondientes (Welch t para la comparación de dos grupos o Welch F para comparar más de dos grupos). En las comparaciones de más de dos grupos, se determinó entre cuáles existen diferencias significativas mediante contrastes a posteriori de Tukey y de Bonferroni (o con la corrección de T3 de Dunnett en los casos donde no hubiera homogeneidad de varianzas). Estos análisis fueron realizados utilizando los programas "Statistica 8.0" (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA) y "SPSS 15.0" (SPSS, Chicago, Illinois, EE.UU) para Windows.

2.2.2 Morfología

En el presente capítulo se utilizó el peso corporal como estimador del tamaño del cuerpo. Si bien estos dos parámetros no necesariamente se correlacionan de manera directa[4], el peso corporal es la medida univariada preferida del tamaño del cuerpo en aves (Freeman y Jackson 1990). Además, muchos estudios previos que analizan el efecto del tamaño corporal en las propiedades del canto han utilizado el peso (Wallschläger 1980; Tubaro y Mahler 1998; Bertelli y Tubaro 2002; Seddon 2005, Mason y Burns 2015), lo que hace que este parámetro sea útil a la hora de comparar los resultados de diferentes estudios.

Para calcular el peso corporal promedio de cada especie se solicitaron datos de peso de individuos de las especies en estudio a diversas instituciones (ver Apéndice II) y también se obtuvieron datos de bibliografía (Belton 1984, Reinert et al. 1996, Verea et al 1999) y a través del portal VertNet (www.vertnet.org, ver también Apéndice II). Se utilizaron datos sólo de ejemplares machos. Los individuos no sexados, catalogados

[4] Algunos autores consideran que la mejor forma de representar el tamaño del cuerpo es a través de una combinación de varias medidas del cuerpo, tales como la longitud del cráneo, la quilla, del ala y del tarso, y el peso (Rising y Somers 1989; Freeman y Jackson, 1990; Piersma y Davidson 1991). Sin embargo, no siempre es posible obtener tales mediciones (en particular de elementos esqueléticos).

como juveniles y/o sin datos de procedencia fueron descartados. Se calculó el peso promedio para cada especie.

Para las mediciones del pico, se utilizaron pieles de estudio pertenecientes al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina), California Academy of Sciences (San Francisco, EEUU), Museum of Vertebrate Zoology, University of Califronia (Berkeley, EE.UU.) y American Museum of Natural History (Nueva York, EE.UU., ver Apéndice III). Se seleccionaron ejemplares machos adultos en perfectas condiciones de mantenimiento, para los que se contara con información precisa acerca de la localidad de captura. A pesar de que el pico puede sufrir un leve encogimiento debido a la deshidratación, las mediciones de esta estructura en una piel de estudio pueden considerarse equivalentes a las del ejemplar vivo (Baldwin et al. 1931). Utilizando un calibre digital ROK modelo DC-122A, con una resolución de 0.01 mm, se tomaron las siguientes medidas sobre cada piel de estudio:

1. **Largo del culmen expuesto:** desde el punto donde las plumas de la frente en su posición natural dejan de cubrir el culmen en línea recta hasta la punta del culmen (figura 2.2A).
2. **Alto del pico en la base:** desde la base del culmen expuesto (que es generalmente el punto más alto del culmen) hasta el borde inferior del ramus de la mandíbula inferior (figura 2.2B).
3. **Ancho del pico en la base:** desde la comisura del pico de un lado hasta la comisura del lado opuesto (figura 2.2C).

También se calcularon las medias para cada especie de cada medida del pico y se encontró que correlacionan fuertemente con el peso corporal (Pearson $r > 0.8$ y $p < 0.001$ en los tres casos). Con los valores promedio por especie de peso corporal y de las medidas de pico (dado que las mediciones no provenían de los mismos ejemplares) se calcularon los residuos de la regresión del alto, ancho y largo de pico en función del peso. Se utilizó una regresión de eje principal (MAR, por Major Axis Regression), dado que tanto el pico como el peso fueron medidos con error. Mientras que los cuadrados mínimos ordinarios (OLS, por Ordinary Least Squares) minimizan la suma de los

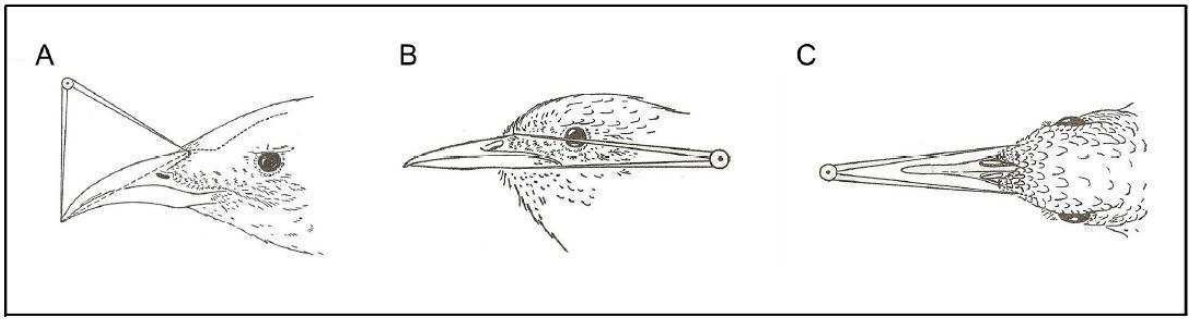

Figura 2.2: Medidas tomadas sobre el pico de las pieles de estudio. A) Largo del culmen expuesto. B) Alto del pico en la base. C) Ancho del pico en la base. Tomado de Baldwin *et al*. 1931.

cuadrados de la diferencia entre el valor predicho y el observado, MAR minimiza la suma de los cuadrados de la distancia perpendicular entre cada punto y la línea de regresión.

2.2.3 Ambiente

Las especies en estudio fueron asignadas a tres tipos de ambientes, abierto, semiabierto o cerrado, de acuerdo al ambiente primario designado para cada una de ellas según Stotz (1996). En total, tres especies fueron asignadas a un tipo de ambiente abierto (*Passerina amoena*, *P. ciris* y *P. versicolor*), cinco especies a un tipo de ambiente semiabierto (*Cyanocompsa brissonii*, *Cyanoloxia glaucocaerulea*, *P. caerulea*, *P. cyanea* y *P. leclancherii*) y cinco especies a un tipo de ambiente cerrado (*Amaurospiza concolor*, *A. moesta*, *C. cyanoides*, *C. parellina* y *P. rositae*).

2.2.4 Relación con las variables acústicas

Una forma de poner a prueba si dos caracteres biológicos están relacionados evolutivamente es calculando la correlación que existe entre los valores que estos caracteres asumen para distintas especies. Sin embargo, debido a las relaciones de ancestralidad común entre ellas, las especies pueden no representar puntos independientes en este tipo de estudios (Felsenstein 1985), violando así uno de los

supuestos básicos de la mayor parte de los tests estadísticos (Paradis 2014). Esto implica que al calcular la correlación entre dos variables biológicas se podría obtener un resultado significativo como producto del hecho de que especies más cercanamente emparentadas poseen valores más similares entre sí para los caracteres en estudio (ver figura 2.3) y no debido a que la evolución de los caracteres esté realmente relacionada.

Existen diferentes métodos que permiten identificar y descontar estos efectos filogenéticos. En el presente capítulo, la existencia de una relación de las variables acústicas con posibles predictores (el peso corporal, las medidas del pico y el tipo de ambiente) fue puesta a prueba mediante regresión filogenética de cuadrados mínimos generalizados (o PGLS, por Phylogenetic Generalised Least Squares, ver Martins y Hansen 1997). Este análisis fue propuesto incialmente por Grafen (1989) y, en términos generales, puede considerárselo como una regresión ponderada (Symonds y Blomberg 2014). En una regresión de OLS tradicional, cada punto independiente contribuye de manera equitativa a la estimación de la línea de regresión. En un PGLS se le resta peso a los puntos (es decir, cada especie) en función de su historia evolutiva compartida con el resto de las especies. Para hacer esto, el PGLS incorpora al análisis la matriz de varianza-covarianza entre los residuos de la ecuación de regresión, donde la covarianza entre los residuos de cada par de especies se calcula en función de la cantidad de ramas (y su largo) que comparten dichas especies (Symonds y Blomberg 2014). Si la covarianza entre residuos fuera igual a 0, los resultados de un PGLS serían idénticos a los de una regresión de OLS. El PGLS, a diferencia de otros métodos comparativos filogenéticos como los contrastes independientes de Felsenstein (1985) permite el uso de una variable predictora categórica (Symonds y Blomberg 2014).

Para llevar a cabo este análisis es necesario contar con una hipótesis de las relaciones filogenéticas entre las especies en estudio y del largo de las ramas que las conectan. En este caso, se utilizó el árbol de especies y largo de ramas mostrados en la figura 2.4, derivado del árbol de especies obtenido por Bryson et al. (2014) en base a loci mitocondriales y nucleares. Los análisis se llevaron a cabo en R 3.1.1 (R Development Core Team 2014), utilizando en principio los paquetes “ape 3.3” (Paradis

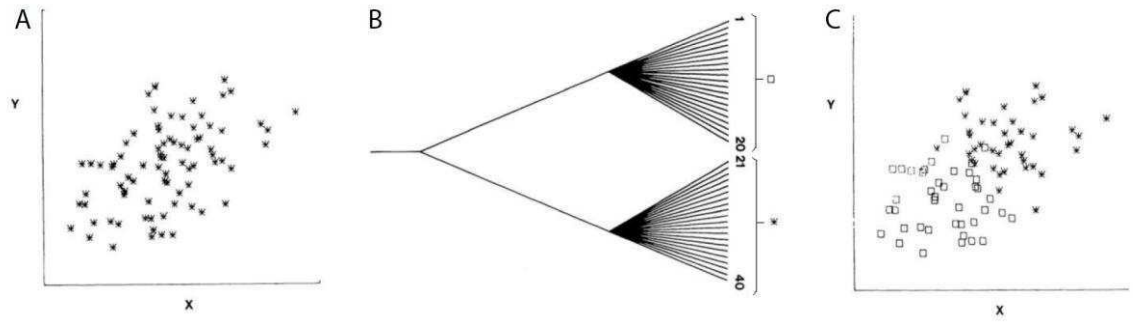

Figura 2.3: Ejemplo hipotético de una relación significativa entre dos caracteres biológicos (A). Al examinar las relaciones filogenéticas entre los puntos (B) se observa que las especies más cercanamente emparentadas (1 a 20 por un lado y 21 a 40 por el otro) presentan valores más similares entre sí (C). Modificado de Felsenstein (1985).

et al. 2004) y "geiger" (Harmon et al. 2008), que permiten incorporar la hipótesis filogenética mostrada en la figura 2.4 y los largos de rama.

A continuación, se calcularon las regresiones PGLS de cada variable acústica en función del peso, de los residuos de cada medida del pico y del tipo de ambiente. Para ellos se utilizaron los valores promedio de cada variable por especie y cada una de las tres categorías de tipo de ambiente (cerrado, semiabierto o abierto). El análisis se realizó implementando la función "gls" del paquete "nmle" (Pinheiro et al. 2015), asumiendo un modelo de evolución de tipo "Brownian motion", donde la cantidad de cambio evolutivo a lo largo de una rama es proporcional al largo de dicha rama (Symonds y Blomberg 2014). El supuesto de normalidad de los residuos se puso a prueba mediante la inspección visual de los qq-plot de los residuos de la regresión y mediante el test de Lilliefors. El supuesto de homogeneidad de varianza se puso a prueba mediante la inspección visual de los gráficos de los residuos en función de los valores ajustados al modelo. Se aplicó una transformación logarítmica (en base 10) a las variables acústicas y al peso para cumplir con el supuesto de normalidad de los residuos.

Para evaluar si la relación entre las variables dependientes (acústicas) e independientes continuas (peso y residuos del pico) era significativa, se puso a prueba mediante un test de t de Student si la pendiente de la regresión resultaba diferente de

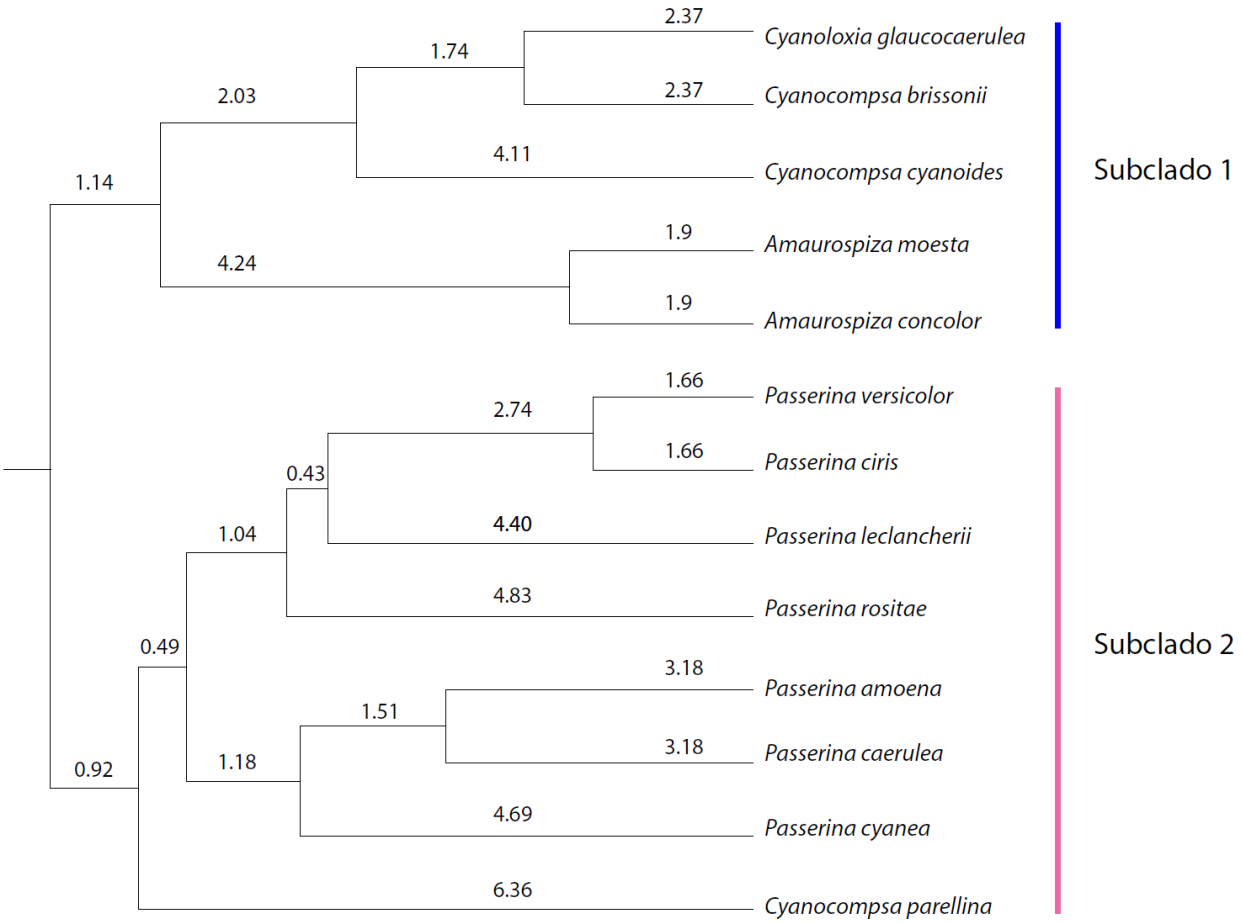

Figura 2.4: Relaciones entre las especies del clado. Basado en el árbol multilocus (es decir, considerando marcadores nucleares y mitocondriales) de Bryson et al. (2014). Sobre cada rama se muestra su longitud (en millones de años) de acuerdo a las estimaciones de Bryson et al. (2014) y que fueron utilizadas para los análisis de PGLS. Se señalan además los dos subclados en que puede dividirse al grupo.

0. Para evaluar la relación con la variable predictora categórica (tipo de ambiente) se utilizó un ANOVA.

2.2.5 Relación de las variables acústicas con el tamaño corporal a nivel individual

Usando una de las especies del grupo, se puso a prueba la existencia de una correlación entre tamaño corporal (usando el peso como estimador de tamaño) y variables del canto a nivel individual. Para ello, se utilizaron grabaciones de individuos de *Cyanocompsa brissonii* de la provincia de Corrientes, que también fueron

capturados y pesados (ver Capítulo 6 para mayores detalles de las localidades de muestreo).

Los individuos fueron localizados auditivamente, o bien haciendo playback en áreas que parecieran propicias para la especie. Los machos de *C. brissonii* suelen percharse en un punto alto de un árbol desde el cual vocalizan durante un período de tiempo variable y luego se desplazan hasta otro punto cercano desde donde vuelven a vocalizar. Estos recorridos se repiten de manera predecible y dentro de un área limitada. Para cada individuo, se colocaron redes de niebla interceptando dichos trayectos y se los grabó antes de atraerlos hacia las redes. Las grabaciones fueron realizadas con un grabador digital Tascam HD (Teac America Inc., Montebello, CA, EE.UU.) y un micrófono direccional Sennheisser K6ME67 (Sennheiser electronic GmbH y Co. Wedemark, Alemania). En varias ocasiones el individuo no pudo ser atrapado en el mismo momento en que fue encontrado, por lo cual las redes se dejaron en el sitio y se volvieron a visitar al cabo de unas horas o al día siguiente. En estos casos, al volver al área se atrajo a los animales y se estimuló el canto con playback. Los individuos fueron grabados teniendo registro visual de los mismos e inmediatamente antes de ser atraídos a las redes, de manera de tener certeza de que el canto perteneciera al individuo colectado, dado que los mismos no estaban anillados. Para el playback se utilizó el canto del mismo individuo ya grabado previamente o la grabación correspondiente de Lopez-Lanús (2010). Si bien sería ideal utilizar en los análisis cantos espontáneos -ya que el playback puede modificar el comportamiento del ave- se priorizó tener certeza de que el canto registrado perteneciera al espécimen capturado. Dado que los individuos no estaban anillados, esto requirió en varias ocasiones atraer al ave al área donde las redes ya habían sido colocadas y estimular su canto con playback inmediatamente antes de ser capturados. Como una forma de evaluar si el uso de playback tuvo influencia en los cantos producidos por los individuos se inspeccionaron los sonogramas de aquellos individuos que pudieron ser grabados con y sin playback y no se detectaron diferencias en las notas utilizadas o el orden en que se produjeron. Como método adicional, se utilizó la función “Correlation” del programa Raven v1.4 (Bioacoustics Research Program 2011) para comparar la grabación utilizada para el playback tanto con los grabaciones de los individuos de

Corrientes generadas en el trabajo de campo aquí descripto como con grabaciones obtenidas previamente. Esta función del software toma dos espectrogramas y los alinea temporalmente de manera de optimizar la similitud entre ambos, maximizando la ecuación de correlación (ver apéndice IV). De esta manera se obtiene el valor máximo de correlación (C), es decir un valor adimensional entre 0 y 1 que provee una medida cuantitativa de similitud entre espectrogramas (siendo 1 el valor correspondiente a dos espectrogramas exactamente iguales). En el apéndice IV se muestran los valores de C obtenidos al comparar las grabaciones de individuos de Corrientes entre ellas y con la grabación utilizada para el playback.

Se calcularon correlaciones de Pearson entre las variables acústicas descriptas previamente y el peso corporal de estos individuos de Corrientes (n = 8). Este análisis fue realizado utilizando el programa "Statistica 8.0" para Windows (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

2.3 Resultados

2.3.1 Variación interespecífica en el canto

En la tabla 2.1 se muestran la media y el desvío estándar de las variables analizadas para cada especie, así como el coeficiente de variación de cada una de ellas.

El canto de las especies del grupo se caracteriza por sus notas variadas, que en general muestran una alta modulación en frecuencia, es decir cambios marcados en la tonalidad de la nota. La variación en las frecuencias emitidas se da tanto dentro de las notas como entre notas (ver por ejemplo figura 2.5), por lo cual las vocalizaciones de las especies de este grupo en general cubren amplios rangos de frecuencias (tabla 2.1).

En cuanto a las notas que conforman los cantos, se seguirá la nomenclatura utilizada previamente por Campagna et al. (2012). Son comunes las notas tipo "figuras", que presentan al menos una inflexión (es decir, puntos dentro de una misma nota en que las frecuencias que se van emitiendo cambian de crecientes a

Tabla 2.1: Media ± desvío estándar por especie para cada una de las variables acústicas analizadas en los grupos del clado, y coeficiente de variación de cada variable.

	N	FMin (kHz)	FMax (kHz)	Band (kHz)	FEnf (kHz)	DCanto (s)	DNota (s)	DInter (s)	NNotas	TNotas (s^{-1})
Amaurospiza concolor	5	2.67 ± 0.6	8.41 ± 0.48	5.73 ± 0.61	4.53 ± 0.66	1.47 ± 0.19	0.11 ± 0.02	0.08 ± 0.03	8.8 ± 2.59	5.93 ± 1.28
Amaurospiza moesta	12	2.49 ± 0.27	6.87 ± 0.66	4.39 ± 0.73	4.44 ± 0.42	1.27 ± 0.21	0.13 ± 0.01	0.07 ± 0.02	6.92 ± 1.24	5.44 ± 0.53
Cyanocompsa brissonii	57	2.07 ± 0.32	6.34 ± 0.95	4.26 ± 1.12	3.72 ± 0.37	2.59 ± 0.56	0.14 ± 0.02	0.08 ± 0.02	12.53 ± 3.3	4.84 ± 0.68
Cyanocompsa cyanoides	73	1.9 ± 0.5	5.86 ± 1.36	3.96 ± 1.62	3.32 ± 0.32	2.83 ± 0.62	0.17 ± 0.03	0.1 ± 0.03	11.23 ± 3.03	3.98 ± 0.77
Cyanocompsa parellina	10	2.17 ± 0.29	5.05 ± 0.48	2.88 ± 0.59	3.66 ± 0.38	1.43 ± 0.34	0.13 ± 0.03	0.08 ± 0.02	7.5 ± 2.37	5.17 ± 0.88
Cyanoloxia glaucocaerulea	9	2.17 ± 0.32	8.19 ± 1.31	6.02 ± 1.43	4.36 ± 0.49	3.06 ± 1.42	0.09 ± 0.02	0.06 ± 0.01	22.33 ± 11.39	7.34 ± 1.25
Passerina amoena	15	2.2 ± 0.29	9.49 ± 1.21	7.3 ± 1.27	5.08 ± 0.73	2.03 ± 0.63	0.11 ± 0.02	0.05 ± 0.01	13.33 ± 4.29	6.61 ± 0.84
Passerina caerulea	30	1.71 ± 0.22	7.09 ± 1.65	5.38 ± 1.76	3.45 ± 0.31	2.84 ± 0.60	0.12 ± 0.01	0.06 ± 0.01	16.37 ± 3.31	5.73 ± 0.77
Passerina ciris	28	2.35 ± 0.24	7.89 ± 0.89	5.54 ± 0.97	4.47 ± 0.61	2.17 ± 0.43	0.11 ± 0.01	0.06 ± 0.01	13.39 ± 2.82	6.19 ± 0.7
Passerina cyanea	25	2.16 ± 0.41	9.07 ± 1.02	6.91 ± 1.23	5.24 ± 0.6	2.8 ± 1.1	0.16 ± 0.02	0.07 ± 0.02	12.12 ± 3.93	4.48 ± 0.71
Passerina leclancherii	5	2.04 ± 0.26	7.37 ± 0.65	5.34 ± 0.78	4.2 ± 0.28	2.54 ± 0.33	0.12 ± 0.02	0.15 ± 0.02	9.8 ± 1.48	3.87 ± 0.52
Passerina rositae	2	2.09 ± 0.34	7.24 ± 0.15	5.15 ± 0.19	4.13 ± 0.97	4.72 ± 1.42	0.18 ± 0.01	0.1 ± 0.01	17.5 ± 6.36	3.67 ± 0.25
Passerina versicolor	13	2.02 ± 0.37	8.68 ± 0.96	6.66 ± 1.19	4.29 ± 0.35	2.65 ± 0.89	0.12 ± 0.01	0.08 ± 0.02	14.15 ± 4.51	5.36 ± 0.47
Coeficiente de variación	284	20.45	23.89	35.17	19.52	32.43	25.59	34.57	37.00	23.57

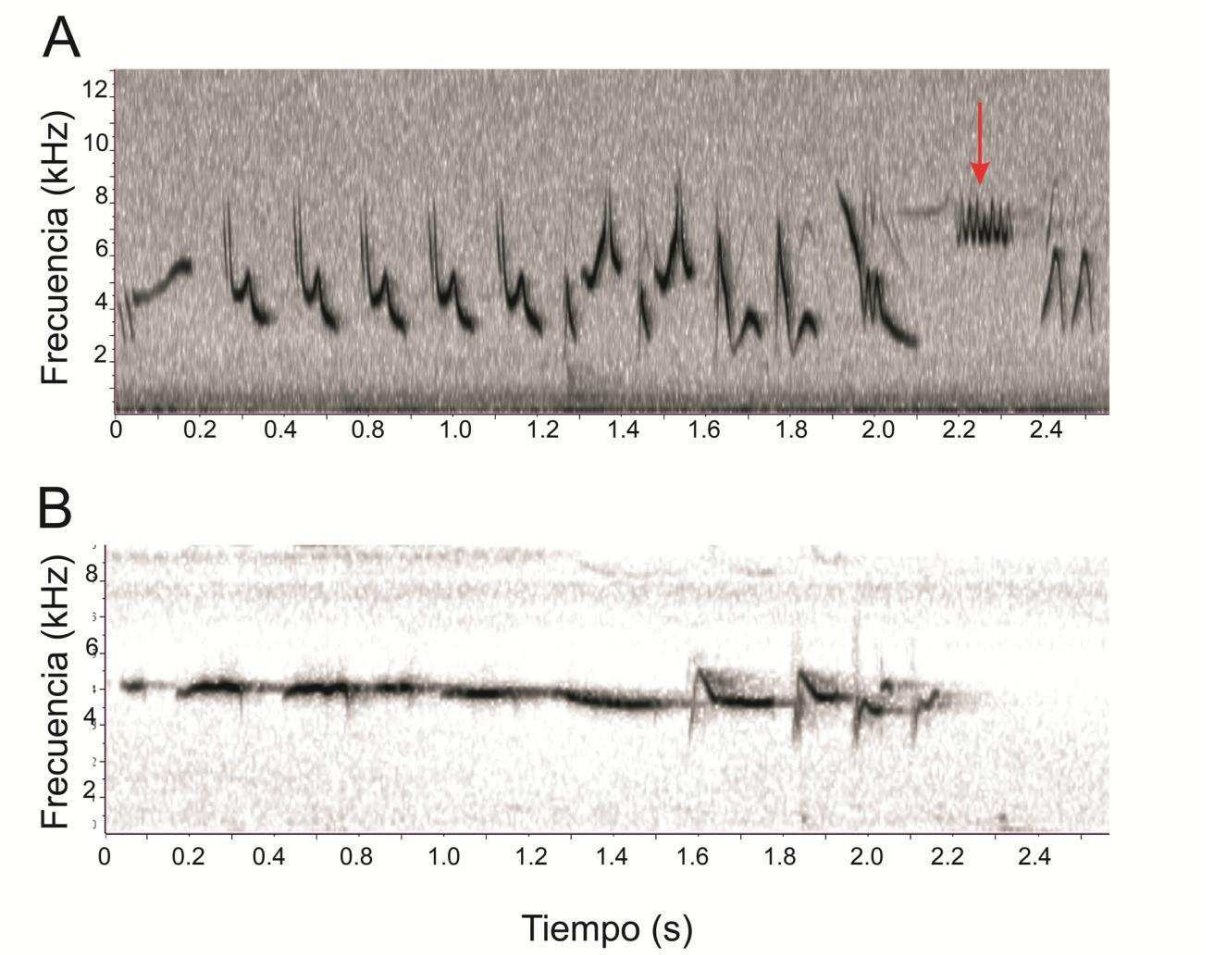

Figura 2.5: Canto de un ejemplar de *Passerina amoena* (A) y de *Cyanocompsa cyanoides* (B). La flecha indica una nota tipo "buzz".

decrecientes o viceversa, ver figura 2.1). Las notas donde las inflexiones dentro de una nota son muchas y se repiten a alta tasa, que aquí se denominarán "buzz" o zumbido son comunes entre las especies género *Passerina*, mientras que las otras especies del clado no presentan este tipo de notas (figura 2.5A). Por otro lado, son escasas las notas que abarcan una única o unas pocas frecuencias, de tipo "whistle" o silbido, excepto en el caso de *C. cyanoides* (ver figura 2.5B).

Las notas no son emitidas siguiendo un patrón o estructura particular, de modo que en general no forman sílabas (conjuntos de notas que siempre se producen juntos y en un mismo orden) ni es posible dividir a los cantos en partes, con dos excepciones. Por un lado, en *P. amoena*, *P. cyanea* y *P. versicolor* es muy común que una nota (simple o compuesta) o sílaba se repita dos o tres veces antes de pasar a otro tipo de nota (ver figura 2.5A). Las notas compuestas no son comunes en el resto de las

especies. La segunda excepción es *C. cyanoides*, donde en general las primeras notas siempre son de tipo "whistle" (una única frecuencia) y las siguientes son de tipo "figura", y por lo tanto podrían distinguirse dos partes en el canto de la gran parte de los individuos de esta especie (ver figura 2.5B). El rango de frecuencias de los cantos de las especies del clado es muy amplio, yendo de frecuencias mínimas cercanas a los 1.5 (*P. caerulea*, ver tabla 2.1) hasta frecuencias máximas de casi 10 kHz aproximadamente (*P. amoena*, tabla 2.1), es decir casi 10 veces más altas. Sin embargo, el ancho de banda promedio por especie nunca supera los 7.5 kHZ, siendo *P. amoena* la especie con el ancho de banda más amplio. Por otro lado, la frecuencia enfatizada promedio por especie para todo el clado se encuentra acotada entre los 3.5 y 5 kHz. Esta es la variable con menor coeficiente de variación de todas las analizadas.

En cuanto a la estructura temporal de los cantos, en general son breves, de no más de 5 segundos de duración promedio. La cantidad promedio de notas por canto es de entre 7 y 22 notas, y es la variable con el mayor coeficiente de variación de todas las consideradas. Las especies con menor y mayor número promedio de notas por canto son *Amaurospiza moesta* y *Cyanoloxia glaucocaerulea*, respectivamente. La tasa de notas, en cambio, está entre las 3.5 y 7.5 notas por segundo, y es la variable temporal con el menor coeficiente de variación. *C. glaucocaerulea* también resultó ser la especie con mayor tasa de notas, mientras que *P. rositae* es la especie que produce las notas a la tasa más lenta.

Para simplificar el análisis de la variación entre las especies y subespecies del clado teniendo en cuenta todos estos parámetros acústicos, se realizó un análisis de componentes principales que redujo el número de variables a tres componentes principales o PCs. Los PCs resultantes explican el 82% de la varianza observada (tabla 2.2). El primero de estos componentes explica el 31% de la varianza observada y correlaciona positivamente con la tasa de notas y negativamente con la duración de las notas y del intervalo entre notas. El segundo componente correlaciona positivamente con la frecuencia máxima del canto, el ancho de banda y la frecuencia enfatizada, mientras que el tercero correlaciona negativamente con la frecuencia mínima del canto y positivamente con la duración del canto y el número de notas. Estos últimos explican el 27% y 24% de la varianza observada respectivamente (tabla 2.2).

Tabla 2.2: Resultados del análisis de componentes principales realizado a partir de las 9 variables acústicas medidas sobre los cantos. En rojo se encuentran resaltados los coeficientes mayores a 0.70 (variables que correlacionan en mayor medida con cada componente principal o PC).

	PC1	PC2	PC3
FMin (kHz)	0.18	0.00	-0.73
FMax (kHz)	0.23	0.93	0.15
Band (kHz)	0.17	0.90	0.32
FEnf (kHz)	0.18	0.80	-0.26
DCanto (s)	-0.15	0.06	0.91
NNotas	0.51	0.14	0.78
DNota (s)	-0.91	-0.12	0.08
DInter (s)	-0.78	-0.26	0.01
TNotas (s^{-1})	0.95	0.20	-0.10
Proporción de la varianza explicada	30.6	27.41	24.22

En primer lugar se puso a prueba la variación en las vocalizaciones entre los dos grandes grupos en que puede dividirse el clado: (1) el comprendido por los géneros *Amaurospiza*, *Cyanoloxia* y *Cyanocompsa* (excepto *C. parellina*), de distribución principal en Centro y Sudamérica, y (2) el comprendido por las especies del género *Passerina*, que se encuentran mayormente en Norteamérica, junto con *C. parellina* (ver figura 2.4).

Se encontraron diferencias significativas entre los subclados para los dos primeros PCs (PC1: t_{282}= -4.64, $p < 0.001$; PC2: Welch $t_{204.45}$ = -8.47, $p < 0.001$). El subclado (2) tiene valores mayores para ambos PCs, lo que indica que las especies que lo forman tienen en general cantos con notas más cortas y separadas por intervalos más breves (menor DNotas y DInter) y producidas más rápidamente (mayor TNotas). Las vocalizaciones de estas especies también alcanzan frecuencias máximas y enfatizadas más altas y cubren rangos de frecuencia más amplios (mayor FMax, Band y FEnf, ver figura 2.6).

En el subclado 1 se encontraron diferencias significativas para los tres PCs (PC1: Welch $F_{4, 18.89}$ = 22.58; PC2: Welch $F_{4, 19.82}$ =19.76; PC3: $F_{4, 151}$ = 19.81; $p < 0.001$ en los

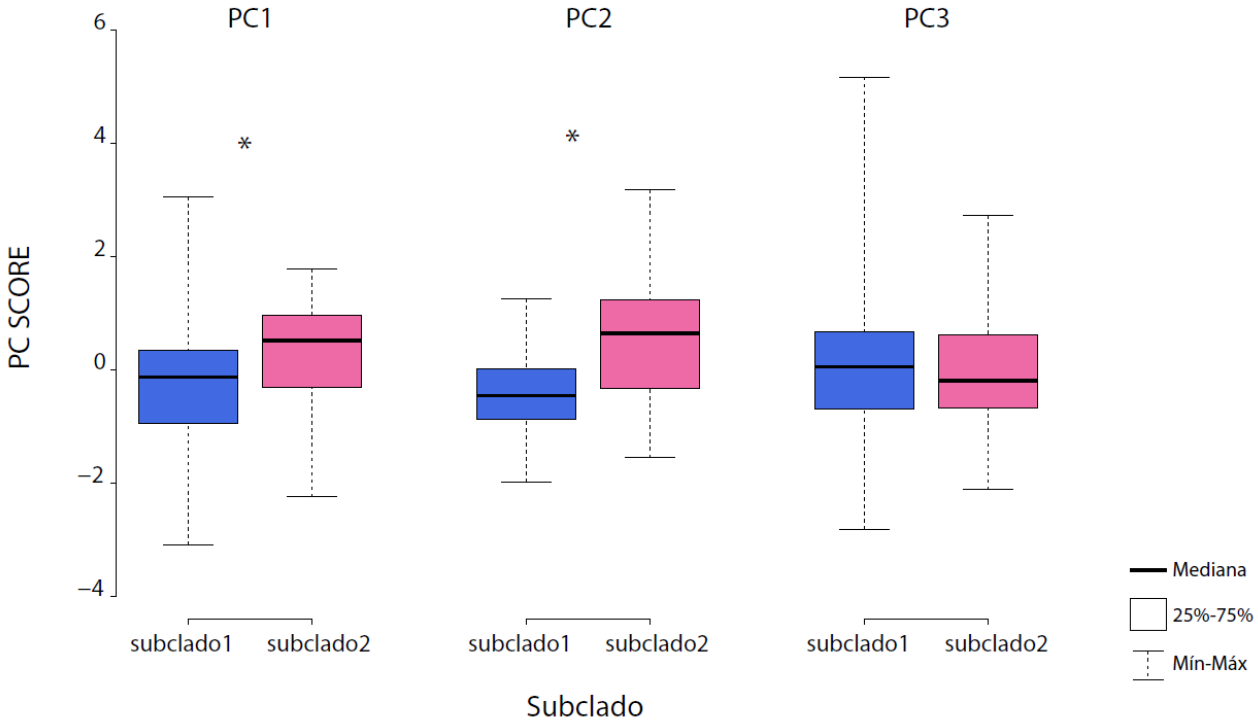

Figura 2.6: Box-plot de los valores para cada uno de los componentes principales (PC) de canto para los subclados 1 (n = 156) y 2 (n = 128). Aquellos que difieren significativamente ($p < 0.05$) se indican con *.

tres casos). *C. glaucocaerulea* posee el valor más alto para el PC1 (lo que representa notas e intervalos entre notas más cortos, y mayor número de notas por segundo), y *C. cyanoides* posee el valor más bajo (figura2.7A). El PC1 separa a *C. cyanoides* de casi todas las otras especies excepto *A. concolor*, y a *C. glaucocaerulea* también de todas las otras especies excepto *A. concolor*. El resto de las comparaciones no resultaron significativas.

El PC2 separa a las especies del género *Amaurospiza*, que poseen los valores más altos (mayores frecuencias máxima, enfatizada y ancho de banda) de las del género *Cyanocompsa*, que poseen los valores más bajos. Estas comparaciones son significativas. *C. glaucocaerulea* presenta valores intermedios para esta variable, y sólo difiere significativamente de *C. cyanoides* (figura2.7A).

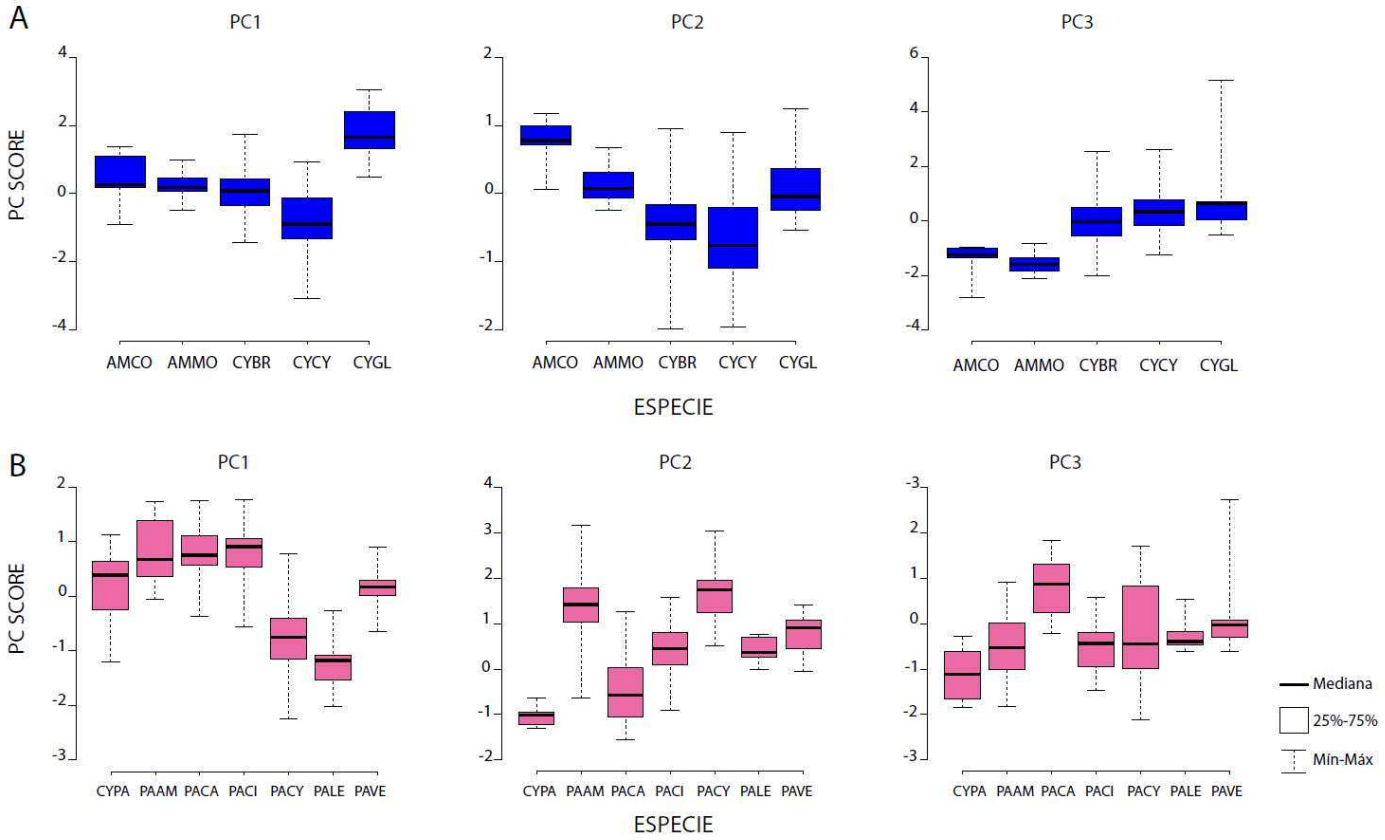

Figura 2.7: Box-plot de los valores para cada uno de los componentes principales (PC) de canto (PC Score) para las especies del subclado 1 (A) y las del sublclado 2 (B). AMCO = *Amaurospiza concolor*; AMMO = *A. moesta*; CYBR = *Cyanocompsa brissonii*; CYCY = *C. cyanoides;* CYGL = *Cyanoloxia glaucocaerulea*; CYPA = *C. parellina*; PAAM = *Passerina amoena*; PACA = *P. caerulea*; PACI = *P. ciris;* PACY = *P. cyanea*; PAVE = *P. veriscolor*.

El PC3 separa a las dos especies del género *Amaurospiza*, que poseen valores significativamente menores (cantos más breves con menos notas, y frecuencias mínimas más altas) que los de las restantes (figura 2.7A).

La especie *P. rositae* no fue considerada para los análisis estadísticos dado el bajo número de muestras (2 grabaciones). En el subclado 2 también se encontraron diferencias significativas para los tres PCs (PC1: $F_{6, 119} = 30.121$; PC2: Welch $F_{6, 34.39} = 82.82$; PC3: Welch $F_{6, 31.53} = 18.74$; $p < 0.001$ en los tres casos). El PC1 separa por un lado a *P. ciris*, *P. caerulea* y *P. amoena* (valores más altos de PC1) de *P. leclancherii* y *P. cyanea* (valores más bajos de PC1). *C. parellina* y *P. versicolor* presentan valores intermedios, que no difieren significativamente entre ellas ni de *P. amoena* o *P. caerulea* pero sí de las otras especies (figura2.7B). Para el PC2, *C. parellina* y *P.*

caerulea presentan los valores más bajos y difieren significativamente entre ellas y de todas las otras especies. *P. amoena* y *P. cyanea* presentan los valores más altos y sus diferencias con el resto de las especies resultaron significativas (excepto entre *P. amoena* y *P. versicolor*). *P. ciris*, *P. leclancherii* y *P. versicolor* poseen valores intermedios, que no difieren entre ellos.

La variación en el PC3 entre las especies del subclado 2 no presenta un patrón claro. Las comparaciones entre *P. caerulea* (la que presenta el valor más alto) y el resto de las subespecies son significativas (excepto con *P. versicolor*, ver figura 2.7B). *P. versicolor* también difiere significativamente de *C. parellina*, la especie con el valor más bajo para este PC, pero el resto de las comparaciones no resultaron significativas.

2.3.2 Relación entre las variables acústicas y diferentes factores

Las pendientes de las regresiones PGLS (ß) resultaron negativas y significativamente diferentes de 0 para tres variables relacionadas con las frecuencias utilizadas en el canto: la frecuencia mínima (ß = -0.23, t_{11} = -2.35, p = 0.039; figura 2.8A), la frecuencia máxima (ß = -0.42, t_{11} = -2.69, p=0.021; figura 2.8B) y la frecuencia enfatizada (ß = -0.42, t_{11} =-4.29, p = 0.0013; figura 2.8C). El resto de las variables acústicas no mostraron relación con el peso (p > 0.06 para todos los casos).

La duración del intervalo entre notas mostró una relación positiva (ß = 0.09) y significativa (t_{11} = 2.47, p = 0.031) con el residuo del largo del pico (figura 2.9A). La tasa de notas mostró una relación negativa (ß = -0.06) y marginalmente significativa (t_{11}= -2.22, p = 0.048) también con el largo del pico (figura 2.9B). El resto de las variables acústicas no mostraron relación con ninguna de las medidas del pico (p > 0.07 para todos los casos).

Ninguna de las variables acústicas mostró una relación significativa con el tipo de ambiente (p > 0.2 en todos los casos).

El análisis a nivel individual no encontró relación entre ninguna de las variables acústicas y el peso corporal (p > 0.22 en todos los casos).

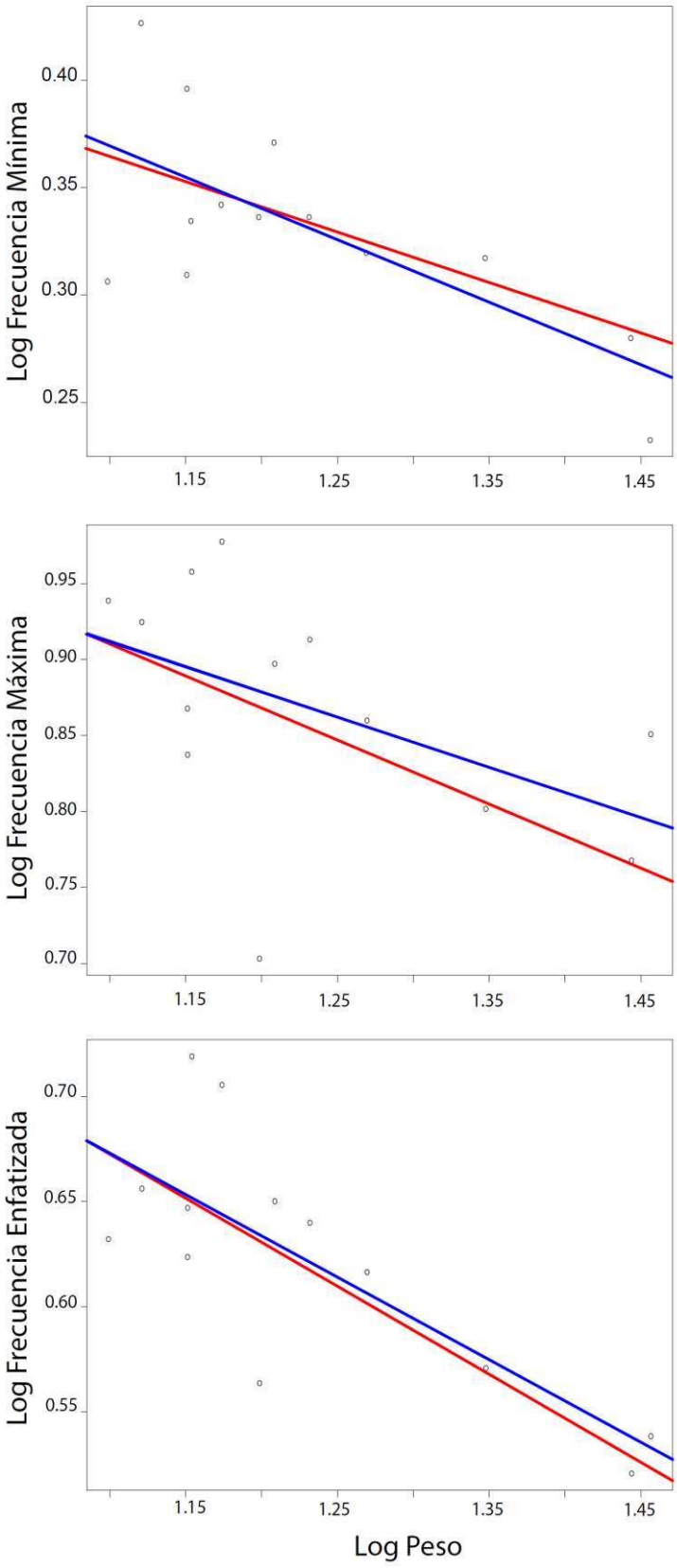

Figura 2.8: Frecuencia mínima (A), máxima (B) y enfatizada (C) del canto en función del peso corporal. En azul se muestra la línea de regresión que se obtendría por OLS y en rojo la corregida por PGLS.

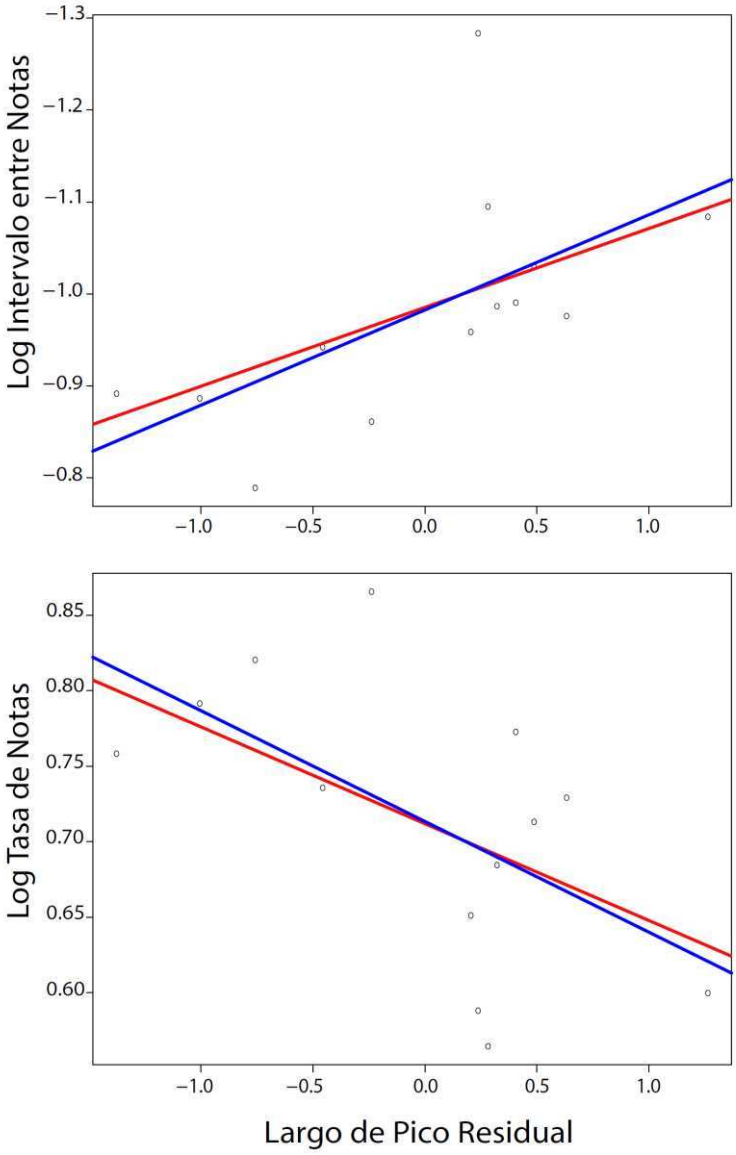

Figura 2.9: Duración del intervalo entre notas (A) y tasa de notas (B) en función del largo de pico corregido por el tamaño corporal. En azul se muestra la línea de regresión que se obtendría por OLS y en rojo la corregida por PGLS.

2.4 Discusión.

En el presente capítulo se estudió por primera vez la variación en el canto entre todos los Cardinalinos Azules, y la influencia que caracteres morfológicos y el tipo de ambiente que las especies habitan ha tenido en la evolución del canto.

En términos generales, se encontró que los parámetros relacionados a las frecuencias del canto presentan menor variabilidad que los parámetros temporales, lo cual coincide con resultados previos encontrados en otros paseriformes (Lavinia y Tubaro 2012) y en otros taxa, como anuros (Ryan 1988, Cocroft y Ryan 1995). Ryan (1988) y Cocroft y Ryan (1995) sugirieron que las frecuencias que puedan producirse van a estar limitadas por la morfología del órgano fonador mientras que la estructura temporal del canto podría depender más del control neurológico de la producción de sonidos. Si bien entre los Cardinalinos Azules la morfología también impone límites sobre ciertos aspectos temporales del canto, cada tipo de variable correlaciona con aspectos distintos de la morfología: las variables de frecuencia mostraron una correlación con el peso corporal mientras que algunos parámetros temporales estarían influenciados por el tamaño del pico (ver más adelante). Esto también podría explicar las diferencias en los niveles de variabilidad entre variables temporales y de frecuencia.

Debe tenerse en cuenta, además, que la importancia relativa de las relaciones filogenéticas o de ancestralidad común puede variar entre los distintos aspectos del canto y los factores que influyen en su evolución. Dentro de un grupo en estudio, algunos aspectos pueden responder en mayor medida a diferentes presiones de selección (o acumular variaciones neutras por procesos aleatorios) mientras que otros pueden mantenerse más conservados filogenéticamente (Van Buskirk 1997). Esto podría también explicar en parte los diferentes niveles de variabilidad entre parámetros temporales y de frecuencia de los cantos de los Cardinalinos Azules. Además, resalta la importancia de aplicar métodos que tengan en cuenta las relaciones filogenéticas entre especies a la hora de estudiar la influencia de diferentes factores en la evolución del canto.

La frecuencia enfatizada es la variable acústica que presenta menor coeficiente de variación, y el rango de frecuencias enfatizadas es mucho menor que el de las frecuencias extremas. La frecuencia enfatizada es aquella que se produce con mayor amplitud y por lo tanto es la frecuencia que porta mayor energía de la señal. Varios estudios encontraron que esta variable correlaciona negativamente con el peso corporal (Bowman 1979, Price et al. 2006) incluyendo el presente trabajo (ver más adelante).

La tasa de notas es la variable temporal que presenta menor coeficiente de variación. Por otro lado, el ancho de banda y el número de notas son las variables que presentan los coeficientes de variación más altos. Este resultado coincide con lo encontrado por Thompson (1968) en su estudio de las vocalizaciones de cinco de las especies del género *Passerina*, donde las características del canto que presentaban mayor variación resultaron el número de figuras y de sílabas por canto, y el rango de frecuencias (equivalente al ancho de banda).

Utilizando el peso corporal como estimador del tamaño, se encontró que las frecuencias extremas (tanto la máxima como la mínima) del canto disminuyen a medida que el tamaño aumenta. Estos resultados son congruentes con los encontrados tanto en paseriformes como no-paseriformes (Ryan y Brenowitz 1985, Galeotti et al. 1997, Tubaro y Mahler 1998, Bertelli y Tubaro, 2002, Seddon 2005, Price et al. 2006, Mager et al. 2007, Hall et al. 2013, Mason y Burns 2015). También se encontró que la frecuencia enfatizada correlaciona negativamente con el peso corporal. Como se mencionó previamente, la frecuencia enfatizada es la que porta mayor energía de toda la señal y, entre los Cardinalinos Azules, es la variable acústica que muestra la relación más fuerte con el peso. Esto coincide con resultados previos en otros paseriformes (Bowman 1979, Price et al. 2006), pero no es claro aún si existe una razón fisiológica o morfológica que explique esto. Producir cantos de mayor amplitud puede ser más costoso (en términos metabólicos o de mayor exposición a predadores por ejemplo, ver Zollinger y Brumm 2015). Sin embargo, se desconoce si dentro un mismo canto, la frecuencia que porta mayor energía es más costosa de producir que el resto, o si es emitida con mayor amplitud por ser la más sencilla de producir dadas las características del sistema vocal.

A nivel interindividual, no se encontró ninguna relación entre los diferentes aspectos del canto analizados y el peso corporal. El peso puede no ser el mejor indicador de tamaño, particularmente a nivel individual, ya que existirán variaciones relacionadas con la estación (aunque ambas campañas fueron realizadas en la misma época del año) y la condición de alimentación y sanitaria. Más allá de esto, los resultados coinciden con trabajos previos que proponen que la variación entre individuos en tamaño (y consecuentemente en sus tejidos vocales) es muy pequeña

para que se refleje en las características de sus vocalizaciones (por ejemplo Cardoso et al. 2008, pero ver Galeotti et al. 1997 y Mager et al. 2007).

La variación en aspectos temporales del canto ha sido tradicionalmente relacionada con el efecto del hábitat en su evolución (Morton 1975; Ryan y Brenowitz 1985; Wiley 1991; Tubaro y Lijtmaer 2006). Sin embargo, de acuerdo a los resultados del presente capítulo el tipo de ambiente no sería un predictor de ninguno de los aspectos del canto aquí analizados, de manera similar a lo que han encontrado algunos estudios previos (ver por ejemplo Mason y Burns 2015). En cambio, dos de las variables temporales medidas mostraron relación con el largo del pico: la duración del intervalo entre notas y la tasa de notas. El tamaño del pico limitaría la tasa de producción de notas en cantos con trinos (serie de notas o grupos de notas repetidas a un ritmo constante; ver Podos 2001, Derryberry 2009). Individuos con picos más anchos y altos producen trinos más lentos en *Geospiza fortis* (Podos 2001, Podos y Nowicki 2004), *Melospiza georgiana* (Ballentine 2006), y *Zonotrichia leucophrys* (Derryberry 2009). Los resultados aquí presentados son los primeros, hasta donde se tiene conocimiento, en mostrar una relación similar a la encontrada inicialmente por Podos (2001) entre tamaño de pico y estructura temporal del canto (específicamente sobre el ritmo de la producción de notas) pero en vocalizaciones donde las notas no son iguales ni se producen a intervalos regulares como en un trino.

Mason y Burns (2015) analizaron las vocalizaciones de 321 especies de la familia Thraupidae y encontraron que, además de las frecuencias, el peso correlacionaba con ciertos aspectos de la estructura temporal del canto como la duración de las notas, de las pausas entre notas y la tasa de notas. Sin embargo, no resultaba claro cuál podría ser la relación funcional que subyace a estas correlaciones entre tamaño corporal y estructural temporal del canto. Dado que el tamaño del pico en general correlaciona fuertemente con el tamaño corporal, los resultados de Mason y Burns (2015) podrían en realidad deberse a diferencias en la morfología del pico (no analizadas en su estudio) que se reflejan en las diferencias de tamaño corporal. Por último, y a diferencia de lo encontrado en otras especies (Palacios y Tubaro 2000, Derryberry 2009), en los Cardinalinos Azules el tamaño del pico no tendría influencia en las frecuencias del canto.

En resumen estos resultados muestran el importante efecto en la evolución del canto de las restricciones morfológicas, algunas impuestas por estructuras que no son utilizadas exclusivamente para la comunicación acústica. Es decir que la variación en las vocalizaciones puede resultar en parte una consecuencia secundaria de la selección natural sobre rasgos no vocales (Nowicki et al. 1992, Podos 1996, Podos et al. 2004). Desde un punto de vista más generalizado, es interesante estudiar el rol que las restricciones, normalmente asociadas con la idea de stasis en la evolución (Podos et al. 2004a), pueden tener como generadoras de variabilidad en diversos caracteres biológicos.

Capítulo 3. Variación de la coloración del plumaje entre los Cardinalinos Azules y sus posibles causas

3.1 Introducción

3.1.1 Efecto de diferentes factores en la evolución de la coloración del plumaje

La coloración del plumaje, como el canto, también es un carácter sexualmente dimórfico en muchos paseriformes oscines, y gran parte de los estudios sobre su evolución se han enfocado en el rol de la selección sexual (Hill 1990, Bennett et al. 1996, 1997; Keyser y Hill 2000). En cuanto a la gran diversidad de patrones de coloración que existen entre las numerosas especies de paseriformes, se ha propuesto que es una forma de minimizar los riesgos de hibridación (Mayr 1942). Sin embargo, existen diversos factores que podrían llevar a la divergencia en las señales visuales, relacionadas a la ecología, historia de vida, hábitat, etc. (Gómez y Théry 2004, Owens 2006).

La apariencia de un elemento coloreado, en este caso el plumaje de un ave, dependerá no sólo de su espectro de reflectancia sino también de la composición de la luz ambiental que lo alcanza (Endler 1990). La variación interespecífica en los patrones de coloración podría ser una respuesta adaptativa a la variación en la luz ambiental y la coloración del entorno que ofrecen los diferentes tipos de hábitats (Endler 1993, McNaught y Owens 2002, Gomez y Théry 2004). Endler (1993) estudió los patrones de composición de la luz ambiental de distintos tipos de hábitats en función principalmente de la cobertura vegetal (es decir, en cuanto a su densidad y cómo se ve afectada la geometría de incidencia y reflexión de los rayos lumínicos y no de las especies de plantas presentes) y también de la cobertura del cielo y la hora del día. Este autor definió cuatro tipos principales de hábitats: bosque cerrado (“forest shade”), bosque semiabierto (“woodland shade”), espacios abiertos (“large gaps”) y huecos pequeños (“small gaps”). Estos últimos pueden encontrarse en cualquier tipo

de bosque y allí la luz solar incide directamente (Endler 1993). Los colores ricos en aquellas longitudes de onda presentes en la luz ambiental y poco reflejada por el fondo resultarán más conspicuos, y viceversa (Endler 1993). Por lo tanto, es posible predecir qué coloraciones de plumaje se transmitirán mejor en cada ambiente y resultarán más conspicuas, y cuáles resultarán más crípticas (McNaught y Owens 2002).

En un bosque cerrado, las copas de los árboles están dispuestas de forma casi continua, de manera que la luz por debajo del canopeo ha sido filtrada por las copas y es reflejada por la vegetación circundante. La luz en estos ambientes presenta un pico alrededor de los 550 nm y luego otro incremento alrededor de los 680 nm, viéndose verde-amarillenta al ojo humano (Endler 1993, ver figura 3.1). En estos ambientes, los plumajes verdes/amarillos maximizarían la reflectancia total, pero a la vez serían poco contrastantes con el entorno. Por lo tanto, los plumajes más llamativos serían los naranjas y rojos (Endler 1993). En cambio, en bosques semiabiertos, donde hay espacios entre las copas de los árboles, la luz ambiental es más rica en longitudes de onda cortas (figura 3.1). Por lo tanto, los colores que maximizarían la conspicuidad estarían entre el UV y el azul-verde. La luz en espacios abiertos es blanquecina, de similar intensidad en casi todas las longitudes de onda pero con un decrecimiento por debajo de los 470 nm (Endler 1993), por lo que podría esperarse que los tonos por debajo de esa longitud de onda (UV-azules) se vean desfavorecidos. En los huecos pequeños, los espectros de luz ambiente son más variables, pero en promedio están enriquecidos en longitudes de onda largas en comparación con los espacios abiertos (figura 3.1).

En cuanto al componente acromático de la coloración (es decir, el brillo), se han encontrado resultados contradictorios al comparar ambientes cerrados y abiertos. Marchetti (1993) comparó el plumaje de los machos de varias especies de aves y encontró que en ambientes de baja luminosidad, como el interior del bosque, eran favorecidos plumajes con mayor brillo. En cambio McNaught y Owens (2002) encontraron que los machos de ambientes cerrados poseían plumajes de menor brillo que los de ambientes abiertos. Estos resultados dispares podrían deberse a las distintas formas de medir la variable brillo: Marchetti (1993) lo estimó a partir del número y tamaño de parches blancos, mientras que McNaught y Owens (2002)

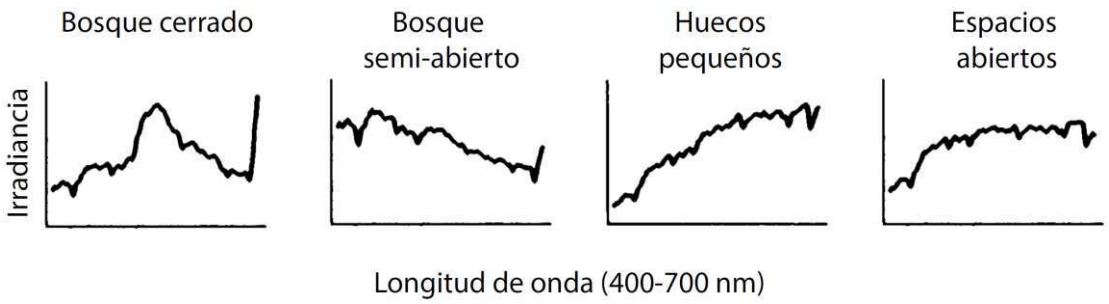

Figura 3.1: Irradiancia en función de la longitud de onda de los cuatro tipos principales de ambientes lumínicos. Modificado de Endler (1993).

estimaron el brillo a partir de los espectros de reflectancia con una aproximación similar a la utilizada en este capítulo.

Un factor raramente tenido en cuenta en los estudios de la evolución del color del plumaje es el tamaño corporal. La evidencia previa sobre este tema es escasa. Se ha reportado que el tamaño corporal no tendría influencia en el brillo del plumaje en especies de la subfamilia Carduelinae (Badyaev 1997), mientras que la masa corporal mostró una correlación positiva con la proporción del plumaje que es de color blanco en los albatros (Bretagnolle 1993). El primer estudio sistemático sobre el tema, teniendo en cuenta especies de diversas familias y órdenes de aves, sugiere que el tamaño del cuerpo ha actuado como una restricción en la evolución de la heterogeneidad de la coloración plumaje (Galván et al. 2013). En cambio, un estudio enfocado en paseriformes encontró una relación inversa. Tanto los machos como las hembras de las especies de mayor tamaño poseen un patrón de coloración más elaborado, y el tamaño corporal resultó ser un predictor de la complejidad del color aún más fuerte en las hembras (Dale et al. 2015). Los autores también encontraron una relación negativa entre el dicromatismo y el tamaño corporal: en las especies de mayor tamaño, machos y hembras son más similares en su coloración (Dale et al. 2015). A su vez, el dicromatismo sexual correlacionó positivamente con el dimorfismo en tamaño corporal (Dale et al. 2015).

En cuanto a la variación de la coloración del plumajes entre machos y hembras, en términos generales se acepta que el dicromatismo sexual es producto de la presión de selección sexual sobre los machos para desarrollar plumajes atractivos para las

hembras, y/o de la presión de selección natural sobre las hembras por plumajes crípticos que reduzcan los riesgos de depredación sobre los nidos (Amundsen 2000). Sin embargo, dado que la mayor parte del genoma es compartida entre machos y hembras, el aumento o la reducción de la conspicuidad en el plumaje de uno de los sexos en respuesta a la selección natural o sexual puede acarrear un cambio en el otro sexo (Amundsen 2000). Al considerar todas las especies de paseriformes en encontró que la elaboración de la coloración del plumaje de machos y hembras conespecíficos muestra una fuerte correlación (Dale et al. 2015).

3.1.2 La coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules

La denominación de clado "azul" de las especies en estudio en esta tesis deviene del hecho de que todas ellas poseen al menos parte de su plumaje de este color. Sin embargo, dentro del grupo existe una diversidad de patrones de coloración, producidos por diferentes mecanismos, como pigmentos, colores estructurales e incluso de la combinación de ambos (Stoddard y Prum 2008). Ejemplos de parches de coloración pigmentaria son el pecho negruzco de *C. cyanoides* (eumelanina), el pecho marrón de *P. amoena* (feomelanina) y el abdomen rojo de *P. ciris* (carotenoides, ver figura 3.2). La coloración de tipo estructural es responsable de los parches azules de todas las especies, como por ejemplo la frente de *C. brissonii*, donde la dispersión coherente de la luz por la microestructura de la pluma da lugar a su coloración (figura 3.2). En la espalda verde de *P. ciris*, por ejemplo, se combinan fenómenos estructurales y pigmentarios, mientras que en el abdomen de *P. amoena* las plumas carecen de pigmento (ver figura 3.2).

Stoddard y Prum (2008) estudiaron la evolución de la coloración entre los machos de los Cardinalinos Azules en un contexto filogenético (aunque no incluyeron en su estudio a las especies del género *Amaurospiza* y *Cyanoloxia*). Los autores encontraron que los machos de las especies del género *Cyanocompsa* y de *Passerina cyanea* poseen plumajes de coloración restringida a las regiones ultravioleta/azul del espectro de reflectancia. El plumaje de las especies del género *Cyanocompsa* está formado casi exclusivamente por parches negruzcos pigmentados por eumelanina y parches de coloración estructural ultravioleta/azul que se ven azul oscuro al ojo

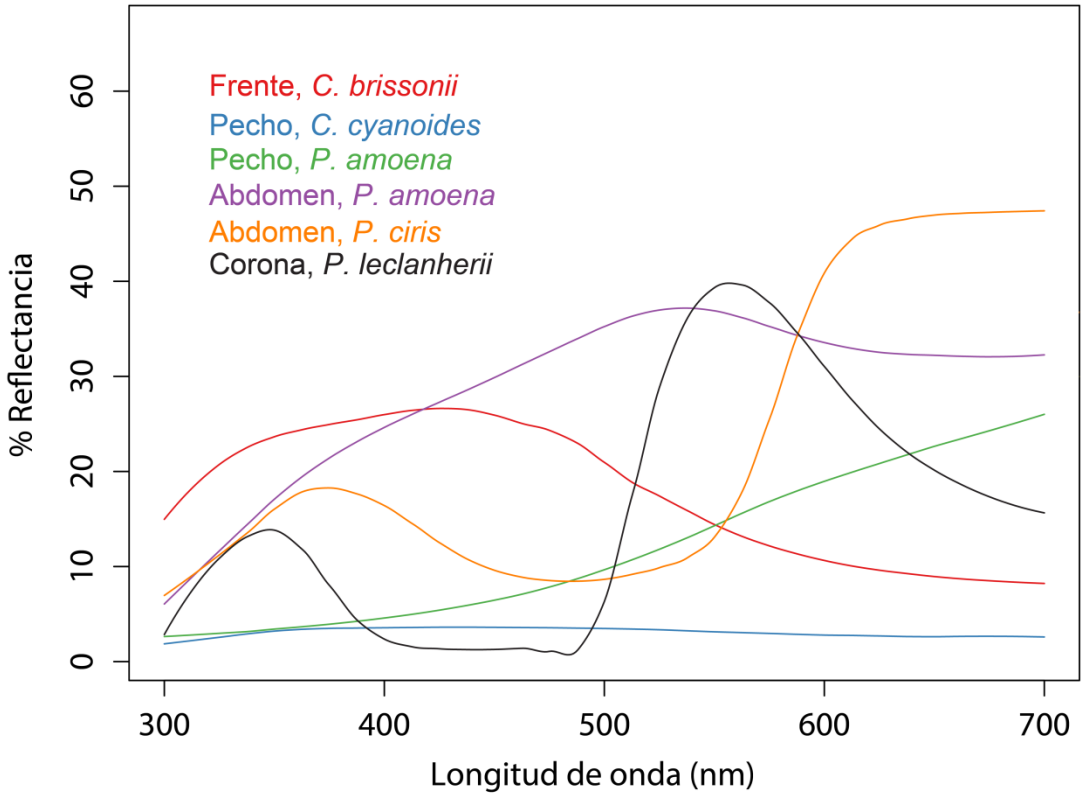

Figura 3.2: Comparación de los espectros de reflectancia de parches de plumaje con diferentes mecanismos de producción la coloración: frente (azul claro) de *C. brissonii*; pecho (negruzco) de *C. cyanoides*; pecho (marrón) y abdomen (blanco) de *P. amoena*; abdomen (rojo) de *P. ciris* y corona (verde) de *P. leclancherii*.

humano. En cambio, el plumaje de *P. cyanea* es uniformemente estructural, con parches de coloración azul y turquesa con un importante componente ultravioleta. Los plumajes de *P. caerulea* y *P. amoena* son similares al de *P. cyanea*, pero incorporan parches marrones producidos por feomelanina (figura 3.3), y parches blancos en *P. amoena* de origen estructural. En la rama que da origen al subclado que incluye a *Passerina rositae*, *P. leclancherii*, *P. versicolor* y *P. ciris* (denominado "painted clade" en inglés por el nombre común de *P. ciris*, "Painted Bunting") aparecen los parches de plumaje con pigmentos carotenoides (figura 3.3), incluyendo parches amarillos, anaranjados y rojos, y también parches cuya coloración parece ser producto de la combinación de mecanismos estructurales y pigmentarios (Stoddard y Prum 2008).

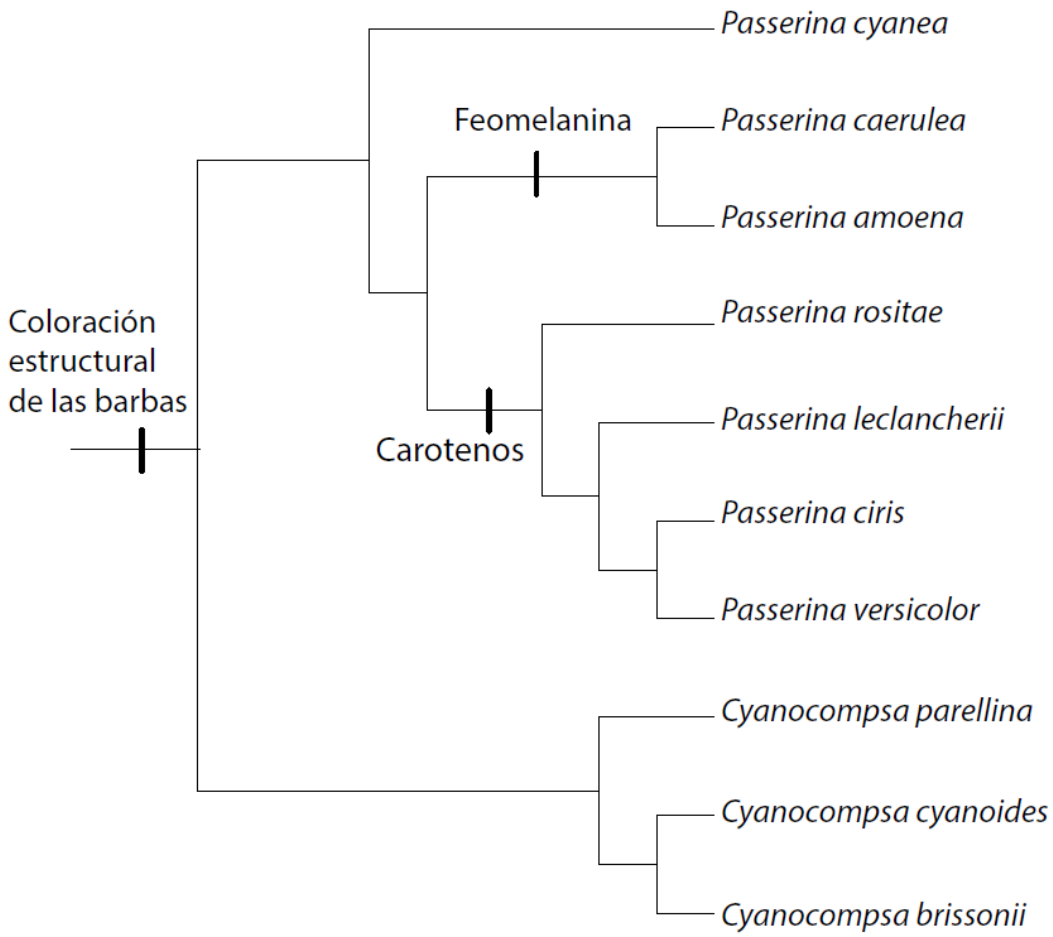

Figura 3.3: Filogenia de las especies de los géneros *Cyanocompsa* y *Passerina* de Klicka et al. (2001) sobre la cual Stoddard y Prum (2008) mapearon las tres novedades evolutivas principales en los mecanismos de coloración del plumaje de los machos: el origen de la coloración estructural producto de la estructura espojosa de la queratina de las barbas de la pluma, el origen de la pigmentación por feomelanina y el de la pigmentación por carotenoides. (Modificado de Stoddard y Prum 2008).

3.1.3 Objetivos

La primera parte del presente capítulo (sección 3.2) tiene por objetivo describir los patrones de variación de coloración tanto en machos como en hembras, a nivel interespecífico, incluyendo las especies no estudiadas previamente.

En la segunda parte (sección 3.3) se ponen a prueba las hipótesis de que el tipo de ambiente y el tamaño corporal son factores que han tenido un efecto en la

evolución de la coloración del plumaje de los Cardinalinos Azules. Para ello, se evalúa si existe una relación entre cada uno de estos factores con algunos de los descriptores del color del plumaje descriptos en la sección previa. De haber una relación con el tipo de ambiente, se evaluará si el sentido de la relación indica que los plumajes maximizan la conspicuidad o la cripsis. También se pone a prueba si el tamaño de las especies y el nivel de dimorfismo sexual en tamaño son predictores del grado de dicromatismo en cada especie, y se analiza la relación entre la coloración de machos y hembras.

Por último, se discuten las conclusiones de ambas partes de manera conjunta en la sección 3.4.

3.2 PRIMERA PARTE: Variación en la coloración del plumaje entre especies y entre sexos.

3.2.1 Materiales y Métodos

Descripción de la coloración

Para describir de manera objetiva la coloración del plumaje, se obtuvieron espectros de reflectancia a partir de pieles de estudio de todas las especies del clado, depositadas en las colecciones ornitológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina), el American Museum of Natural History (New York, EE.UU.), la California Academy of Sciences (San Francisco, EE.UU.) y el Museum of Vertebrate Zoology, University of California Berkeley (Berkeley, EE.UU.) Se seleccionaron pieles de estudio correspondientes a individuos adultos machos y hembras que estuvieran en perfectas condiciones de preservación y cuya localidad y año de colecta fuera conocida (ver Apéndice III). En las tablas 3.1 y 3.2 se detalla la cantidad de individuos analizados por especie.

Se tomaron los espectros de reflectancia de siete parches de plumaje: pecho, abdomen, abdomen bajo, frente, corona, espalda y rabadilla (ver figura 3.4). Estas

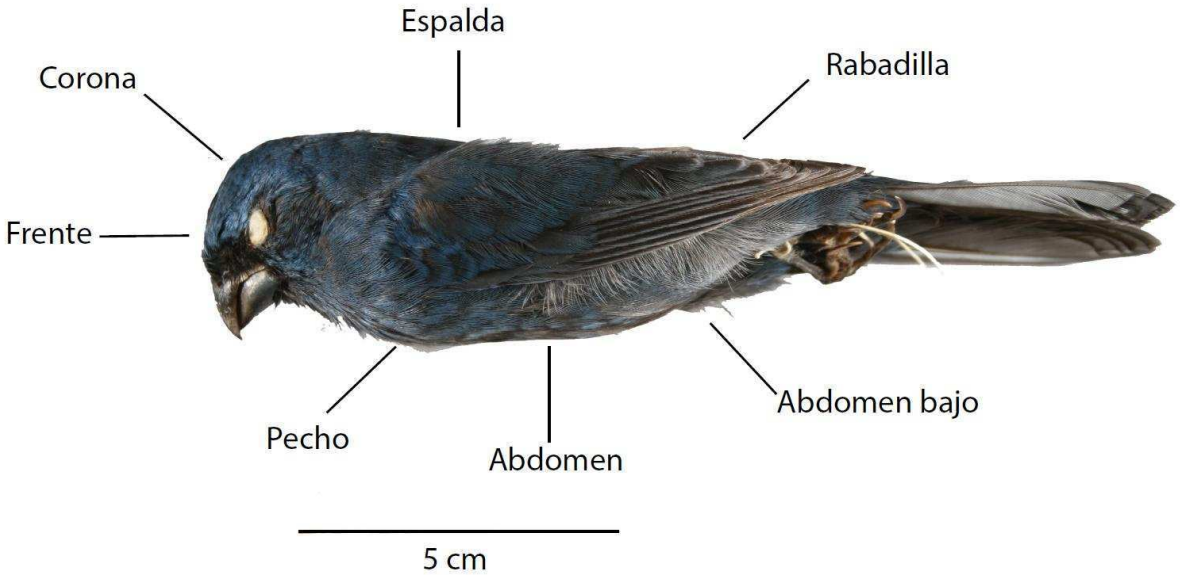

Figura 3.4: Piel de estudio de un ejemplar macho de *Cyanoloxia glaucocaerulea* mostrando los parches de coloración medidos.

mediciones fueron tomadas utilizando un espectrofotómetro Ocean Optics USB 2000 (resolución de 0,35 nm) con una fuente de luz pulsada de xenon PX-2 (rango efectivo de emisión de 220 a 750 nm), calibrando contra un blanco estándar de reflectancia difusa WS-1 (Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA). Antes de la medición de cada individuo se realizó una recalibración con el blanco estándar para evitar posibles desvíos en el funcionamiento del equipo. El parche de plumaje fue iluminado con una sonda de fibra óptica bifurcada, colocada perpendicularmente a la superficie a medir. La sonda fue colocada en un contenedor de goma negro que cumple la doble función de mantener constante la distancia a la superficie a medir y de aislarla de la luz ambiente. El diámetro del área circular de plumaje medida fue de 6 mm. La misma sonda colecta la luz reflejada, que luego es descompuesta para cada longitud de onda. El software 'Overture Spectrometer Operating Software' v. 1.0.1 vuelca esta información en una hoja de cálculo con los datos de reflectancia relativa al blanco de referencia para cada longitud de onda. Se lo programó para que cada espectro resultara del promedio de 5 lecturas con un tiempo de integración de 100 milisegundos, y utilizando la función "smooth" en 5, que permite suavizar el aspecto de los espectros al promediar los valores de 5 puntos alrededor de cada dato. Cada parche de cada ejemplar fue medido tres veces.

Las mediciones obtenidas fueron analizadas utilizando el paquete 'pavo' (Maia et al. 2013) en R 3.1.1 (R Development Core Team 2014). Se promediaron las tres mediciones obtenidas para cada parche para obtener un espectro con un único valor de reflectancia por longitud de onda, entre los 300 y 700 nm. La coloración de estos parches fue descripta en base a algunos parámetros usados comúnmente para caracterizar la coloración del plumaje en aves (Montgomerie 2006). Se estimó el tono como la longitud de onda a la que se da el pico de reflectacia máxima (λ_{Rmax}) y como la longitud de onda donde la curva del espectro de reflectancia alcanza su pendiente máxima positiva ($\lambda_{bmax\text{-}pos}$). También se calculó el brillo promedio como $\sum R_{(300\text{-}700)}/401$, donde 401 es el número total de puntos en cada espectro. Además, se calculó el UV croma como la proporción de la luz reflejada total (a lo largo de todas las longitudes de onda) que se da entre los 300 y 400 nm ($\sum R_{(300\text{-}400)}/(\sum R_{(300\text{-}700)})$. Este parámetro es interesante dado que podría servir como un canal de comunicación "privado" para las aves (Håstad et al. 2005, pero ver Renoult et al. 2013). Por último, como indicador de saturación del color se calculó el croma total como $(R_{max}–R_{min})/(\sum R_{(300\text{-}700)}/401)$.

Para la descripción global del plumaje de cada especie se utilizó el modelo conocido como "espacio de color tetraédrico" ("tetrahedral avian color space", ver Endler y Mielke 2005, Stoddard y Prum 2008). En este modelo la coloración percibida es representada por un punto dentro de un tetraedro, cuyos vértices representan cada uno de los cuatro tipos de pigmentos fotosensibles presentes en los conos retinales de las aves: sensible a ultravioleta o violeta (UVS o VS, por "ultraviolet sensitive" o "violet sensitive" en inglés), sensible a ondas cortas o azul (SWS, por "short wavelength sensitive"), sensible a ondas medias o verde (MWS, por "medium wavelength sensitive"), y sensible a ondas largas o rojo (LWS, por "long-wavelength-sensitive") (ver Stoddard y Prum 2008). La ubicación del punto que representa al parche en estudio dentro del tetraedro dependerá de la estimulación relativa que esa coloración genera en cada uno de los conos. Así, cada color posee una única serie de valores de estimulación de cada cono (a los que llamaremos u/v, s, m y l) y una única posición en el tetraedro. Este modelo permite una representación de la coloración global del plumaje que resulta muy intuitiva, a la vez que permite el cálculo de variables de utilidad en el estudio de la coloración. Por ejemplo, los puntos correspondientes a dos parches de plumaje de diferente coloración ocuparán diferentes espacios en el

tetraedro (ver figura 3.5A). A su vez, permite comparar el plumaje de dos especies teniendo en cuenta varios parches a la vez: los puntos correspondientes a una especie con coloración uniforme ocuparán en el tetraedro un espacio más restringido que aquellos de una especie con parches muy diferenciados (ver figura 3.5B). De esta forma, si se determina el punto que ocupa en el tetraedro cada parche analizado, puede calcularse la "extensión promedio de color" (ACS, por "average color span" en inglés) del plumaje de una especie como el promedio de las distancias euclidianas entre cada par de dichos puntos. También puede estimarse el volumen del espacio de color (o CVol por "color volume" en inglés) ocupado por el plumaje de una especie, como el volumen del polígono convexo mínimo que contenga todos los puntos de los parches analizados. Si bien ambas variables cuantifican la heterogeneidad del plumaje, el ACS puede interpretarse como el nivel promedio de contraste entre parches (ya que mide qué tan distantes están en el espacio de color tetraédrico) mientras que el CVol representa la diversidad global de color de un plumaje, independientemente de qué tan distantes en el espacio de color está cada parche que lo forma (Stoddard y Prum 2008).

Utilizando el paquete "pavo" (Maia et al. 2013) en R se calcularon el CVol y el ACS por especie. Dado que no hay descripción disponible de la proporción y sensibilidad de los conos de la retina de los Cardinalinos Azules, los análisis se realizaron seleccionando el modelo de visión UV-sensible promedio para aves desarrollado por Endler y Mielke (2005), dado que las especies de este clado probablemente pertenecen al grupo de aves sensibles al UV (Ödeen et al. 2011). Para el análisis se seleccionó un iluminante blanco ideal, y se utilizó una abundancia relativa de conos (1:2:2:4) calculada para un paseriforme oscine, *Parus caeruleus*.

Variación interespecífica y dicromatismo sexual

Para estudiar la variación entre especies y entre sexos en coloración, se utilizó el modelo visual de Vorobyev y Osorio (1998) implementado también en el paquete "pavo" (Maia et al. 2013) para estimar la distancia perceptual en el componente cromático de la coloración (ΔS) de cada parche de plumaje entre especies y entre machos y hembras de cada especie. Este modelo se basa en la sensibilidad de los

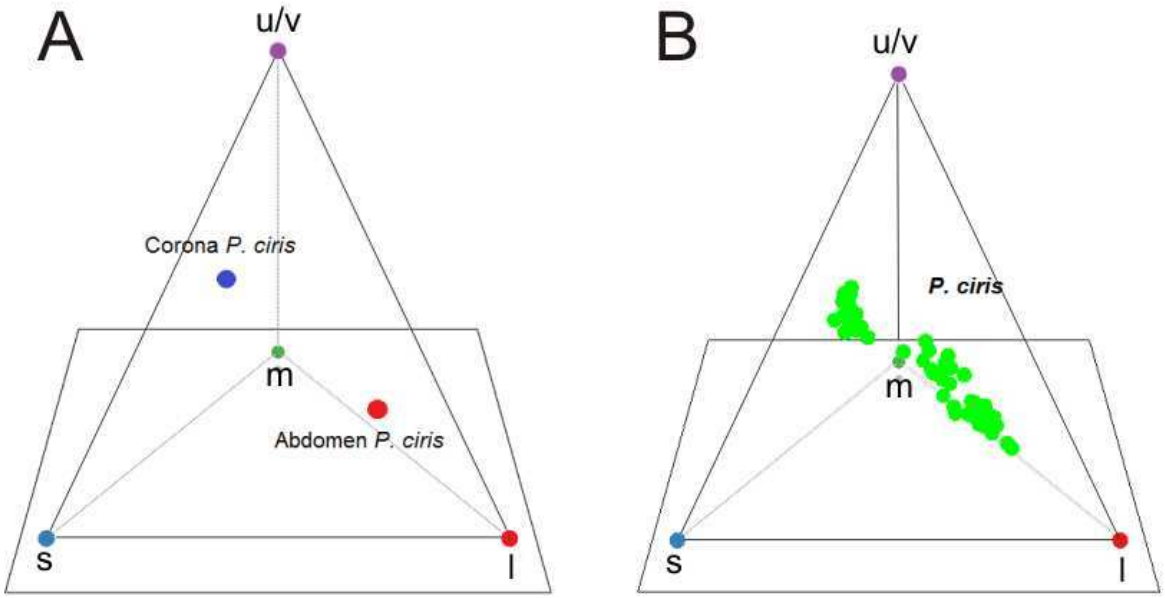

Figura 3.5: Representación gráfica del espacio de color tetraédrico, donde cada vértice representa cada uno de los tipos de pigmentos fotosensibles que se encuentran en la retina de las aves. A) Puntos correspondientes a dos parches de coloración diferentes de una misma especie, *Passerina ciris*: la corona (azul) y el abdomen (rojo). B). Puntos correspondientes a todos los parches medidos sobre todos los ejemplares de *P. ciris* analizados.

fotorreceptores de la retina de las aves y su abundancia relativa, y en cómo los espectros de reflectancia medidos estimulan dichos fotorreceptores teniendo en cuenta factores ambientales como la luz ambiente. El ΔS es expresado en "diferencias apenas notables" o jnd (por su denominación original en inglés "just noticeable differences"). De acuerdo con el modelado de la visión de las aves, el umbral de discriminación se encuentra entre 1 y 2 jnd, dependiendo de la intensidad de la iluminación ambiente (Eaton 2005), por lo que un valor mayor a 2 jnds indica que dos parches de coloración podrían ser diferenciados por el ave incluso en condiciones no ideales de iluminación.

Para todos los pares de especies, se calculó el ΔS comparando todos los individuos de una especie con todos los de la otra parche a parche, y luego se promediaron los valores para obtener una distancia promedio para cada par de

especies. Lo mismo se hizo comparando machos y hembras dentro de cada especie. Como una estimación adicional del grado de dicromatismo sexual se calculó el "colour volume overlap" o superposición de los espacios de color ocupados por los plumajes de machos y hembras de cada especie (Stoddard y Stevens 2011, Stoddard 2012). Una mayor superposición de los espacios de color indicaría una mayor similitud de la coloración general. Estos análisis también se realizaron seleccionando el modelo de visión UV-sensible promedio para aves desarrollado por Endler y Mielke (2005), con un iluminante blanco ideal, y se utilizó la abundancia relativa de conos (1:2:2:4) calculada para *Parus caeruleus*.

Los ΔS entre pares de especies fueron utilizados para construir un árbol de distancias utilizando el algoritmo de Neighbour Joining, como una forma de visualizar la diferenciación entre especies. Para ello se utilizó la función nj del paquete "phytools" (Revell 2012).

3.2.2 Resultados

Descripción de la coloración

En las tablas 3.1 y 3.2 se detallan los valores de cada parche de coloración para machos y hembras respectivamente de tres variables colorimétricas: el brillo, el croma en el rango UV (hasta 400 nm) y el tono. La descripción del tono de un parche mediante un valor numérico no siempre resulta representativa de la coloración con la que ese parche es percibido, dado que los espectros que caracterizan cada coloración asumen formas muy diferentes. Por lo tanto, se muestran en las tablas 3.1 y 3.2 dos formas diferentes de cuantificar el tono, pero la interpretación es mejor acompañada de la inspección visual de los espectros que se presentan en la figura 3.6.

El tono medido como la longitud de onda a la que se alcanza la reflectancia máxima (λ_{Rmax}) es de utilidad a la hora de describir parches donde el espectro de reflectancia posee picos definidos, como los parches azules o celestes (ver por ejemplo la frente, corona, espalda y rabadilla de los machos de *P. amoena*, figura 3.6M). En

cambio los parches a los que corresponden espectros donde la reflectancia crece gradualmente a medida que aumenta la longitud de onda, la reflectancia máxima siempre se dará a los 700 nm. Este es el caso de los parches marrones (los de las hembras de todas las especies excepto *P. ciris*) y de los rojos y amarillos que poseen un pico en el UV-azul pero siempre de menor reflectancia que los valores en la región de los amarillos-rojos (por ejemplo el pecho de los machos de *P. ciris* y el de *P. leclancherii*, figuras 3.5P y T respectivamente). Para estos casos, es muy útil calcular la longitud de onda en la cual la curva de reflectancia alcanza una pendiente positiva máxima ($\lambda_{bmax\text{-}pos}$). En el caso de parches que se ven negruzcos al ojo humano, puede calcularse la longitud de onda a la que se alcanza la reflectancia máxima pero ésta puede caer indistintamente en casi cualquier parte del espectro y no es representativa de lo que se percibe (ver por ejemplo figura 3.6A o C.).

Variación interespecífica

Como se mencionó en la introducción, Stoddard y Prum (2008) realizaron un primer análisis de la coloración de los machos de la mayoría de las especies del clado. Las especies del género *Amaurospiza* y *C. glaucocaerulea*, así como las hembras de todas las especies, no fueron incluidas en dicho análisis. El género *Amaurospiza* está formado actualmente por tres especies: *A. concolor*, *A. moesta* y la recientemente descripta *A. carrizalenzis* (Lentino y Restall 2003). Ésta última no pudo ser incluida en el análisis dado que ninguna de las colecciones visitadas tenía pieles de estudio.

El clado de los Cardinalinos Azules puede dividirse en dos subclados: (1) el comprendido por los géneros *Amaurospiza*, *Cyanoloxia* y *Cyanocompsa* (excepto *C. parellina*), de distribución principal en Centro y Sudamérica, y (2) el comprendido por las especies del género *Passerina*, que se encuentran mayormente en Norteamérica, junto con *C. parellina* (ver Capítulo 2, figura 2.4). Los valores de CVol y ACS, parámetros que permiten estimar la heterogeneidad del plumaje de una especie, fueron menores para los machos del subclado 1 que para los del subclado 2 (tabla 3.3). Esto es consistente con el hecho de entre los machos del subclado 2 existe una mayor variedad de colores (y de mecanismos de producción subyacentes) y que en la mayoría de las especies de este clado los machos presentan parches diferenciados de

coloración, mientras que los machos del subclado 1 poseen plumajes más uniformes (figura 3.6). Entre las hembras, las diferencias entre clados no fueron tan marcadas, pero la tendencia fue también de mayores CVol y ACS en las especies del subclado 2.

Las especies del género *Amaurospiza* presentan similar patrón de dimorfismo sexual en el plumaje que las otras especies de su subclado: machos azulados y hembras marrones. La coloración del plumaje de los machos de *Amaurospiza* presentan valores muy bajos de CVol y ACS (ver tabla 3.3) lo cual es congruente con una coloración uniforme (con poca diferenciación entre parches) de color azul oscuro, casi negruzca en *A. moesta*. Las hembras son amarronadas, más rojizas en el caso de *A. moesta.* El plumaje de los machos tiene valores muy bajos de brillo y croma (tabla 3.1). El plumaje de las hembras posee mayor brillo, siendo en ambas especies el abdomen y el abdomen bajo los parches más brillosos (tabla 3.2). Lo mismo ocurre en las hembras del resto de las especies del subclado, mientras que en los machos de esas especies la frente, y en menor medida la rabadilla, son notoriamente más brillantes que el resto de los parches analizados.

Los machos de *Cyanoloxia glaucocaerulea* poseen en general un plumaje azul menos saturado (menor croma) que el de las especies del género *Cyanocompsa*, lo cual explicaría por qué al ojo humano se ve de una tonalidad más celeste. Las hembras de esta especie, junto con las de *C. brissonii*, poseen los plumajes más brillosos del subclado.

Tanto los machos como las hembras de *A. moesta* fueron los que presentaron los menores valores de CVol y ACS. En cambio, los valores máximos de cada parámetro correspondieron a *P. ciris* en el caso de los machos y *P. leclancherii* en el caso de las hembras.

Entre los machos, el parche de mayor brillo fue la frente en la mayoría de las especies (tabla 3.1), mientras que en las hembras fueron el abdomen y el abdomen bajo (tabla 3.2).

En la figura 3.7 se ilustran las diferencias entre en términos de ΔS, representadas en un árbol de distancia (neighbour-joining). Puede observarse que las distancias son mucho mayores entre machos que entre hembras, pero que en ambos casos las especies *P. ciris* y *P. leclancherii* son las que más se diferencian del resto. Los grupos que se forman en base a las diferencias de color son notablemente coincidentes, al

menos en términos generales, con los que se recuperan del árbol de especies en el que se basan los análisis del presente capítulo (ver capítulo 2, figura 2.4), en particular para las hembras.

Dicromatismo sexual

En términos generales, los volúmenes de los espacios de color ocupados por los plumajes de los machos son mayores que los de las hembras, en algunos casos en más de un orden de magnitud (ver tabla 3.3), excepto en las especies del género *Amaurospiza*. Hembras y machos mostraron similares valores de ACS (una medida del contraste entre los diferentes puntos de coloración medidos) en aquellas especies donde ambos poseen coloraciones más o menos uniformes, azul en machos y amarronado en hembras: las de los géneros *Amaurospiza* y *Cyanocompsa*, *Cyanoloxia glaucocaerulea*, *P. caerulea* y *P. cyanea*. Estas especies muestran una superposición nula de los volúmenes del espacio de color de machos y hembras, y poseen los mayores valores de ΔS (excepto *Amaurospiza* ssp.).

La superposición de los espacios de color ocupados por el plumaje de machos y hembras fue distinta de cero para *P. amoena*, *P. ciris*, *P. leclancherii* y *P. versicolor*. Los machos de estas especies poseen uno o más parches no azules, de coloración pigmentaria, mientras que las hembras son de coloración más uniforme, con menos contraste entre parches, lo que se refleja en un ACS de un orden de magnitud menor que el de los machos. El nivel de superposición entre machos y hembras de *P. amoena* y *P. ciris* es similar, y podría deberse a que los machos de cada especie poseen al menos un parche de similar coloración al de las hembras (el pecho marrón de *P. amoena* y la espalda verde de *P. ciris*). El nivel de superposición entre machos y hembras de *P. leclancherii* es un orden de magnitud mayor al de las otras especies lo cual es consistente con que, de todas las especies en estudio, la hembra de *P. leclancherii* es la que luce al ojo humano más similar al macho (ver figura 3.6T y U). *P. caerulea*, *P. versicolor* y *P. rositae* también poseen parches no azules. *P. caerulea* tiene plumas marrones en las primarias, parche que no fue incluido en este análisis. Las otras dos poseen parches rosados-rojizos, pero la superposición en la primera especie es muy baja y en la segunda es nula.

Tabla 3.1. Valores promedio de brillo, UV croma, croma y tono medido como λ_{Rmax} y $\lambda_{bmax\text{-}pos}$ por parche para los machos de cada especie.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax\text{-}pos}$
Amaurospiza concolor (n = 10)					
Pecho	5.62	0.21	0.70	544	313
Abdomen	7.38	0.22	0.56	523	313
Abdomen bajo	7.61	0.20	0.69	679	319
Frente	5.23	0.22	0.73	495.70	304.30
Corona	5.39	0.23	0.60	485.50	311.10
Espalda	6.65	0.23	0.57	491.60	312.90
Rabadilla	8.03	0.24	0.58	458.80	300.00
Amaurospiza moesta (n = 6)					
Pecho	3.17	0.22	0.64	699	339
Abdomen	3.27	0.21	0.76	700	445
Abdomen bajo	4.42	0.21	0.66	700	440
Frente	3.38	0.24	0.48	551	386
Corona	3.28	0.23	0.49	618	462
Espalda	4.09	0.23	0.55	525	376
Rabadilla	5.81	0.25	0.44	489	367
Cyanocompsa brissonii (n = 43)					
Pecho	5.84	0.27	0.59	412.09	305.86
Abdomen	6.93	0.28	0.56	409.37	304.16
Abdomen bajo	6.12	0.25	0.42	481.12	317.33
Frente	15.25	0.33	1.13	405.09	300.00
Corona	6.84	0.32	0.87	398.56	300.70
Espalda	5.97	0.28	0.62	409.33	302.14
Rabadilla	9.86	0.31	0.78	393.51	300.00
Cyanocompsa cyanoides (n = 22)					
Pecho	4.16	0.25	0.54	443	309
Abdomen	5.14	0.26	0.45	454	323
Abdomen bajo	4.39	0.23	0.47	591	371
Frente	9.45	0.29	0.89	435	304
Corona	4.41	0.28	0.61	447	324
Espalda	4.55	0.27	0.51	428	306
Rabadilla	5.42	0.27	0.54	418	304
Cyanoloxia glaucocaerulea (n = 10)					
Pecho	13.70	0.24	0.69	499	300
Abdomen	14.18	0.24	0.62	501	303
Abdomen bajo	12.05	0.23	0.42	527	303
Frente	15.10	0.26	0.79	475	303
Corona	11.22	0.26	0.66	478	303
Espalda	9.93	0.25	0.60	494	300
Rabadilla	13.24	0.27	0.58	436	300

Tabla 3.1. Continuación.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax-pos}$
Cyanocompsa parellina (n = 15)					
Pecho	5.63	0.31	0.92	419	306
Abdomen	7.52	0.31	0.92	422	303
Abdomen bajo	5.37	0.26	0.64	507	315
Frente	23.12	0.29	1.38	456	300
Corona	9.98	0.33	1.14	420	300
Espalda	5.86	0.32	0.85	396	303
Rabadilla	18.64	0.35	1.28	421	303
Passerina amoena (n = 10)					
Pecho	11.79	0.07	2.17	700	565
Abdomen	34.67	0.13	1.14	575	332
Abdomen bajo	29.74	0.11	1.18	677	376
Frente	25.34	0.26	1.53	496	300
Corona	22.14	0.25	1.31	500	300
Espalda	11.25	0.22	0.87	527	300
Rabadilla	23.15	0.24	1.12	514	300
Passerina caerulea (n = 23)					
Pecho	14.90	0.35	1.31	409	300
Abdomen	16.53	0.33	1.12	414	300
Abdomen bajo	12.65	0.27	0.80	437	300
Frente	20.56	0.37	1.61	409	300
Corona	16.31	0.36	1.37	410	300
Espalda	10.34	0.28	0.75	430	317
Rabadilla	19.24	0.33	1.19	419	300
Passerina ciris (n = 8)					
Pecho	15.09	0.15	2.06	700	583
Abdomen	19.16	0.17	1.76	700	578
Abdomen bajo	17.48	0.15	1.87	698	576
Frente	14.67	0.41	1.95	404	307
Corona	13.90	0.39	1.61	405	306
Espalda	20.86	0.20	1.84	537	506
Rabadilla	17.90	0.29	1.08	558	434
Passerina cyanea (n = 10)					
Pecho	13.19	0.27	1.22	477	300
Abdomen	15.66	0.26	1.20	493	300
Abdomen bajo	15.36	0.24	1.08	522	300
Frente	10.05	0.32	1.40	440	300
Corona	11.22	0.29	1.34	464	300
Espalda	15.37	0.25	1.11	526	300
Rabadilla	22.05	0.27	1.19	519	300
Passerina leclancherii (n = 9)					
Pecho	23.59	0.07	2.17	675	528
Abdomen	34.93	0.12	1.61	622	506

Tabla 3.1. Continuación.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax-pos}$
Abdomen bajo	34.54	0.14	1.37	661	480
Frente	13.29	0.14	2.47	553	510
Corona	13.85	0.17	2.24	548	509
Espalda	15.50	0.25	1.18	527	437
Rabadilla	25.76	0.28	1.08	518	323
Passerina rositae (n = 10)					
Pecho	24.36	0.27	0.96	439	300
Abdomen	29.79	0.22	0.81	581	327
Abdomen bajo	31.01	0.16	1.32	681	487
Frente	19.22	0.35	1.75	438	300
Corona	17.51	0.36	1.64	438	300
Espalda	17.59	0.28	1.15	491	300
Rabadilla	26.80	0.30	1.16	489	300
Passerina versicolor (n = 13)					
Pecho	10.28	0.36	1.39	384	313
Abdomen	8.34	0.29	0.81	421	309
Abdomen bajo	7.09	0.22	0.61	677	334
Frente	19.71	0.35	1.37	408	300
Corona	9.44	0.30	1.03	462	353
Espalda	6.84	0.25	0.73	580	327
Rabadilla	24.72	0.36	1.28	412	300

Tabla 3.2. Valores promedio de brillo, UV croma, croma y tono medido como λRmax y λbmax-pos por parche para las hembras de cada especie.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax\text{-}pos}$
Amaurospiza concolor (n = 8)					
Pecho	8.77	0.08	1.89	700	546
Abdomen	11.80	0.08	1.75	700	511
Abdomen bajo	11.06	0.08	1.85	700	516
Frente	6.09	0.08	1.95	700	618
Corona	5.81	0.11	1.64	700	602
Espalda	6.79	0.11	1.59	700	571
Rabadilla	7.28	0.11	1.64	700	620
Amaurospiza moesta (n = 5)					
Pecho	9.30	0.10	1.72	700	529
Abdomen	11.67	0.08	2.02	700	564
Abdomen bajo	10.89	0.08	2.16	700	574
Frente	6.89	0.10	1.84	700	608
Corona	5.68	0.10	1.87	700	602
Espalda	5.67	0.09	2.14	700	660
Rabadilla	7.83	0.09	2.15	700	614
Cyanocompsa brissonii (n = 29)					
Pecho	9.99	0.09	2.02	700	574
Abdomen	14.14	0.08	1.97	700	562
Abdomen bajo	14.17	0.08	1.95	700	573
Frente	6.44	0.11	1.69	700	597
Corona	5.82	0.13	1.53	700	617
Espalda	6.43	0.12	1.66	700	632
Rabadilla	7.68	0.11	1.88	700	625
Cyanocompsa cyanoides (n = 21)					
Pecho	5.83	0.10	1.96	700	669
Abdomen	7.32	0.10	1.89	700	644
Abdomen bajo	6.16	0.11	1.84	700	650
Frente	3.96	0.11	1.92	700	655
Corona	3.77	0.13	1.65	700	668
Espalda	4.65	0.15	1.48	700	678
Rabadilla	4.15	0.13	1.73	700	678
Cyanoloxia glaucocaerulea (n = 8)					
Pecho	12.37	0.10	1.61	700	516
Abdomen	17.81	0.10	1.57	700	501
Abdomen bajo	17.38	0.09	1.70	700	470
Frente	6.95	0.12	1.42	700	484
Corona	6.92	0.14	1.26	700	478
Espalda	7.54	0.14	1.27	700	559
Rabadilla	8.42	0.13	1.47	700	564

Tabla 3.2. Continuación.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax\text{-}pos}$
Cyanocompsa parellina (n = 9)					
Pecho	8.36	0.09	1.93	700	566
Abdomen	12.72	0.09	1.78	700	545
Abdomen bajo	11.74	0.09	1.78	700	554
Frente	6.19	0.09	2.02	700	609
Corona	6.18	0.11	1.68	700	627
Espalda	5.81	0.11	1.69	700	611
Rabadilla	7.21	0.11	1.82	700	598
Passerina amoena (n = 10)					
Pecho	17.25	0.08	1.69	700	532
Abdomen	29.36	0.12	1.20	687	364
Abdomen bajo	26.37	0.10	1.32	692	420
Frente	8.20	0.10	1.45	694	526
Corona	9.19	0.12	1.24	680	522
Espalda	9.70	0.13	1.18	691	569
Rabadilla	13.57	0.15	1.00	623	436
Passerina caerulea (n = 21)					
Pecho	14.22	0.09	1.75	700	523
Abdomen	20.76	0.10	1.42	700	469
Abdomen bajo	22.75	0.09	1.47	700	452
Frente	7.09	0.09	1.95	688	585
Corona	7.78	0.12	1.47	700	565
Espalda	8.97	0.14	1.30	700	643
Rabadilla	12.15	0.14	1.16	700	485
Passerina ciris (n = 7)					
Pecho	17.96	0.14	1.24	700	506
Abdomen	28.46	0.13	1.26	700	506
Abdomen bajo	26.31	0.12	1.31	700	477
Frente	9.67	0.16	1.21	554	505
Corona	9.35	0.18	1.05	579	504
Espalda	12.94	0.17	1.16	576	506
Rabadilla	14.33	0.19	1.29	558	506
Passerina cyanea (n = 9)					
Pecho	13.70	0.11	1.32	700	447
Abdomen	23.03	0.11	1.24	658	415
Abdomen bajo	23.45	0.11	1.32	700	387
Frente	6.65	0.10	1.55	700	549
Corona	6.67	0.10	1.55	700	565
Espalda	8.39	0.12	1.45	700	565
Rabadilla	9.73	0.11	1.44	690	573
Passerina leclancherii (n = 6)					
Pecho	23.35	0.10	1.70	669	506
Abdomen	34.43	0.12	1.43	659	506

Tabla 3.2. Continuación.

	Brillo promedio	UV Croma	Croma total	λ_{Rmax}	$\lambda_{bmax-pos}$
Abdomen bajo	29.91	0.14	1.32	663	472
Frente	10.62	0.14	1.78	576	506
Corona	10.64	0.16	1.50	576	506
Espalda	12.20	0.16	1.11	583	472
Rabadilla	17.03	0.20	0.87	554	506
Passerina rositae (n = 9)					
Pecho	14.42	0.09	1.68	700	539
Abdomen	22.92	0.10	1.57	700	535
Abdomen bajo	29.67	0.11	1.39	700	437
Frente	9.41	0.14	1.10	635	409
Corona	9.16	0.15	0.95	635	341
Espalda	9.42	0.14	1.13	692	478
Rabadilla	13.36	0.18	0.80	632	300
Passerina versicolor (n = 16)					
Pecho	14.57	0.10	1.45	700	444
Abdomen	21.90	0.11	1.29	700	368
Abdomen bajo	24.29	0.11	1.32	700	376
Frente	8.84	0.11	1.40	700	497
Corona	8.44	0.13	1.28	700	532
Espalda	9.08	0.14	1.19	700	505
Rabadilla	12.30	0.16	0.96	676	368

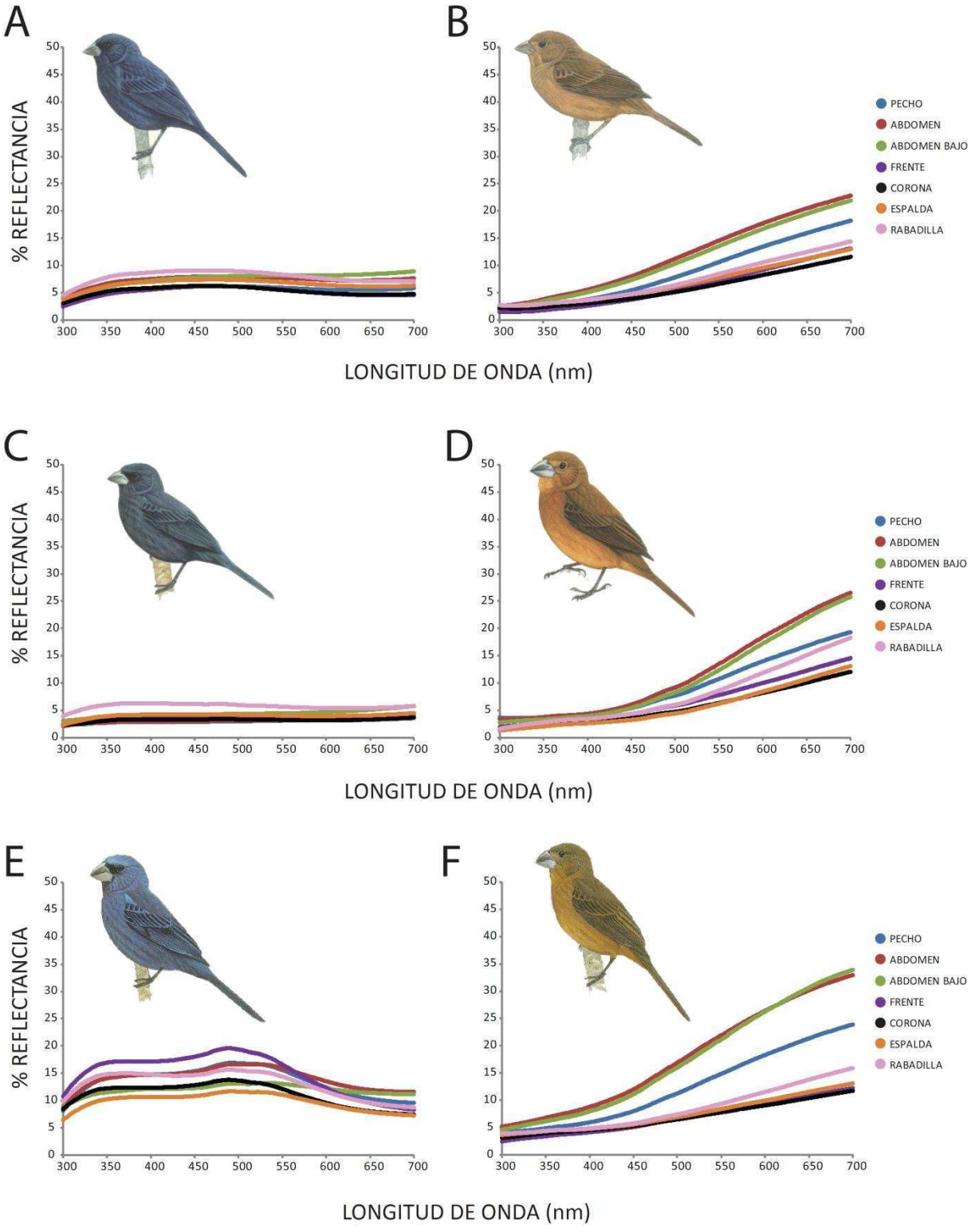

Figura 3.6: Espectros de reflectancia promedio de cada parche de plumaje medido para cada sexo de las distintas especies analizadas. A y B) *Amaurospiza concolor*, macho y hembra respectivamente. C y D) *Amaurospiza moesta*, macho y hembra respectivamente. E y F) *Cyanoloxia glaucocaerulea*, macho y hembra respectivamente. Las ilustraciones fueron modificadas de Orenstein y Brewer (2011).

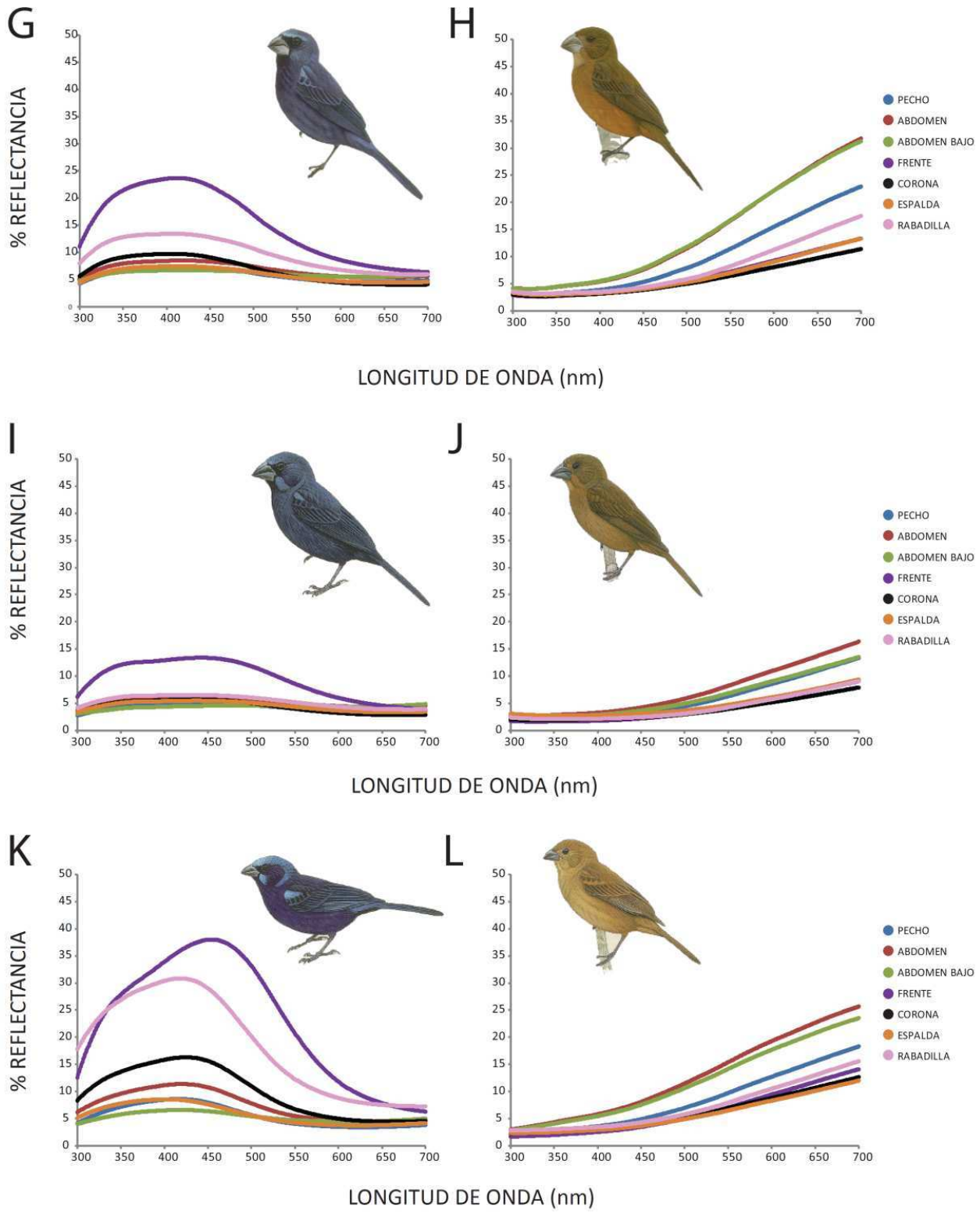

Figura 3.6 (continuación): Espectros de reflectancia promedio de cada parche de plumaje medido para cada sexo de las distintas especies analizadas. G y H) *Cyanocompsa brissonii*, macho y hembra respectivamente. I y J) *Cyanocompsa cyanoides*, macho y hembra respectivamente. K y L) *Cyanocompsa parellina*, macho y hembra respectivamente. Las ilustraciones fueron modificadas de Orenstein y Brewer (2011).

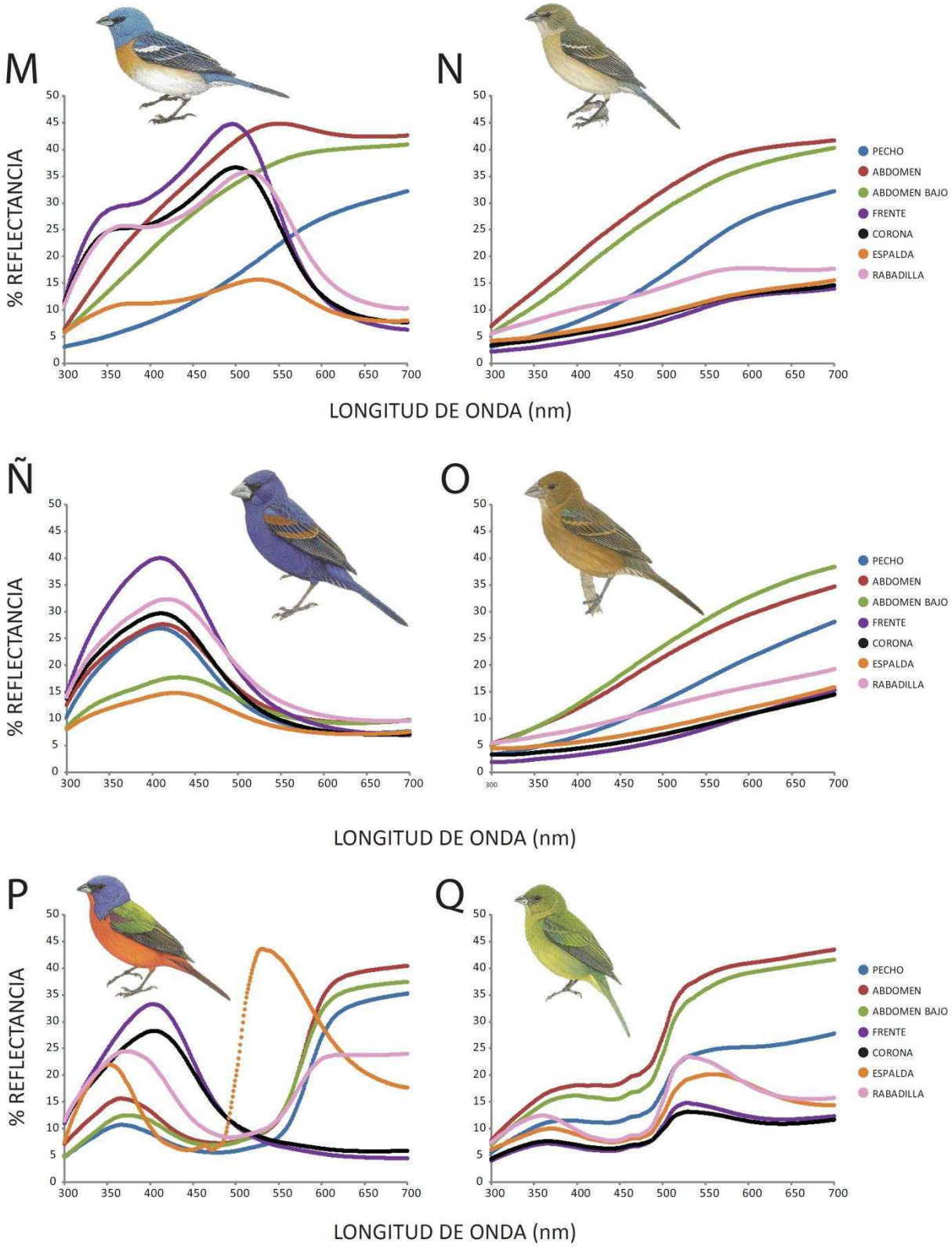

Figura 3.6 (continuación): Espectros de reflectancia promedio de cada parche de plumaje medido para cada sexo de las distintas especies analizadas. M y N) *Passerina amoena*, macho y hembra respectivamente. Ñ y O) *Passerina caerulea*, macho y hembra respectivamente. P y Q) *Passerina ciris*, macho y hembra respectivamente. Las ilustraciones fueron modificadas de Orenstein y Brewer (2011).

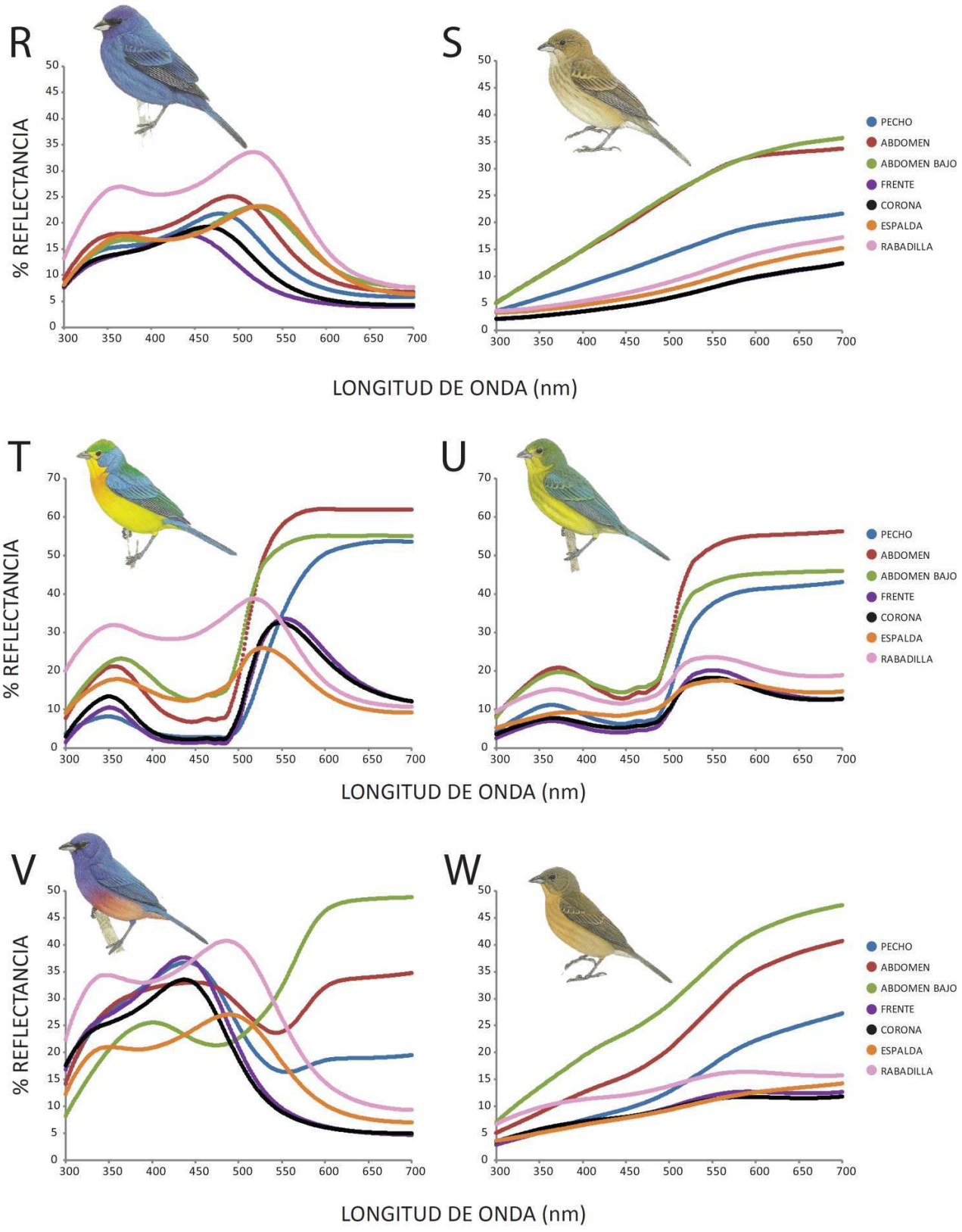

Figura 3.6 (continuación): Espectros de reflectancia promedio de cada parche de plumaje medido para cada sexo de las distintas especies analizadas. R y S) *Passerina cyanea*, macho y hembra respectivamente. T y U) *Passerina leclancherii*, macho y hembra respectivamente. V y W) *Passerina rositae*, macho y hembra respectivamente. Las ilustraciones fueron modificadas de Orenstein y Brewer (2011).

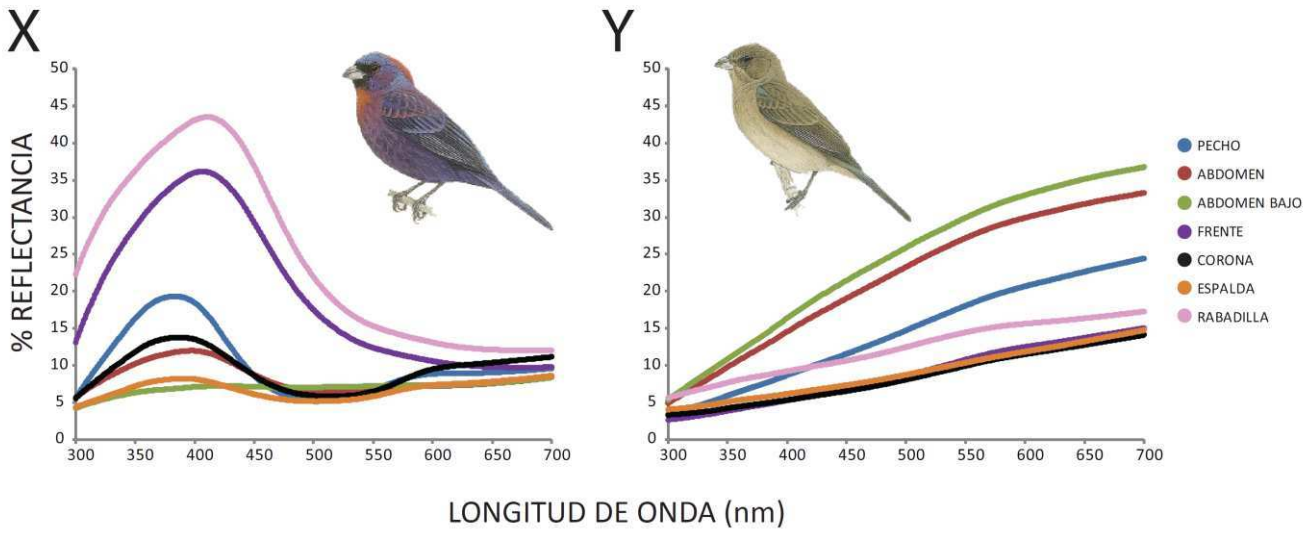

Figura 3.6 (continuación): Espectros de reflectancia promedio de cada parche de plumaje medido para cada sexo de las distintas especies analizadas. X e Y) *Passerina versicolor*, macho y hembra respectivamente. Las ilustraciones fueron modificadas de Orenstein y Brewer (2011).

Tabla 3.3: Estimadores de la heterogeneidad de la coloración -volumen del espacio de color (CVol) y extensión promedio del color (ACS) – para machos y hembras de los "Cardinalinos Azules". También se muestran estimadores de los niveles de dicromatismo sexual -sobreposición ("overlap") de los volúmenes del espacio de color de machos y hembras, y diferencias perceptuales entre machos y hembras en términos de JNDs- para cada especie. AMCO = *Amaurospiza concolor*; AMMO = *A. moesta*; CYBR = *Cyanocompsa brissonii*; CYCY = *C. cyanoides*; CYGL = *Cyanoloxia glaucocaerulea*; CYPA = *C. parellina*; PAAM = *Passerina amoena*; PACA = P. *caerulea*; PACI = *P. ciris*; PACY = *P. cyanea*; PALE= *P. leclancherii*; PAVE = *P. veriscolor*.

	Machos		**Hembras**		**Overlap**	**ΔS**	**Peso (g)**	**Ambiente**
	CVol	ACS	CVol	ACS				
AMCO	0.000024	0.037702	0.000025	0.045949	0.000000	14.79	12.86 ± 1.29	Cerrado
AMMO	0.000008	0.034914	0.000024	0.040111	0.000000	14.56	13.75 ± 1.51	Cerrado
CYBR	0.000134	0.061715	0.000057	0.049682	0.000000	21.21	22.36 ± 2.39	Semiabierto
CYCY	0.000163	0.055545	0.000068	0.054266	0.000000	17.65	27.64 ± 3.93	Cerrado
CYGL	0.00007	0.042969	0.00003	0.044977	0.000000	14.31	17.32 ± 1.72	Semiabierto
CYPA	0.000461	0.080387	0.000024	0.034365	0.000000	24.83	15.34 ± 1.56	Cerrado
PAAM	0.000536	0.158537	0.000081	0.05257	0.000068	12.37	14.79 ± 1.32	Abierto
PACA	0.000188	0.077439	0.00016	0.060133	0.000000	23.15	28.28 ± 4.07	Semiabierto
PACI	0.007183	0.266835	0.000525	0.068782	0.000070	15.54	15.62 ± 2.25	Abierto
PACY	0.000607	0.093083	0.000034	0.040176	0.000000	22.02	14.16 ± 1.88	Semiabierto
PALE	0.002505	0.199965	0.000942	0.099387	0.000810	11.41	14.26 ± 1.09	Semiabierto
PARO	0.001204	0.163614	0.000119	0.06205	0.000000	19.02	19.81 ± 2.03	Cerrado
PAVE	0.001452	0.123958	0.0001	0.050508	0.000001	14.83	12.51 ± 1.19	Abierto

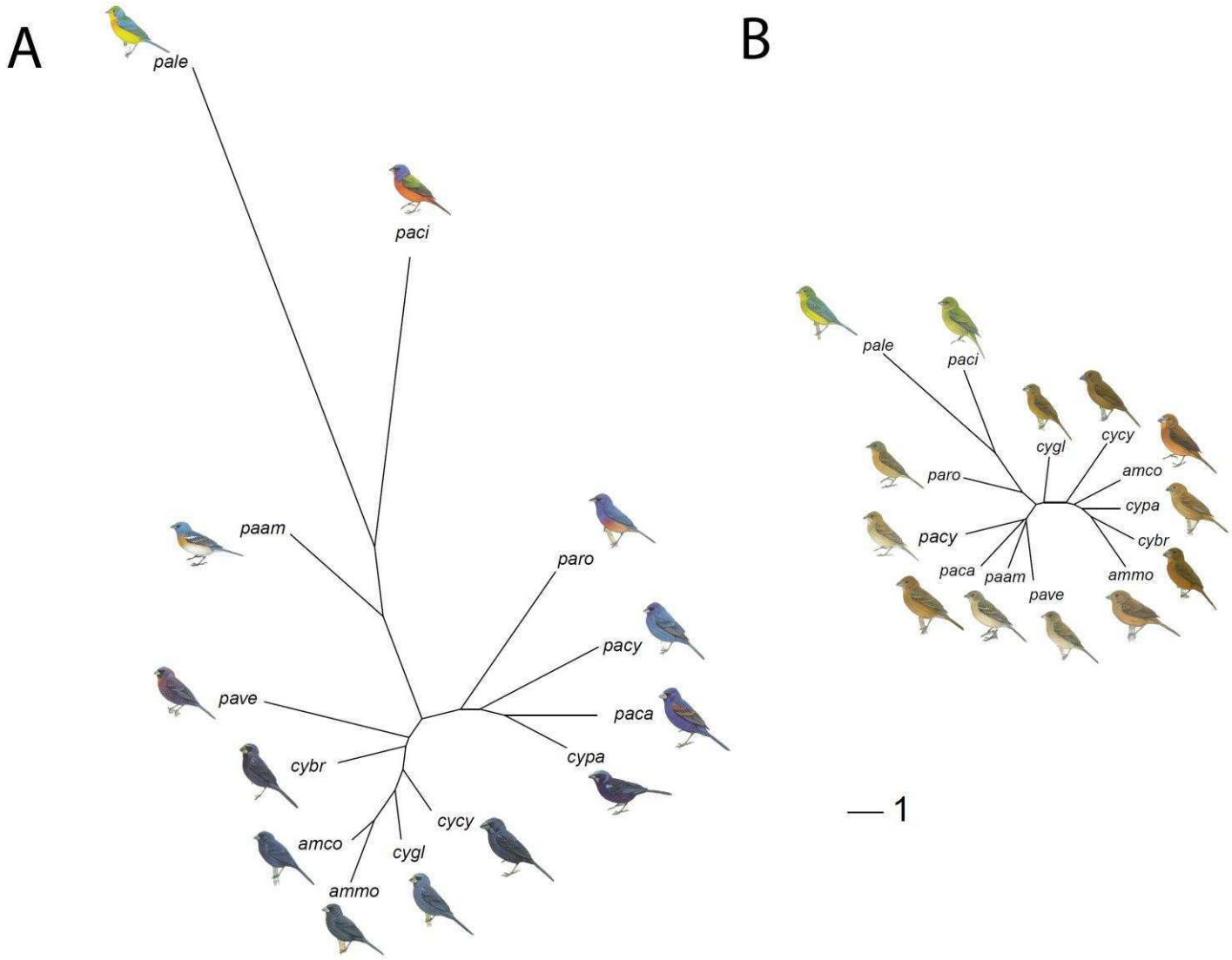

Figura 3.7: Distancia perceptual en la coloración del plumaje (ΔS) entre las especies para los machos (A) y las hembras (B) de los Cardinalinos Azules. AMCO = *Amaurospiza concolor*; AMMO = *A. moesta*; CYBR = *Cyanocompsa brissonii*; CYCY = *C. cyanoides*; CYGL = *Cyanoloxia glaucocaerulea*; CYPA = *C. parellina*; PAAM = *Passerina amoena*; PACA = *P. caerulea*; PACI = *P. ciris*; PACY = *P. cyanea*; PALE= *P. leclancherii*; PAVE = *P. veriscolor*.

3.3 SEGUNDA PARTE: Efecto de diferentes factores en la variación de la coloración del plumaje.

3.3.1 Materiales y Métodos

Para evaluar el efecto del tipo de ambiente y del tamaño corporal sobre la evolución de la coloración del plumaje, se puso a prueba la existencia de una correlación de cada uno de estos factores con algunas de las variables colorimétricas calculadas previamente. El análisis se llevó a cabo implementando una regresión filogenética de cuadrados mínimos generalizados (PGLS), de acuerdo a lo explicado en el Capítulo 2.

En primer lugar, se puso a prueba la existencia de una relación entre el tipo de ambiente (abierto, semiabierto o cerrado, según la clasificación descripta en el capítulo 2) y el CVol y el ACS para machos y para hembras. También, se analizó si el ambiente se relacionaba con el brillo y el tono promedio de cada especie, también entre machos y entre hembras. Para los machos, se consideraron ambas estimaciones detalladas previamente del tono: la longitud de onda a la que se da la reflectancia máxima (λ_{Rmax}) y la longitud de onda a la cual la pendiente del espectro de reflectancia es máxima ($\lambda_{bmax\text{-}pos}$). El brillo y λ_{Rmax} no fueron transformados. En cuanto al $\lambda_{bmax\text{-}pos}$ se reportan los resultados pero se advierte que a pesar de intentar diferentes transformaciones no se cumplió el supuesto de normalidad. Para las hembras, sólo se consideró el tono como $\lambda_{bmax\text{-}pos}$.

A continuación, se puso a prueba si el peso corporal (como indicador de tamaño) se relacionaba significativamente con el volumen del espacio de color (CVol) y la expansión promedio del color (ACS), estimadores de la heterogeneidad de la coloración del plumaje. Esto se hizo para machos y hembras por separado, utilizando los valores promedio para cada especie. También se puso a prueba la relación del tamaño corporal con el dicromatismo sexual, comparando el peso promedio de cada especie (considerando ahora machos y hembras juntos) con el ΔS entre machos y hembras para cada especie. Además, se evaluó la relación del dimorfismo en tamaño corporal con el dicromatismo sexual, siendo el primero estimado como el módulo de la

diferencia entre el peso promedio de machos y de hembras para cada especie. Se aplicó una transformación logarítmica (en base 10) a las variables a fin de cumplir con el supuesto de normalidad de los residuos (Mundry 2014). En el caso de la relación entre CVol con el peso en las hembras, no se cumplió el supuesto de normalidad de los residuos, a pesar de intentar transformaciones alternativas.

Por último, se analizó si la heterogeneidad del plumaje de los machos predice la heterogeneidad del plumaje de las hembras, para poner a prueba la hipótesis de respuesta genética correlacionada.

3.3.2 Resultados

El peso, utilizado como estimador de tamaño corporal, no mostró relación con el volumen del espacio del color (CVol) ni con la expansión media del color (ACS), ni en machos ($p > 0.92$ en ambos casos) ni en hembras ($p > 0.22$ en ambos casos). Tampoco el dimorfismo sexual en tamaño predice el dicromatismo sexual ($p = 0.52$). En cambio, el peso mostró una correlación positiva con el dicromatismo sexual ($ß = 0.59$, $t_{11} = 2.85$, $p = 0.02$; figura 3.8A).

El tipo de ambiente tampoco explica las diferencias en CVol o ACS en machos ($p > 0.44$ en ambos casos) o en hembras ($p > 0.70$ en ambos casos). Las diferencias en brillo y tono tampoco se relacionan con el tipo de ambiente, en ninguno de los sexos ($p > 0.61$ para los machos en todos los casos y $p > 0.20$ para las hembras en todos los casos).

Tanto el CVol como el ACS de los machos mostraron una correlación positiva con el CVol y el ACS de las hembras respectivamente (CVol: $ß = 0.51$, $t_{11} = 2.71$, $p = 0.02$; ACS: $ß = 0.32$, $t_{11} = 2.52$, $p = 0.03$; figuras 3.8B y C respectivamente).

3.4 Discusión

En el presente capítulo se describió la coloración de todos los miembros del clado de los Cardinalinos Azules, considerando también el plumaje de las hembras

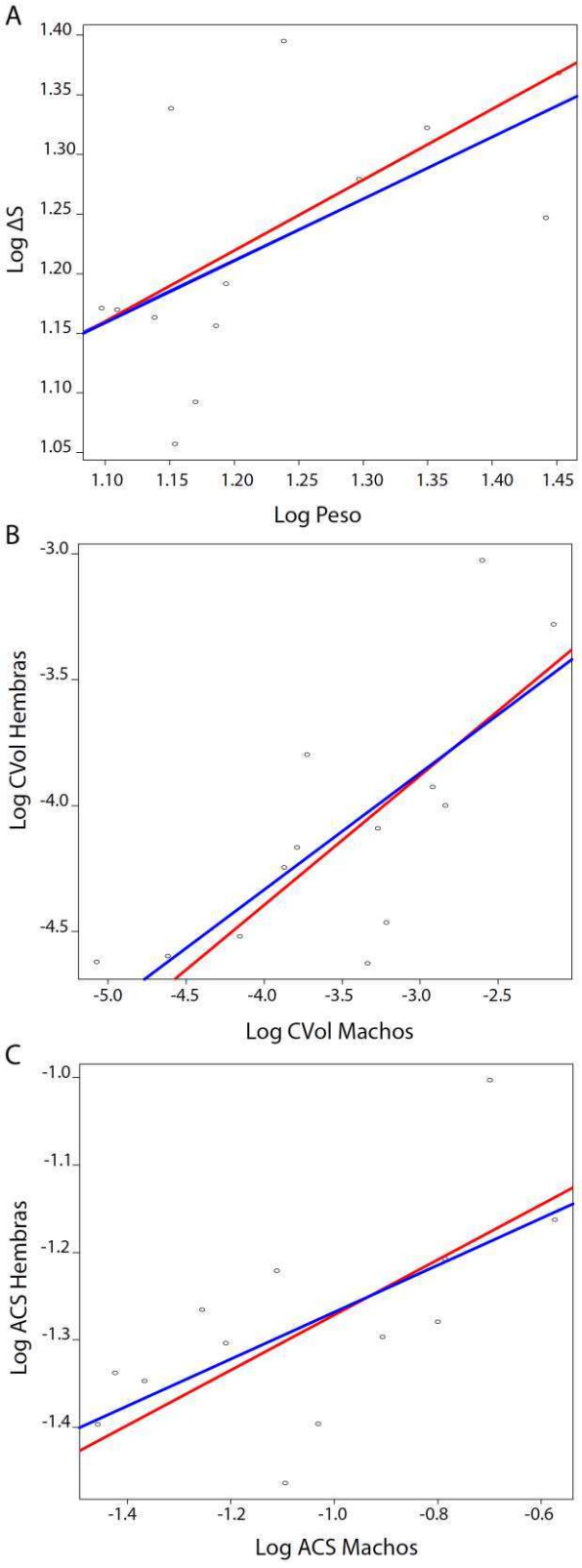

Figura 3.8: A) Dicromatismo sexual (medido como ΔS entre machos y hembras) en función del peso corporal. Heterogeneidad de la coloración del plumaje de las hembras, estimada como CVol (B) y ACS (C) en función de la heterogeneidad del plumaje de los machos.

y se analizó la variación interespecífica poniendo en práctica un modelo que tiene en cuenta la percepción visual de las aves. En base a estos análisis se pusieron a prueba varias hipótesis sobre el efecto del tipo de hábitat y del tamaño corporal (y su diferencia entre sexos) en la evolución del color en machos, hembras y el dicromatismo sexual.

En cuanto a la descripción del color, se optó por calcular los valores promedios de cada especie de ciertos parámetros como el brillo, el croma y el tono. Este acercamiento tiene algunas desventajas, en particular para describir el componente cromático del color, dado que las diferentes formas de los espectros de reflectancia requieren índices diferentes (Delhey et al. 2014) y no siempre guarda relación con el color percibido (ya sea por las aves o por los humanos). Se han propuesto formas alternativas como la descripción del color de un parche según sus coordenadas en un espacio tetracromático (ver Endler y Mielke 2005, Stoddard y Prum 2008). Este modelo, -que es el utilizado para calcular los estimadores de la heterogeneidad del plumaje total de cada especie, CVol y ACS- también tiene la dificultad de describir la coloración de un dado parche de una forma que no es simple de interpretar, en términos de la estimulación relativa de cada tipo de cono en la retina de las aves. Por otro lado, si bien no proveen información directa de los tonos incluidos en un plumaje, estimadores como el CVol y el ACS resultan muy útiles para la descripción global del plumaje de un ave, que en muchas especies incluye patrones de coloración sumamente variados.

El tipo de hábitat no parece haber tenido un efecto en la evolución de la coloración entre los Cardinalinos Azules: especies con plumajes enteramente azules (es decir que irradian principalmente luz de longitud de onda corta) se encuentran en todos los tipos de hábitats, y lo mismo con aquellas que poseen parches que reflejan en gran medida longitudes de onda larga (amarillos-rojos). Las especies con plumajes más heterogéneos (*P. ciris*, *P. leclancherrii*, *P. rositae* y *P. versicolor*) son de ambientes abiertos o semiabiertos, en contraposición a lo encontrado previamente (Galván et al. 2013), excepto *P. rositae*. Lo que tienen en común la mayoría de las especies completamente azules, o las que poseen parches de coloración variada es su origen común dentro del clado. La explicación más probable de las diferencias encontradas en el clado es el arrastre filogenético de cambios que surgieron en diferentes momentos

de la diversificación de la coloración del plumaje dentro del mismo (Stoddard y Prum 2008).

El tamaño corporal no mostró ninguna relación con la heterogeneidad o elaboración del plumaje de las especies en estudio, a diferencia de lo encontrado en estudios anteriores. Galván et al. (2013) analizaron la coloración de los machos de 111 especies (incluyendo varios de los Cardinalinos Azules) provenientes de 55 familias de aves y encontraron que el tamaño corporal mostraba una correlación negativa con el espacio de volumen de color y la expansión promedio de color (los mismos indicadores utilizados en este capítulo). Los autores atribuyeron sus resultados a la relación inversa que existe entre tamaño corporal y concentración de carotenoides en plasma, dada por la mayor ingestión de alimento por unidad de masa corporal que existe en especies más pequeñas en relación a las de mayor tamaño (Tella et al. 2004). Entre las especies de los Cardinalinos Azules, las que poseen mayores CVol y ACS son justamente las que en su historia evolutiva han añadido parches de coloración de origen carotenoide a la coloración estructural azul, común a todo el grupo, por lo que podría esperarse resultados similares a los de Galván et al.(2013). Una posibilidad es que las diferencias en tamaño sean insuficientes como para detectar una relación significativa con la coloración. Sin embargo, el peso sí mostró una correlación positiva con el dicromatismo sexual (ver más adelante). Otra posibilidad es que, dado que las especies de mayor heterogeneidad del plumaje tienen un origen común dentro del clado, la restricción del peso sea difícil de detectar a este nivel dado que el factor filogenético (corregido por el uso de PGLS) es preponderante.

Los resultados del presente capítulo muestran que no habría relación entre el dimorfismo en tamaño y en color, mientras que el peso de las especies predice de manera directa el grado de dicromatismo sexual. Esto podría significar que la presión de selección sexual sobre los machos por plumajes más conspicuos es mayor en especies de mayor tamaño o que la selección natural por cripsis en las hembras es menor en las hembras de menor tamaño. Lo primero puede descartarse porque eso también implicaría que las especies de mayor tamaño presenten plumajes más elaborados. Sin embargo el tamaño corporal no muestra relación con la complejidad de la coloración del plumaje entre las especies del clado. La segunda opción contradice la visión actual de que un mayor tamaño reduce los riesgos de predación (Ricklefs

2010), por lo cual no resulta claro aún cuál sería la razón de la correlación encontrada en el presente capítulo. Además, lo encontrado en los Cardinalinos Azules contradice lo obtenido por Dale et al. (2015) al analizar todos los paseriformes. Esto podría deberse en parte a que, además del alcance diferente de su estudio, Dale et al. (2015) utilizaron un indicador de elaboración del plumaje diferente y medido a partir de ilustraciones escaneadas (y por lo tanto ignorando el componente UV de la coloración).

En cuanto a la relación entre la coloración de cada sexo, se encontró que la heterogeneidad de la coloración del plumaje de machos predice la heterogeneidad de la coloración de las hembras. Esto es congruente con la idea de respuesta genética correlacionada, es decir que el aumento de conspicuidad o de cripsis en uno de los sexos, en respuesta a selección sexual o natural, tiene un efecto en el otro sexo (Dale et al. 2015).

En resumen, los resultados del presente capítulo descartan que el tamaño corporal y el tipo de hábitat hayan sido factores relevantes en la diferenciación de la coloración entre especies dentro del grupo. El tamaño corporal sí tendría un efecto en el grado de diferenciación en la coloración del plumaje entre sexos. Estos resultados contradicen los encontrados previamente en el sentido de la correlación, pero refuerzan la idea de que el tamaño corporal es un factor a controlar en los estudios comparativos de la coloración en aves, como se hace comúnmente al analizar las vocalizaciones.

Capítulo 4. Relación entre la complejidad del canto y de la coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules

4.1 Introducción

Cuando Darwin (1871) formuló la teoría de la selección sexual, propuso que los rasgos sexuales secundarios (es decir, no asociados directamente con la producción y fertilización de gametas) evolucionaron como consecuencia de la competencia entre machos por las hembras (selección intrasexual) o bien porque fueron seleccionados para la atracción de las hembras (selección intersexual). De esta manera, existen caracteres sexuales secundarios que funcionan como "armas" para repeler a los machos competidores, resultado de la selección intrasexual, y aquellos que funcionan como "ornamentos", producto de la selección intersexual (Andersson 1994).

Hasta aquí se ha analizado la variación y el efecto de diferentes factores en la evolución del canto y en la coloración de las aves por separado. Pero dado que ambos pueden funcionar como "ornamentos" o "armas" (Catchpole y Slater 2008, Senar 2006), es relevante estudiar si su evolución está relacionada de alguna manera. Darwin (1871) notó que muchas especies de aves con cantos complejos poseían plumajes poco llamativos, como si "los colores brillantes y la potencia del canto se reemplazaran entre sí". Si ambos caracteres son costosos de producir podría existir un "trade-off" o compromiso entre los recursos que pueden alocarse a cada uno de ellos (Shutler 2010), resultando en una correlación inversa en la complejidad de los caracteres. En cuál de ellos se invierten más recursos dependerá de a cuál de los caracteres se "transfiere" el efecto de la selección sexual (Gilliard 1956). Esta idea proviene de la observación de que entre las aves de la familia Ptilonorhynchidae (donde los machos construyen estructuras que adornan con diferentes elementos para atraer a las hembras) las especies con plumajes más elaborados o llamativos construyen estructuras más simples y viceversa (Gilliard 1956). Según el autor, el efecto de la

selección sexual habría sido transferido hacia las construcciones de los machos, relajando de esta manera la presión de selección sexual sobre la coloración del plumaje. Alternativamente, si dos caracteres están bajo una fuerte selección sexual no se esperaría que existiera una relación entre la complejidad de cada carácter (Ornelas et al. 2009), o incluso podría esperarse que estén relacionados pero de manera positiva (Shutler y Weatherhead 1990).

Los trabajos previos sobre el tema son, además de escasos, muy heterogéneos en cuanto a las variables utilizadas como indicadoras de complejidad y a las técnicas utilizadas para tomar las mediciones, en particular en el caso de las mediciones colorimétricas (Shutler y Weatherhead 1990, Read y Weary 1992, De Repentigny et al. 2000, Badyaev et al. 2002, Ornelas et al. 2009, Gonzalez-Voyer et al. 2013, Mason et al. 2014). Los resultados de estos estudios también son contradictorios, de manera que aún no resulta claro cómo se relacionan el canto y la coloración.

Los Cardinalinos Azules constituyen un excelente modelo para analizar si la evolución del canto y la coloración del plumaje están relacionadas de alguna manera por varias razones. Por un lado, todas las especies presentan dicromatismo sexual, y el canto sería producido sólo por los machos (Orenstein y Brewer 2011), lo cual indicaría que ambos caracteres están, en cierto grado, bajo la influencia de la selección sexual. Por otro lado, y como se detalló previamente, poseen en líneas generales un alto grado de diversidad en sus señales acústicas (Capítulo 2) y también en sus señales visuales (Capítulo 3).

El objetivo del presente capítulo es determinar si existe una relación, y de qué tipo, entre la complejidad del canto y de la coloración del plumaje de los Cardinalinos Azules, con el fin de evaluar si éste es otro factor a tener en cuenta para entender la evolución de estos caracteres dentro del grupo.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Indicadores de la complejidad del canto y la coloración

Como indicador de complejidad del canto se seleccionaron tres de la variables medidas previamente (Capítulo 2): el ancho de banda (Band), dado que representa la capacidad de producir cantos que incluyan frecuencias extremas más dispares; la duración del canto (DCanto), como estimación de la capacidad de incluir mayor cantidad y/o variedad de notas, y la duración promedio de las notas (DNotas), como estimación de la complejidad de la estructura de las mismas. Dado que no existe un consenso sobre cómo estimar la complejidad del canto, se seleccionaron estas variables que fueron utilizadas en estudios previos como indicadoras de la complejidad de las vocalizaciones (Shutler y Weatherhead 1990, Gonzalez-Voyer et al. 2013, Mason et al. 2014), y porque no mostraron correlación con el peso corporal, el tamaño del pico o el tipo de hábitat.

La complejidad de la coloración fue evaluada a través de dos variables que cuantifican la heterogeneidad del plumaje total de una especie: el volumen del espacio de color (CVol) y la extensión promedio de color (ACS, ver Capítulo 3). Se utilizaron los valores correspondientes a los machos. Tampoco estos estimadores mostraron correlación con el peso corporal o el tipo de hábitat. Además, se analizó la relación con las variables acústicas de la distancia perceptual entre machos y hembras (ΔS) como indicador del nivel de dicromatismo sexual, ya que esta variable también ha sido utilizada previamente como estimador de la elaboración de la coloración de los machos (aunque sí mostró correlación con el peso). A diferencia de indicadores utilizados en algunos trabajos previos, todos éstos tienen en cuenta el componente ultravioleta de la coloración, y no se basan en la percepción visual humana.

4.2.2 Relación entre la complejidad en ambos caracteres.

Para testear la existencia de una relación entre las variables colorimétricas y acústicas, se utilizó la regresión filogenética de cuadrados mínimos generalizados (PGLS), de acuerdo a lo explicado en el Capítulo 2, comparando cada una de las tres variables acústicas con cada una de las tres variables colorimétricas. Se utilizaron los valores por especie reportados en los capítulos 2 y 3. A pesar de usarse un método de regresión los resultados sólo pueden interpretarse como correlaciones dado que, de

haber una relación en su historia evolutiva, no podemos saber qué rasgo es responsable de los cambios en el otro (Martins 2000). Por lo tanto, para cada par de variable acústica vs. colorimétrica se calcularon dos regresiones PGLS, intercambiando el lugar de predictora y respuesta, y se calculó el coeficiente de correlación como la media geométrica de las pendientes estimadas (Quinn y Keough 2002). La prueba de la significancia de r es equivalente a la prueba de la significancia de la pendiente de las regresiones (Quinn y Keough 2002).

4.3 Resultados

Ninguna de las variables consideradas como representativas de la complejidad de la coloración del plumaje mostró una correlación significativa con las variables de canto aquí consideradas ($p > 0.08$ en todos los casos, ver tabla 4.1). En general los valores de r fueron muy bajos, excepto en el caso de ΔS con el ancho de banda y con la duración promedio de las notas (tabla 4.1). La correlación de ΔS con el ancho de banda fue la única de signo negativo y cercano a ser significativo.

4.4 Discusión

En el presente capítulo se analizó la relación entre la complejidad o grado de elaboración de los dos caracteres estudiados en los capítulos previos: el canto y la coloración del plumaje. En primer lugar cabe destacar que, de los trabajos previos en el tema, la mayoría se basa en el análisis de ilustraciones o fotos de guías de campo (Shutler y Weatherhead 1990, Read y Weary 1992, De Repentigny et al. 2000, Badyaev et al. 2002, Ornelas et al. 2009, Gonzalez-Voyer et al. 2013). Es decir que los resultados aquí presentados, juntos con los de Mason et al. (2014), son los únicos que se basan en el análisis de pieles de estudio y utilizando técnicas objetivas de espectrofotometría que contemplan el rango UV.

Los resultados obtenidos sugieren que no existe relación (ni positiva ni negativa) entre la complejidad del canto y de la coloración entre los Cardinalinos Azules. Esto coincide con los resultados de Ornelas et al. (2009), y Mason et al. (2014) en

Tabla 4.1: Coeficientes de correlación y nivel de significancia entre las variables acústicas y colorimétricas en estudio.

	Band		DCanto		DNota	
	r	*p*	r	*p*	r	*p*
Cvol	0.03	0.92	0.17	0.59	0.08	0.81
ACS	0.02	0.95	0.03	0.93	0.06	0.84
ΔS	-0.55	0.05	0.15	0.61	0.50	0.08

Trogonidae (Trogoniformes) y Thraupidae (Passeriformes), respectivamente. En cambio, Badyaev et al. (2002) encontraron una correlación inversa entre el brillo del plumaje de los machos y la complejidad del canto en paseriformes de la familia Carduelinae, mientras que Shutler y Weatherhead (1990) y Gonzalez-Voyer et al. (2013) encontraron una asociación positiva entre los indicadores de elaboración de las vocalizaciones y plumaje en las familias Parulidae (Passeriformes) y Megalaimidae (Piciformes) respectivamente.

Estas incongruencias podrían deberse a varias razones. En primer lugar, la relación entre ambos caracteres podría depender en parte del tipo de coloración involucrada: Badyaev et al. (2002) encontraron que la relación negativa entre elaboración del canto y de la coloración del plumaje entre las especies analizadas estaba dada por los componentes de la coloración de origen carotenoide. La complejidad de elementos de coloración debidos a melaninas no mostraron relación con los indicadores del canto (Badyaev et al. 2002). En otros estudios donde se analizaron ambos tipos de coloración por separado mostraron resultados inconsistentes y la conclusión general de tales trabajos es que no existe correlación entre la complejidad de la coloración y el canto (Ornelas et al. 2009, Mason et al. 2014). En el caso de los Cardinalinos Azules existen especies con y sin parches de coloración carotenoide que podrían analizarse por separado, pero el tamaño muestral en cada grupo sería muy reducido.

Los resultados incongruentes que se han obtenido en estudios previos también podrían deberse a que el efecto de cada tipo de selección sexual (intra e intersexual) sobre cada carácter (canto y coloración) varíe entre los grupos estudiados. Como

alternativa a la hipótesis de "transferencia", se ha propuesto que la elaboración de dos caracteres sexuales no estará correlacionada si cada uno de ellos es objeto de diferentes tipos de selección sexual (Shutler y Weatherhead 1990). En el caso de los Cardinalinos Azules la evidencia al respecto es escasa, pero sugiere que ambos caracteres estarían bajo selección sexual aunque no de manera equitativa. Por ejemplo, se ha visto que los machos de *Passerina caerulea* ajustan su nivel de "mate-guarding" o vigilancia de la pareja en función de la ornamentación del plumaje de los machos vecinos, medida en función del brillo. Sin embargo, las hembras de esta especie no muestran una preferencia por la intensidad del azul en el plumaje de los machos (Ballentine y Hill 2003). El canto en esta especie, en cambio, sería importante tanto para la atracción de hembras como para la interacción agresiva entre machos (Ballentine et al. 2003, Lattin y Ritchinson 2009). Si el canto y la coloración son objeto de diferentes tipos de selección sexual, su evolución no necesariamente debe estar correlacionada, lo cual coincide con los resultados aquí obtenidos.

Shutler (2011) estudió la relación entre caracteres costosos de producir desde un punto de vista teórico, en base a modelaciones de diferentes distribuciones de recursos. De acuerdo a estas modelaciones, cuando los recursos a asignar a dos caracteres siguen una distribución normal entre las especies que están siendo comparadas, se evidencian correlaciones negativas o "trade-offs" entre la complejidad de cada uno. En cambio, si los recursos se distribuyen de manera binomial negativa (es decir, la mayoría de las especies poseen una pequeña reserva de recursos y unas pocas tiene una gran cantidad de recursos), lo que se encuentra es una tendencia a una asociación positiva entre la cantidad de recursos a asignar a cada carácter (Shutler 2011). Es decir que la relación entre la complejidad de dos caracteres dependerá también de cómo se distribuyen empíricamente los recursos entre las especies en estudio.

Otra posibilidad que debe tenerse en cuenta en este tipo de estudios es que el "trade-off" exista pero no haya sido detectado por el análisis empleado. Esto podría deberse a varias razones. Para empezar, si un "trade-off" impone una restricción en el mecanismo de producción de un carácter, se establece un rango de expresión potencial de ese carácter (fenotipo potencial), dentro del cual éste podría evolucionar

libremente (fenotipo efectivo, ver Slabekoorn y Smith 2002, Podos et al. 2004a). En este caso, si los recursos que se invierten en la expresión de uno de los caracteres impone un límite a lo que se destina al otro carácter, la correlación negativa sería detectable sólo si el fenotipo efectivo se acerca al potencial en todos o la mayoría de los casos en estudio. Además, las variables elegidas como indicadores de complejidad podrían no estar reflejando correctamente los niveles de inversión relativa en cada carácter en estas especies. Por ejemplo, el costo de comunicación acústica de las especies en estudio podría no estar representado por características propias del canto y su complejidad (Oberweger y Goller 2001) sino, por ejemplo, por la cantidad de tiempo que un macho invierte en cantar hasta atraer a una hembra, o la tasa a la que produce los cantos. Sin embargo, la naturaleza de los datos utilizados en esta tesis no permite calcular variables de ese tipo.

En resumen, estos resultados muestran que la evolución del canto y la de la coloración del plumaje habrían sido independientes en el grupo en estudio en la presente tesis, y suman evidencia en contra de que exista un compromiso entre la inversión en canto y en coloración del plumaje en aves.

Capítulo 5. Variación en canto, color del plumaje y otros caracteres fenotípicos en relación a la diferenciación en marcadores genéticos en *Cyanocompsa cyanoides*

5.1 Introducción

El creciente uso de marcadores genéticos en el análisis de la diversificación biológica ha evidenciado cierto nivel de discordancia entre la taxonomía tradicional basada en caracteres fenotípicos (como la coloración del plumaje y las vocalizaciones en Aves) y la clasificación derivada de los datos moleculares (Winker 2009), en particular a nivel de subespecies. Debido a esto y otras razones (ver James 2010 para una revisión sobre el tema), el concepto de subespecie y su utilidad son objeto de fuertes críticas, principalmente de parte de quienes abogan por el concepto filogenético de especie (Haig y Winker 2010). En el caso de las aves, un meta-análisis de estudios moleculares intraespecíficos realizados en especies de América del Norte encontró que sólo el 3% de las subespecies "tradicionales" (es decir, las que se basan enteramente en fenotipo) representaban unidades filogenéticas distintas (Zink 2004), concluyendo que las subespecies “oscurecen el estudio de la diversidad biológica de aves” (Zink 2004, pero ver Phillimore y Owens 2006). Sin embargo, esta afirmación se basa únicamente en el análisis de marcadores genéticos y no existe aún un consenso sobre qué grado de diferenciación genética deben mostrar las subespecies (Patten 2010). Las subespecies se definen como poblaciones de una especie que difieren en ciertos caracteres, pero no están aislados reproductivamente (Mayr 1982). Los genes o marcadores genéticos que se asume que evolucionan de manera casi neutra necesitan un largo período de poco o ningún flujo génico para divergir (Hudson y Coyne 2002). Por lo tanto, la monofilia recíproca no debería ser necesaria para la delimitación de subespecies (Patten 2010). Además, como las poblaciones pueden diferir por selección incluso habiendo flujo génico (Nosil 2008), la falta de congruencia completa entre

ambas fuentes de información (fenotipo y los marcadores moleculares) es factible (Winker 2009, Patten 2010).

Además de esto, existe un sesgo geográfico importante en el estudio de la diversificación aviar, ya que algunas regiones biogeográficas, como el Neotrópico, generalmente están sub-representadas en los estudios de diversificación genética (Phillimore y Owen 2006, Beheregaray 2008, Reddy 2014). Esto podría llevar a ideas sesgadas sobre los patrones de diversificación aviar, ya que las especies neotropicales han mostrado en general niveles más altos de estructuración filogeográfica que las especies del Neártico y Paleártico (Lovette 2005, Lijtmaer et al. 2011). De hecho, hay varios casos de aves neotropicales donde el número de subespecies y el de clados genéticos son similares, aunque sus límites no coinciden, como en *Xiphorhynchus fuscus* (Cabanne et al. 2008), *Mionectes oleaginosa* (Miller et al. 2008) o *Amazilia tzacatl* (Miller et al. 2011). Como se ha mencionado anteriormente estas incongruencias pueden surgir debido a procesos biológicos, pero podrían también ser el resultado de un artefacto metodológico. La mayoría de las subespecies se describieron antes de que se desarrollaran los análisis estadísticos más simples, tales como el test de t de Student (Remsen Jr. 2010), y por lo tanto un re-análisis actual probablemente mostraría que la delimitación de una proporción significativa de subespecies necesita ser modificada.

Todo lo hasta aquí expuesto sugiere que la categoría de subespecie no debería descartarse, pero que sin dudas la clasificación actual requiere ser revisada incorporando la nueva información molecular disponible a la vez que reevaluando la variación fenotípica. En el presente capítulo se utiliza una de las especies de los Cardinalinos Azules, *Cyanocompsa cyanoides*, como modelo para estudiar la congruencia de la variación geográfica en el fenotipo y el genotipo. *C. cyanoides* se encuentra desde el sur de México hasta Brasil, con una distribución interrumpida por los Andes (Orenstein y Brewer 2011, ver figura 5.1A). Actualmente se clasifica en cuatro subespecies basadas principalmente en la variación del tamaño y color del plumaje (Todd 1923), pero las diferencias entre estas subespecies son sutiles (Orenstein y Brewer 2011), al menos para el ojo humano. La evidencia genética sugiere la existencia de tres linajes recíprocamente monofiléticos dentro de la especie (Bryson et al. 2014). El único linaje que encuentra al este de los Andes (y que coincide con *C. c.*

rothschildii) ha estado evolucionando de manera independiente por más de 3 millones de años y se ha propuesto que debería ser elevado a especie (Bryson et al. 2014), pero ningún análisis fenotípico detallado se ha realizado aún que sustente esta propuesta.

En el presente capítulo se complementan resultados de estudios previos con nuevos análisis para determinar si los patrones de variación fenotípica y genética entre subespecies son congruentes. Para ello se tienen en cuenta dos marcadores mitocondriales, y se analiza la variación en la coloración del plumaje, del canto y también de caracteres morfológicos como el peso corporal y el tamaño del pico. Por último, se evalúa si la variación fenotípica apoya la propuesta de Bryson et al. (2014) de tratar a *C. c. rothschildii* como una especie diferente.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Modelo de estudio

C. cyanoides es un ave de unos 17 a 18,5 cm (Orenstein y Brewer 2011). Las hembras son de color marrón, mientras que el plumaje de los machos es mayormente de color azul oscuro, con algunos parches que se ven de color azul claro al ojo humano. Está dividida en cuatro subespecies: *C. cyanoides concreta* y *C. c. toddi* son exclusivas de América Central; *C. c. cyanoides* se encuentra desde el este de Panamá hasta el norte de América del Sur, al oeste de los Andes; y *C. c. rothschildii* es exclusiva de América del Sur al este de los Andes (Orenstein y Brewer 2011, ver figura 5.1A). Los machos de *C. c. cyanoides* son descriptos como de un azul profundo en su parte dorsal, con la rabadilla de un azul más claro. También tienen la frente y el hombro de un azul ligeramente más brillante (Orenstein y Brewer 2011). La hembra es de color marrón chocolate opaco. El macho de *C. c. toddi* es azul más oscuro y más grande que la subespecie nominal, y el de *C. c. concreta* es similar a *C. c. toddi*, pero todavía más grande y más oscuro, más negro azulado. Finalmente, los machos de *C. c. rothschildii* son mucho más brillantes que los de las otras subespecies, con la frente y el hombro

de azul celeste brillante, y las hembras son de color marrón más pálido (Orenstein y Brewer 2011).

5.2.2 Análisis genéticos

El ADN fue obtenido a partir de muestras de músculo o sangre utilizando un protocolo de extracción basado en fibra de vidrio desarrollado por Ivanova et al. (2006). Las muestras fueron recolectadas por la División Ornitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN), o cedidas en préstamo por varias instituciones (ver Apéndice V). Se amplificaron dos genes mitocondriales: citocromo oxidasa subunidad c I (COI, 694bp) y citocromo b (cyt *b*, 1031bp), siguiendo las condiciones de termociclado y primers descriptos por Arrieta et al. (2013) y Lijtmaer et al. (2012) para cyt *b* y COI respectivamente. La secuenciación fue tercerizada (Macrogen Corea) y las secuencias fueron editadas y alineadas utilizando CodonCode Alligner 4.0.4 (CondonCode Corporation, Dedham, MA). Como se trata de genes codificantes de proteínas, se examinaron visualmente las secuencias para confirmar la ausencia de indels (pequeñas inserciones o deleciones) y codones “stop” dentro del marco de lectura. Además, se tomaron de GenBank las secuencias públicas de COI de *C. cyanoides*, generadas previamente por Tavares et al. (2011) y Milá et al. (2012).

Los análisis filogenéticos se basaron en el conjunto de datos COI debido a su mayor tamaño muestral (un total de 29 individuos representando las cuatro subespecies de *C. cyanoides*, ver Apéndice V). Se incluyeron muestras de *Cyanocompsa brissonii*, *Cyanoloxia glaucocaerulea* y *Habia rubica* como grupos externos (Apéndice V). Los árboles de genes fueron inferidos a través de metodologías bayesianas y máxima parsimonia utilizando MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al. 2012) y TNT 1.1 (Goloboff et al. 2003), respectivamente. En el caso del análisis bayesiano, se realizaron dos corridas independientes de 10 millones de generaciones, muestreando árboles cada 100 generaciones, bajo condiciones “default” para todos los parámetros. El parámetro SDSF (en inglés “standard deviation of split frequencies”) fue siempre menor a 0,01 indicando convergencia. Se confirmó que ambas corridas alcanzaran el estado estacionario utilizando Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond 2007). Para todos los

parámetros, los tamaños de las muestras efectivas (ESS) estuvieron muy por encima de 200 y el factor de reducción de escala potencial (PSRF, Gelmanand Rubin, 1992) fue igual a uno, lo que indica que se tiene una buena muestra de las distribuciones de probabilidad posterior. Se descartó el primer 25% de los árboles muestreados como burn-in y los 75.000 árboles restantes de cada serie se combinaron para generar un árbol de consenso de mayoría. Previamente al análisis se seleccionó el modelo de mejor ajuste de sustitución de nucleótidos para COI utilizando el criterio de información bayesiano (BIC) implementado en jModelTest 2.1.1 (Darriba et al. 2012). El modelo implementado fue HKY (Hasegawa et al. 1985), con una tasa de variación entre sitios (+ G) siguiendo una distribución gamma y una proporción de sitios invariables (+ I). En cuanto al análisis de máxima parsimonia, se corrió una búsqueda heurística basada en 1.000 secuencias de adición al azar (RAS), junto con un algoritmo de intercambio de ramas de bisección y reconexión del árbol (TBR), guardando 10 árboles por repetición. Se estimó el árbol de consenso estricto a partir de todos los árboles más parsimoniosos. Para estimar el soporte de los nodos se realizó un análisis de "bootstrap" que consistió en 1.000 pseudoréplicas de 100 RAS + TBR guardando 10 árboles por repetición. Además, se utilizaron los datos de cyt *b* para generar una red de parsimonia estadística sin enraizar con Popart 1.0 (http://popart.otago.ac.nz).

Por último, se utilizaron ambos loci mitocondriales para estimar distancias genéticas medias no corregidas entre y dentro de las subespecies utilizando MEGA 5.0 (Tamura et al. 2011), y para llevar a cabo un análisis de varianza molecular (AMOVA) en Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer 2010), con los individuos agrupados por subespecies. Los valores de Φst de a pares se calcularon utilizando las distancias genéticas no corregidas y su significancia se puso a prueba a través de 2000 permutaciones aleatorias.

5.2.3 Coloración del plumaje

Se utilizaron los espectros de reflectancia para *C. cyanoides* obtenidos de acuerdo a lo detallado en el Capítulo 3. Se asignó cada individuo a una subespecie en base a su localidad de colecta y los rangos geográficos de cada subespecie según lo descripto por Clements (2014). Se midieron ocho parches de plumaje: pecho,

abdomen, frente, corona, mejillas, espalda, rabadilla y hombro. Se midieron un total de 10 ejemplares de *C. c. concreta* (5 machos y 5 hembras), 11 de *C. c. toddi* (5 machos y 6 hembras), 10 de *C. c. cyanoides* (5 machos y 5 hembras) y 12 *de C. c. rothschildii* (7 machos y 5 hembras).

Los espectros de reflectancia obtenidos fueron analizados con el paquete 'pavo' (Maia et al. 2013) en R 3.1.1 (R Development Core Team, 2014). Los machos y las hembras se analizaron por separado. En primer lugar, se utilizó el modelo visual de Vorobyev y Osorio (1998) implementado en 'pavo' (Maia et al. 2013) para estimar la distancia perceptual (ΔS) en el componente cromático del color del plumaje para cada parche entre todos los individuos de cada sexo por separado, como se describe en el capítulo 3. Estos análisis también se realizaron seleccionando el modelo de visión UV-sensible promedio para aves desarrollado por Endler y Mielke (2005), con un iluminante blanco ideal, y se utilizó la abundancia relativa de conos (1:2:2:4) calculada para *Parus caeruleus*.

Se calcularon los ΔS promedio dentro de cada subespecie (comparando individuos de una misma subespecie) y entre subespecies (comparando individuos de las diferentes subespecies). Dado que el ΔS promedio entre subespecies sólo superó al ΔS promedio dentro de subespecies en cuatro parches del plumaje de los machos (frente, corona, mejillas y hombros) los subsecuentes análisis se restringieron a estos parches.

A continuación, se describió el color en los parches antes mencionados a través de algunos parámetros espectrales usados comúnmente para caracterizar la coloración del plumaje (Montgomerie 2006): el tono (como la longitud de onda a la que se produce la reflectancia máxima, Σ_{Rmax}); el brillo (como $\Sigma R_{(300\text{-}700)}$ / 401), el croma UV (como $\Sigma R_{(300\text{-}400)}$ / ($\Sigma R_{(300\text{-}700)}$) y el croma general (como R_{max}-R_{min}) / ($\Sigma R_{(300\text{-}700)}$ / 401)). Se utilizaron estas cuatro variables espectrales extraídas de los espectros de reflectancia de los cuatro parches de plumaje de los machos como dataset para un Análisis de Componentes Principales (PCA) y se extrajeron todos los componentes principales (PCs) con un eigenvalue mayor que 1. Los PCs no fueron rotados. A continuación, se puso a prueba la existencia de diferencias entre subespecies en sus valores para cada PC con un ANOVA de un factor seguido por contrastes de Tukey.

Todos los análisis se realizaron con el programa SPSS 15.0 para Windows (SPSS, Chicago, Illinois, EE.UU).

5.2.4 Morfología

Se midió el tamaño del pico en un subconjunto de las mismas pieles de estudio desde donde se tomaron mediciones colorimétricas. Se midieron un total de 10 ejemplares de *C. c. concreta* (5 machos y 5 hembras), 10 de *C. c. toddi* (5 machos y 5 hembras), 8 de *C. c. cyanoides* (4 machos y 4 hembras) y 11 de *C. c. rothschildii* (6 machos y 5 hembras). Se midieron tres variables lineales que representan el tamaño del pico: largo del pico (medido desde el punto en que las plumas de la frente en su posición natural dejan de ocultar el culmen hasta la punta del pico) y el ancho de pico y profundidad (vertical) a la altura de las narinas (ver Oberholser 1931, capítulo 2). Se utilizaron estas variables para realizar un PCA y se obtuvo una única variable (PCpico) que representa el tamaño del pico. Las tres variables lineales correlacionaron significativa y positivamente con PCpico, que explica 100% de la varianza observada. PCpico no mostró diferencias entre machos y hembras (t_{37} = -1,36, p = 0,19), por lo tanto fueron considerados en conjunto para calcular las diferencias entre subespecies.

Pocas de las pieles de estudio tenían datos de peso corporal. Por lo tanto, se obtuvieron datos de peso adicionales de Verea et al. (1999) y de varias instituciones (vér Apéndice II) a través del portal VertNet (www.vertnet.org) o directamente proporcionada por la institución. Se estimó el peso promedio de cada subespecie en base a datos de 14 hembras y 12 machos de *C. c. concreta*, 11 hembras y 28 machos de *C. c. toddi*, 14 hembras y 31 machos de *C. c. cyanoides*, y 44 hembras y 57 machos de *C. c. rothschildii*. No hubo diferencias significativas entre machos y hembras (t_{209} = -0,67, p = 0,504), por lo tanto fueron considerados en conjunto para evaluar las diferencias entre subespecies.

Las diferencias en el peso corporal y el PCpico entre subespecies se analizaron con un ANOVA de un factor seguido de contrastes de Tukey. Para el PCpico se calculó el estadístico de Welch (Welch F), ya que no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianzas. A continuación, se examinó entre qué subespecies fueron significativas las diferencias mediante pruebas post hoc con la corrección de T3 de Dunnett. Todos

los análisis se realizaron con el programa SPSS 15.0 para Windows (SPSS, Chicago, Illinois, EE.UU.).

5.2.5 Canto

Se analizaron las grabaciones de 12 individuos de *C. c. concreta*, 13 de *C. c. toddi*, 19 de *C. c. cyanoides* y 29 de *C. c. rothschildii*, siguiendo lo detallado en el capítulo 2 del presente trabajo. En resumen, para todos los individuos de *C. cyanoides* se calcularon las mismas variables que para el resto de las especies: cuatro variables de frecuencia (FMin, FMax, Band, FEnf) y cinco variables temporales (DCanto, DNota, DInter, NNotas, TNota). Adicionalmente, se calculó el número de inflexiones (NInf) y la tasa de inflexiones (TInf) como NInf/DCanto. Una inflexión es un punto en una nota donde la frecuencia pasa de ser ascendente a descendente o viceversa (ver figura 2.1, capítulo 2).

Se realizó un PCA con las variables acústicas y se extrajeron todos los componentes principales con un eigenvalue mayor que 1 y se aplicó una rotación Varimax. A continuación, se evaluaron las diferencias entre subespecies en sus valores para cada PC con un ANOVA de un factor seguido por contrastes de Tukey. Para el PC2 se calculó el estadístico de Welch (Welch F) ya que no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianzas, y a continuación se examinó entre qué subespecies fueron significativas las diferencias para este PC mediante pruebas post hoc con la corrección de T3 de Dunnett. Todos los análisis se realizaron con el programa SPSS 15.0 para Windows (SPSS, Chicago, Illinois, EE.UU.).

5.3 Resultados

5.3.1 Análisis genéticos

C. cyanoides fue recuperada como un grupo monofilético pero con bajo soporte [probabilidad posterior (PP) de 0,52] en el análisis bayesiano de COI, mientras que no

se recuperó en el análisis de máxima parsimonia (MP). Del mismo modo, las relaciones entre *C. cyanoides* y los otros Cardinalinos Azules incluidos en el análisis tuvieron un soporte con baja PP en el árbol Bayesiano y quedaron sin resolver en el análisis de MP. Todo esto sugiere que *C. cyanoides* podría no ser monofilética, como fue mostrado previamente por Bryson et al. (2014).

Tanto el análisis bayesiano como el de MP recuperaron tres linajes profundamente divergentes en COI dentro de *C. cyanoides* (figura 5.1B): un clado que comprende a todos los individuos de la subespecie *rothschildii*, y dos clados hermanos, uno formado por individuos de la subespecie *cyanoides* y el último agrupando a individuos de las subespecies *toddi* y *concreta*. Estos tres clados se recuperaron con soporte de alto a máximo (PP de 1,0 MP y el soporte de "bootstrap" del 99% al 100%; figura 5.1B). Puesto que la diferenciación entre individuos de las subespecies *toddi* y *concreta* fue casi nula (0,16%) para COI, estos individuos se agruparon en un solo grupo llamado '*toddi* / *concreta*' para los subsecuentes análisis. Por último, la red de parsimonia estadística para cyt *b* mostró el mismo patrón de agrupamiento y diferenciación entre los grupos dentro de *C. cyanoides* (figura 5.1C).

Las distancias genéticas medias para los marcadores mitocondriales entre todos los grupos dentro de *C. cyanoides* resultaron altas (del 5,2% al 8% para COI y del 5,4% al 6,7% para cyt *b*, tabla 5.1). El AMOVA mostró que casi toda la variación genética dentro del dataset se debe a la diferenciación entre los grupos (91,3% para COI y 88,5% para cyt *b*). Las distancias genéticas fueron mayores entre *rothschildii* y los otros grupos, '*toddi / concreta*' y *cyanoides*, que entre estos dos últimos (tabla 5.1). Excepto por una comparación no significativa, todos los valores Φst de a pares entre los grupos resultaron altos y significativos (tabla 5.1). Por último, la diferenciación entre *rothschildii* y los otros grupos dentro de *C. cyanoides* fue similar o incluso superior a la divergencia observada entre las subespecies de *C. cyanoides* y las otras especies de los Cardinalinos Azules aquí considerados (tabla 5.1, figura 5.1C).

Finalmente, también se encontraron dos haplogrupos con alto soporte dentro del clado *rothschildii*, mostrando un patrón de diferenciación este vs. oeste (1,24% para COI y de 1.90% para cyt *b*) dentro de la cuenca del Amazonas (figurs 5.1B y C). Curiosamente, los dos individuos de Santa Cruz, Bolivia, (*rothschildii*2 y *rothschildii*8)

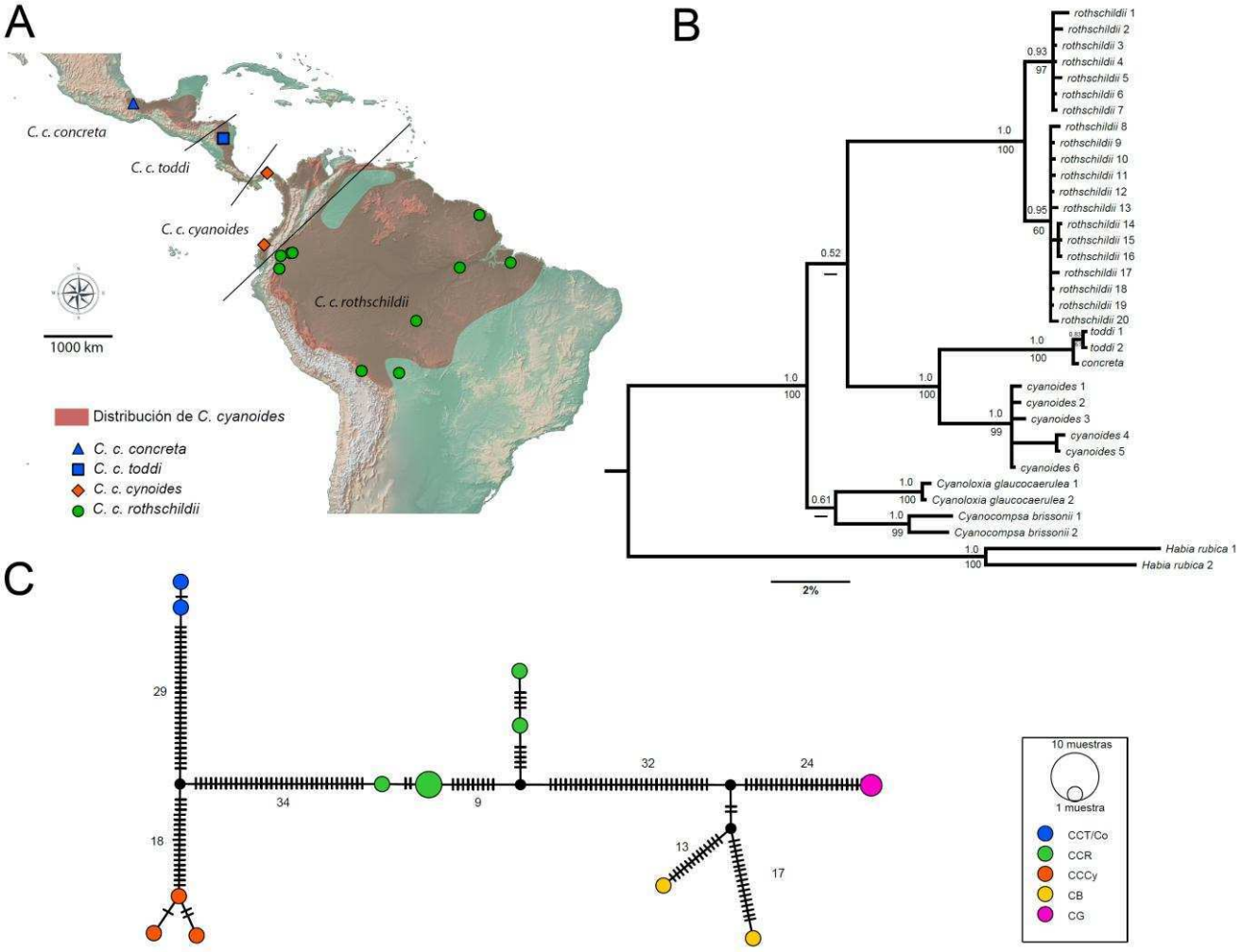

Figura 5.1: A) Mapa mostrando la distribución de *C. cyanoides* y sus subespecies, y la procedencia de las muestras de tejido aquí analizadas. La distribución se basa en BirdLife International y NatureServe (2013). B) Árbol de consenso estricto obtenido a partir del análisis del dataset de COI, que muestra los tres clados principales recuperados dentro de *C. cyanoides* y las relaciones entre esta especie y los otros cardinalinos muestreados en este estudio. Para *C. cyanoides*, las muestras se codificaron según las subespecies fueron asignados. Los números encima y debajo de las ramas corresponden a los valores de soporte del nodo de acuerdo a la probabilidad posterior bayesiana y el análisis de "bootstrap" de máxima parsimonia respectivamente. C) Red de parsimonia estadística sin enraizar que muestra las relaciones entre haplotipos de cyt *b*.

fueron agrupados en diferentes haplogrupos dentro de *C. c. rothschildii*, lo que sugiere que esta área podría representar una zona de contacto entre los dos linajes mitocondriales divergentes.

Tabla 5.1: Comparaciones de a pares entre subespecies de *Cyanocompsa cyanoides* y de éstas con *C. brissonii* y *Cyanoloxia glaucocaerulea*, basadas en los marcadores mitocondriales (COI y cyt *b*). Por encima de las diagonales: valores Φst de a pares; los valores significativos (p <0,05) se muestran en negrita. En la diagonal: distancias genéticas medias no corregidas dentro de las especies o subespecies. Por debajo de la diagonal: distancias genéticas medias no corregidas entre pares de especies o subespecies. Las distancias genéticas se expresan en valores porcentuales. CCCy = *Cyanocompsa cyanoides cyanoides*. CCT/Co = *C. c. toddi* / *concreta*. CCR = *C. c. rothschildii*. CB = *C. brissonii*. CG = *Cyanoloxia glaucocaerulea.*

	COI					cyt *b*				
Especies y/o subespecies	CCCy (n = 6)	CCT/Co (n = 3)	CCR (n = 20)	CB (n = 2)	CG (n = 2)	CCCy (n = 3)	CCT/Co (n = 2)	CCR (n = 6)	CB (n = 2)	CG (n = 2)
CCCy	0.93	**0.86**	**0.91**	**0.83**	**0.88**	0.25	0.97	**0.87**	0.81	0.98
CCT/Co	5.18	0.11	**0.93**	0.91	0.98	5.42	0.10	**0.87**	0.76	0.99
CCR	7.27	7.98	0.67	**0.90**	**0.92**	6.23	6.72	1.10	**0.75**	**0.87**
CB	6.67	7.45	6.93	1.87	0.77	6.53	6.88	6.10	3.02	0.63
CG	6.60	6.58	7.18	4.54	0.14	6.91	7.41	7.11	4.44	0.10

5.3.2 Coloración del plumaje

Como se mencionó en "Métodos", el ΔS promedio entre subespecies superó al ΔS promedio dentro de las subespecies sólo en cuatro parches de plumaje de los machos (frente, corona, mejillas y hombros, ver tabla 5.2), mientras que el ΔS promedio para cada parche entre las hembras fue similar al comparar dentro y entre subespecies (como un ejemplo, se muestran también en la tabla 5.2 los promedios de los valores ΔS para los mismos parches considerados para los machos). Sin embargo, hay que destacar que todas las comparaciones fueron mayores que 2, que es el umbral máximo teórico de diferenciación visual del modelo Vorobyev-Osorio (un valor mayor a 2 jnds indicaría que dos parches de coloración pueden ser diferenciados por el ave, en cualquier condición de iluminación, ver capítulo 3). Para los machos, los valores de ΔS de la frente, la corona, las mejillas y hombros fueron considerablemente mayores en las comparaciones que involucraron a *C. c. rothschildii* que en las comparaciones entre las subespecies restantes o dentro de cualquiera de ellas (tabla 5.2).

Tabla 5.2: Media ± DE de la distancia perceptual (ΔS) expresada en términos de jnd para las comparaciones entre y dentro de las subespecies de *C. cyanoides*. Las comparaciones se calcularon para los espectros de reflectancia de la corona, las mejillas, los hombros y la frente. Los valores para las comparaciones dentro de subespecies están en la diagonal de la tabla (machos por encima de la línea y hembras por debajo de ella). Los valores para las comparaciones entre subespecies que se muestran por encima de la diagonal son para los machos y los que están por debajo de la diagonal son para las hembras. Las comparaciones entre las subespecies de machos que incluyen la subespecie *C. c. rothschildii* están en negrita. CCCO = *Cyanocompsa cyanoides concreta*; CCCy = *C. c. cyanoides*; CCT = *C. c. toddi*; CCR = *C. c. rothschildii.*

	CCCo	**CCCy**	**CCT**	**CCR**
CCCo	1.40 ± 4.45 / 3.50 ± 1.84	2.92 ± 0.92	2.39 ± 0.81	**7.66 ± 1.21**
CCCy	3.53 ± 1.23	1.95 ± 0.45 / 2.75 ± 1.29	2.11 ± 0.67	**5.09 ± 1.34**
CCT	4.26± 1.90	3.31 ± 1.57	2.17 ± 0.74 / 3.97 ± 1.73	**5.97 ± 1.30**
CCR	4.29 ± 1.41	3.21 ± 1.35	3.35 ± 1.29	2.69 ± 0.64 / 3.38 ± 1.04

Se obtuvieron tres componentes principales (PCs) de color con eigenvalues superiores a 1 para las variables colorimétricas de los cuatro parches de plumaje de los machos. El PC1 representó el 54% de la variación en el dataset original y correlacionó positiva y significativamente (cargas superiores a 0.7) con el brillo y croma de los cuatro parches y el croma UV de corona y hombros. El PC2 representó el 16% de la variación original y correlacionó positivamente con el croma UV de las mejillas y el tono de los hombros mientras que el PC3 explicó sólo el 9% de la varianza original y sólo correlacionó con el tono de la corona. El ANOVA de un factor detectó diferencias significativas entre subespecies sólo para el PC1 ($F_{3,\ 18}$ = 116,38, p <0,001), y los contrastes de Tukey mostraron que esta variable difiere significativamente entre todas las subespecies (p <0,01), excepto entre *C. c. cyanoides* y *C. c. toddi* (p = 0,22). De manera similar a lo que se encontró al comparar los valores de ΔS, las diferencias para

el PC1 fueron mucho mayores cuando el contraste involucró a *C. c. rothschildii* (figura 5.2A). Este resultado indica que *C. c. rothschildii* posee una coloración más brillante y más saturada en los cuatro parches considerados y tiene también posee un componente UV superior en la corona y hombros. Las diferencias entre los otros pares de subespecies son más sutiles, siendo *C. c. concreta* la que posee el valor más bajo para el PC1 (figura 5.2A).

5.3.3 Morfología

El peso corporal difiere significativamente entre las subespecies de *C. cyanoides* ($F_{3,\ 207}$ = 74.15, p < 0.001). Todas las comparaciones entre subespecies fueron significativas (p <0,01), excepto entre *C. c. cyanoides* (media ± DE = 30,14 ± 2,91 g) y *C. c. toddi* (media ± DE = 29.16 ± 2.04 g, ver figura 5.2B). *C. c. concreta* es la subespecie de mayor peso (media ± DE = 32.05 ± 2.53 g), mientras que *C. c. rothschildii* es la más pequeña (media ± DE = 24.81 ± 2.96 g, figura 5.2B). Las diferencias en peso corporal media entre *C. c. rotshchildii* y el resto de las subespecies (de ~ 4.5 a 7.5 g) fueron considerablemente mayores que las diferencias entre cualquiera de las otras subespecies (de 0,9 a 2,9 g).

El tamaño del pico también difiere significativamente entre subespecies (Welch $F_{3,\ 18.60}$ = 20.61, p < 0.001). *C. c. concreta* posee el valor medio más alto para PCpico (lo que significa que posee el pico de mayor tamaño), mientras que *C. c. rothschildii* tiene el pico más pequeño. Las comparaciones de tamaño del pico entre subespecies fueron significativas, excepto entre *C. c. toddi* y *C. c. concreta* y entre *C. c. toddi* y *C. c. cyanoides* (figura 5.2C).

5.3.4 Canto

Se extrajeron tres componentes principales (PCs) de canto con eigenvalues superiores a 1, que representaron el 78% de la variación en el dataset original. El PC1 representó el 29% de la variación original, y correlacionó positiva y significativamente (cargas superiores a 0.7) con la tasa de notas y negativamente con la duración de las notas y del intervalo entre notas. El PC2 representó 28% de la variación inicial y

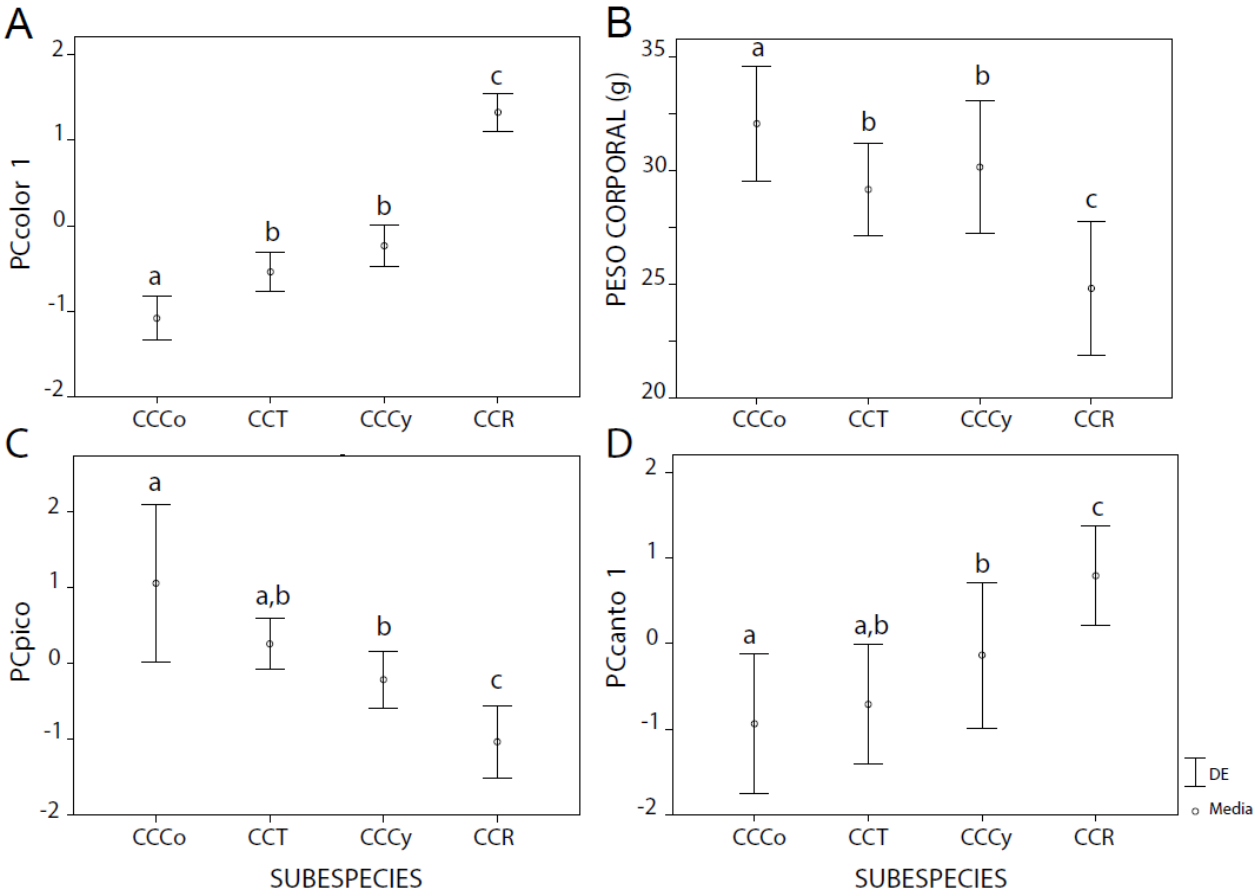

Figura 5.2: Resultados del análisis de la coloración del plumaje, la morfología y el canto. A), C) y D) Valores para PCcolor 1, PCpico y PCcanto 1 para cada subespecie, respectivamente. B) Peso corporal de cada subespecie. Se muestran la media ± DE en todos los casos. Los subespecies que mostraron diferencias significativas de acuerdo a los contrastes de Tukey (o pruebas post hoc con corrección T3 de Dunnett para PCpico) se identifican con letras diferentes. CCCO = *Cyanocompsa cyanoides concreta*. CCCY = *C. c. cyanoides*. CCT = *C. c. toddi*. CCR = *C. c. rothschildii*.

correlacionó positivamente con la frecuencia máxima, el ancho de banda y la duración del canto. El PC3 representó el 21% de la variacion original y correlacionó positivamente con el número de inflexiones y la tasa de inflexiones. El ANOVA detectó diferencias significativas entre subespecies para los tres PCs (PC1: $F_{3,\ 69}$ = 22,86, p <0,001; PC2: Welch $F_{3,\ 34.89}$ = 4.05, p = 0.014; PC3: $F_{3,\ 69}$ = 8.80, p <0.001). *C. c. rothschildii* tuvo el valor medio más alto para el PC1 y se diferenció significativamente de todos los otros grupos (figura 5.2D). Esto significa que el canto de *C. c. rothschildii*

tiene notas más cortas producidas a una tasa mayor. *C. c. rothschildii* también tuvo el valor más bajo para el PC3, y los contrastes de Tukey mostraron que también difiere significativamente de todas las otras subespecies para este PC (aunque sólo marginalmente de *C. c. toddi*). Esto significa que su canto también tiene un menor número de inflexiones, producidas a una tasa menor. *C. c. cyanoides* presentó el valor más alto para el PC2, y las diferencias con *C. c. concreta* y *C. c. toddi* fueron significativas. *C. c. toddi* y *C. c. concreta* no mostraron diferencias en ningún PC.

5. 4 Discusión

En el presente capítulo se analizó la variación genotípica y fenotípica dentro de *C. cyanoides*, para evaluar si los patrones de variación geográfica en fenotipo y genotipo eran congruentes. Se encontró una profunda diferenciación en dos marcadores mitocondriales y en caracteres fenotípicos (de peso corporal, tamaño del pico y la coloración del plumaje) y comportamentales (canto). La información proporcionada por ambas fuentes de información (fenotipo/comportamiento y genotipo) es parcialmente congruente: ambas muestran que la especie podría dividirse en tres sub-grupos, pero los límites de tales subgrupos no coinciden totalmente. Se han encontrado resultados similares para otras especies, donde el número de subespecies y linajes genéticos es igual o muy similar, pero los límites no siempre son congruentes (Cabanne et al. 2008, Miller et al. 2008, Miller et al. 2011). Futuros estudios podrían mostrar que se trata de un patrón común entre especies neotropicales, en contraste con lo que ocurre con especies del Neártico como las consideradas por Zink (2004).

5.4.1 Variación genética vs. fenotípica

Milá et al. (2012) mostraron que existe una profunda diferenciación genética entre las poblaciones sudamericanas cis- y trans-andinas de *C. cyanoides*, pero reportaron una baja diferenciación fenotípica (en la coloración del plumaje, evaluada desde una perspectiva humana, ver más adelante). Bryson et al. (2014) encontraron

que esta especie comprende en realidad tres linajes evolutivos independientes. Los límites de dos de estos linajes son congruentes con los de las subespecies *rothschildii* y *cyanoides*, mientras que el tercer linaje estaría conformado por individuos de las subespecies *toddi* y *concreta* (Bryson et al. 2014). Nuestros resultados corroboran los de Milá et al. (2012) y Bryson et al. (2014) con marcadores moleculares e individuos adicionales y con análisis complementarios.

Como se mencionó previamente, los límites de los subgrupos que podrían definirse en base a marcadores moleculares y la variación fenotípica coinciden parcialmente. Por un lado, *C. c. rothschildii* es la subespecie más diferenciadas tanto en fenotipo (incluyendo el color del plumaje, el peso corporal, el tamaño del pico, y el canto) y el genotipo. Un estudio previo comparando linajes cercanamente emparentados (subespecies o especies hermanas) separados por el valle del río Marañón en Perú encontró que los linajes que diferían más en la coloración del plumaje también mostraron una mayor diferenciación de los marcadores moleculares, lo que indica que habían estado aislados por un período mayor (Winger y Bates 2015). Por lo tanto, a pesar de que la diferenciación en fenotipo y en genotipo requieran diferentes tiempos para ser alcanzadas, después de transcurrida cierta cantidad de tiempo se espera congruencia entre ellos. No es de extrañar entonces que *C. c. rothschildii* muestre la mayor diferenciación fenotípica, ya que ha estado evolucionando independientemente de los otros linajes durante al menos 3 millones de años (Bryson et al. 2014). Sin embargo, contrariamente a lo encontrado por Winger y Bates (2015), el peso corporal mostró el mismo patrón de variación que la coloración del plumaje. Por lo tanto, su hallazgo de que la evolución de los rasgos morfométricos muestra una mayor stasis que la coloración del plumaje no se puede extrapolar a otras especies.

Por otro lado, en los linajes restantes dentro *C. cyanoides*, el patrón es mixto. Las subespecies *concreta* y *cyanoides* exhiben diferenciación en ambos loci mitocondriales, así como en la coloración del plumaje y la masa corporal. Se encontraron diferencias similares en parte del fenotipo al comparar las subespecies *concreta* y *toddi*, pero no mostraron diferencias en los loci mitocondrial analizados. Ocurre lo contrario entre las subespecies *toddi* y *cyanoides*: no mostraron variación en la coloración del plumaje y la masa corporal, pero las diferencias en los marcadores mitocondriales tuvieron alto

soporte. Encontrar una explicación para un patrón tan complejo es difícil, puesto que estas incongruencias entre variación fenotípica y genotípica pueden surgir como consecuencia de múltiples factores que interactúan, cuya influencia es difícil de probar con nuestro conjunto de datos. Una posible explicación, sin embargo, podría ser que a pesar de que todas las subespecies se encuentran en prácticamente el mismo tipo de hábitat (Orenstein y Brewer 2011), variación a micro-escala en el ambiente podría resultar en presiones de selección contrastantes que promoverían la divergencia fenotípica entre las subespecies *concreta* y *cyanoides/toddi* (incluso en la presencia de flujo genético con poblaciones de la subespecie *toddi*), mientras que llevarían a la convergencia en las características fenotípicas de las subespecies *cyanoides* y *toddi*. De hecho, *C. c. concreta* ocupa el extremo norte de la distribución de la especie, y se encuentra hasta 900 m sobre el nivel del mar, mientras que las subespecies *toddi* y *cyanoides* alcanzan entre 1200 y 1400 m.

La variación en el tamaño del pico y en el PC1 de canto del canto mostraron diferencias significativas entre las subespecies *concreta* y *cyanoides*, pero ninguno mostró diferencias significativas respecto de la subespecie *toddi*. Esto podría deberse a que la variación en estos rasgos sea clinal. Por otra parte, los individuos que se asignan a la subespecie *toddi* podrían provenir de dos poblaciones diferentes, lo cual apoyaría la idea mencionada anteriormente de que los límites geográficos de las subespecies basados en el fenotipo deben ser reexaminados.

5.4.2 Implicancias taxonómicas

Se ha propuesto previamente que *C. c. rothschildii* debe ser elevada a la categoría de especie, pero la propuesta se basó en evidencia molecular (Bryson et al. 2014), con diferencias en el fenotipo mencionadas sólo brevemente. Este estudio constituye la primera cuantificación real y análisis objetiva de la variación fenotípica dentro de *C. cyanoides*. Los niveles de diferenciación genética, fenotípica y comportamental aquí descriptos entre *C. c. rothschildii* y el resto de las subespecies soportan firmemente la recomendación de Bryson et al. (2014).

En el caso de los linajes restantes dentro *C. cyanoides*, la subespecie *concreta* podría ser una subespecie válida incluso si no mostrara diferencias genéticas con *toddi*

porque, como se mencionó anteriormente, no se espera que las subespecies estén reproductivamente aisladas y por lo tanto su monofilia no debería ser necesaria para su delimitación (Patten 2010). Muchos autores coinciden en que el problema de la categoría de subespecie no es que no representan linajes diferenciados genéticamente, sino que la variación fenotípica debería ser reexaminada con técnicas modernas (Patten 2010) y la delimitación de las subespecies re-evaluada integrando la evidencia genética.

5.4.3 Perspectiva metodológica

Cabe destacar que la porción de la variación en color que es perceptible desde una perspectiva humana coincide con las descripciones subjetivas de las diferencias entre subespecies. Más precisamente, *C. c. concreta* es descripta como la subespecie de coloración más oscura mientras que el plumaje de *C. c. rothschildii* sería más brillante (Orenstein y Brewer 2011). Esto es congruente con los resultados aquí presentados, según los cuales los machos de la subespecie *concreta* tenían los valores de brillo más bajos y los de la subespecie *rothschildii* los más altos.

Sin embargo, las diferencias altamente significativas en la coloración del plumaje que se encontraron aquí contrastan con la falta de divergencia en coloración sugerida por Milá et al. (2012). En ese estudio, la divergencia de color entre individuos de América del Sur de *C. cyanoides* al oeste y al este de los Andes (correspondientes a *C. c. cyanoides* y *C. c. rothschildii* respectivamente) se evaluó con una clave de cuatro códigos basada en criterios arbitrarios derivados de la percepción humana. Este tipo de métodos permiten el análisis de un gran número de ejemplares, lo cual es muy útil para sacar conclusiones sobre patrones generales de variación fenotípica, considerando un alto número de especies. Sin embargo, estas conclusiones no pueden aplicarse cuando el rasgo considerado es percibido de manera diferente desde la perspectiva humana y aviar, como la coloración estructural con un componente ultravioleta. De hecho, una parte importante de la variación de color encontrada se produce en el rango UV, lo que puede explicar las diferencias en nuestros resultados con los de Mila et al. (2012).

5.4.4 Conclusiones

La taxonomía subespecífica actual necesita una extensa reevaluación, no porque las especies no muestren estructuración genética intraespecífica sino porque la clasificación que se mantiene en la actualidad fue realizada en base a descripciones subjetivas, no estandarizadas de diferencias fenotípicas, cuando la información genética no estaba disponible. De hecho, hay muchos casos en los que existe una diferenciación genética por debajo del nivel de especie, y existen casi tantos filogrupos como subespecies dentro de la especie, pero su delimitación actual no coincide totalmente, como en el caso particular de *C. cyanoides*. En el futuro, resultados como los aquí presentados pero en otras especies podrían mostrar que este patrón es en realidad común en el Neotrópico. La idea de que las subespecies rara vez muestran diferenciación genética podría deberse en parte al predominio de estudios centrados en subespecies continentales de América del Norte y Eurasia, donde la proporción de especies que muestran estructuración filogeográfica intraespecífica es significativamente menor que la del Neotrópico (Lovette 2005, Lijtmaer et al. 2011).

Capítulo 6. La variación fenotípica como predictora de la variación genética en individuos de *Cyanocompsa brissonii*

6.1 Introducción

La Reinamora Grande (*Cyanocompsa brissonii*) es una de las tres especies de Cardinalinos Azules que es exclusiva de Sudamérica, donde habita en arbustales o arboledas densas en áreas semiabiertas, y en el sotobosque y límites del bosque chaqueño (Ridgely y Tudor 1989, ver figura 6.1). Se la divide en cinco subespecies: *C. b. sterea*, *C. b. argentina*, y *C. b. brissonii* se encuentran ocupando una amplia zona al sur del río Amazonas, mientras que *C. b. minor* se halla en una franja al norte de Venezuela y *C. b. caucae* se limita a una pequeña área del oeste de Colombia (Clements 2014). De las subespecies al sur del río Amazonas, *C. b. brissonii* se encuentra exclusivamente en el noreste de Brasil, desde los estados de Piauí y Ceará hasta Bahia. Las restantes dos son las subespecies que llegan hasta la Argentina: *C. b. argentina* se distribuye desde el este de Bolivia y oeste de Paraguay hasta el noroeste de Argentina, en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, San Luis, Formosa, Santiago del Estero, Chaco y Santa Fe; mientras que *C. b. sterea* se encuentra desde el este de Paraguay y sur de Brasil hasta el noreste argentino (Olrog 1979). Los ejemplares de la provincia de Corrientes tradicionalmente se asignan a la subespecie *sterea*, pero en dicha provincia habría una zona de transición entre las subespecies (Short 1975) y los ejemplares colectados en esta área podrían pertenecer a cualquiera de las dos subespecies, o presentar un fenotipo intermedio.

La clasificación de las subespecies se basa en caracteres morfológicos como el tamaño corporal y del pico, y la coloración del plumaje (Todd 1923), algunos de los cuales ya empezaron a analizarse en mayor profundidad (ver Barreira et al. 2007). Por otro lado, el estudio a escala regional en Argentina del gen mitocondrial citocromo

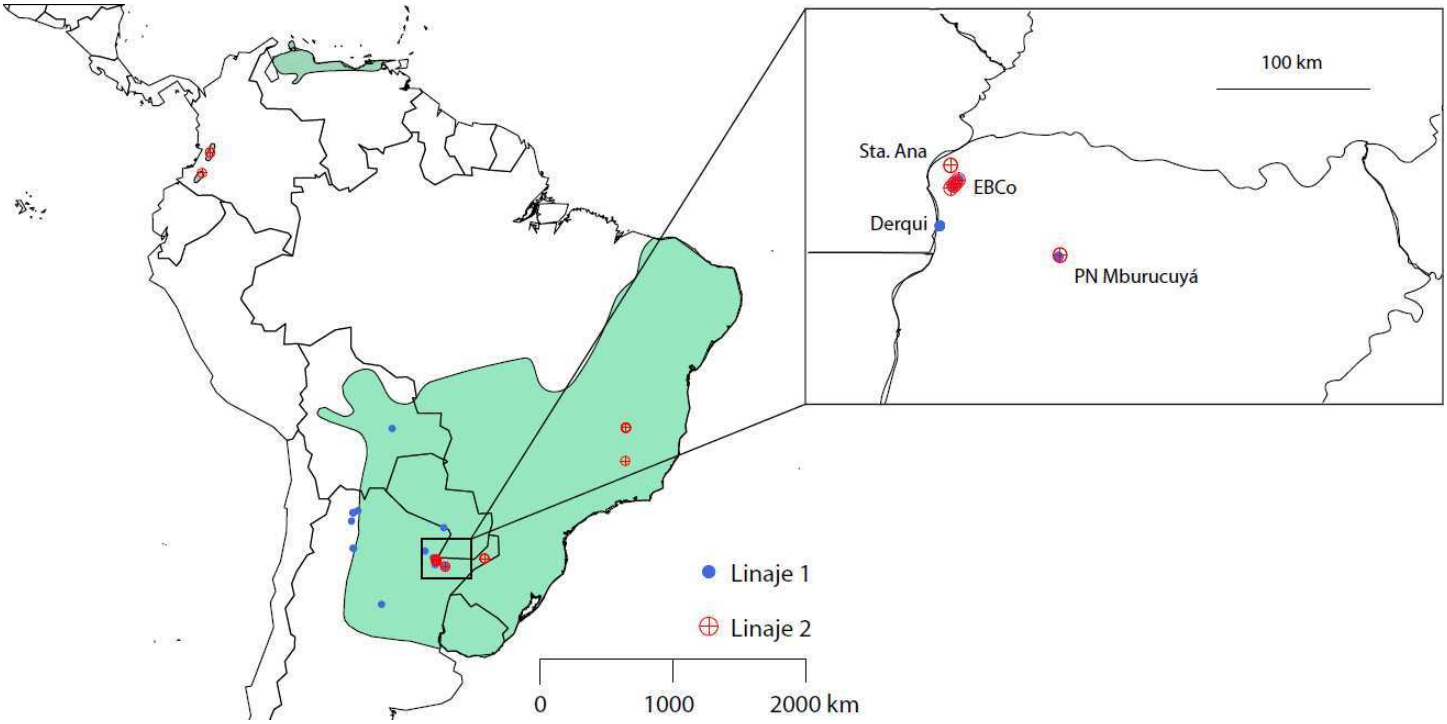

Figura 6.1: Distribución aproximada de *C. brissonii* y origen de las muestras utilizadas en los análisis genéticos. Modificado de BirdLife International y NatureServe (2014).

oxidasa subunidad c I (COI) mostró que dentro de *C. brissonii* habría por lo menos 2 clados con marcada divergencia genética (Kerr et al. 2009). La distribución geográfica de los individuos de cada clado coincide con las descriptas para las subespecies que se encuentran en nuestro país, *C. b argentina* y *C. b. sterea* (figura 6.2). Sin embargo, en una misma localidad de la provincia de Corrientes, la Estación Biológica de Corrientes (EBCo, en la localidad de San Cayetano) del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN), se han colectado ejemplares pertenecientes a ambos linajes genéticos. Esto sustenta la idea de que en esa área se encontraría una zona de contacto entre las subespecies de *C. brissonii* que llegan a la Argentina, y que los individuos de esa provincia no pueden asignarse fácilmente a una de las dos subespecies. Además, un trabajo de reciente publicación mostró que individuos de las subespecies *C. b. brissonii* (del noreste de Brasil) y *C. b. minor* (de Venezuela) no presentan diferencias genéticas con individuos de *C. b. sterea* (Bryson et al. 2014). Esto es llamativo dado que la subespecie venezolana se encuentra actualmente separada

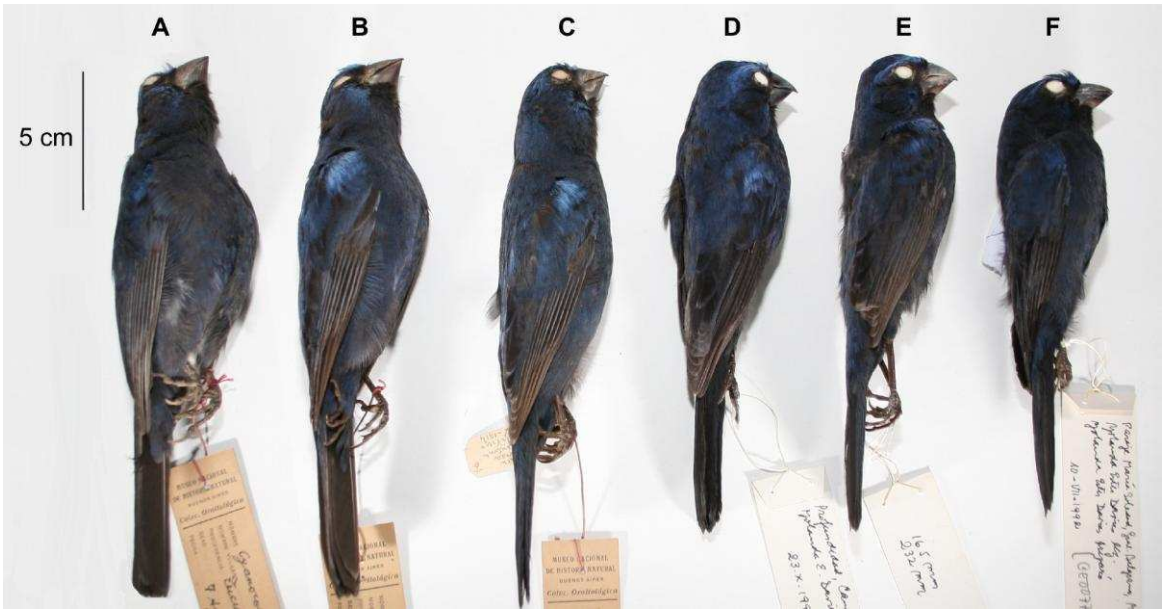

Figura 6.2: Pieles de estudio de *Cyanocompsa brissonii*. Los ejemplares A, B y C corresponden a la subespecie *argentina*, mientras que D, E y F pertenecen a la subespecie *sterea*

de las otras dos por una amplia brecha geográfica que incluye el río Amazonas (ver figura 6.1), mientras que *C. b. brissonii, C. b. sterea* y *C. b. argentina* viven en parapatría, sin barreras geográficas aparentes que impidan en teoría el flujo génico entre ellas.

En el capítulo anterior se discutió cómo la variación en caracteres fenotípicos puede no coincidir con lo encontrado en marcadores moleculares debido a procesos biológicos y no sólo a meros artefactos metodológicos (Winker 2009, Patten 2010). La evidencia previa de otros trabajos (Winger y Bates 2015) como los resultados presentados en dicho capítulo apuntan a que, pasado cierto tiempo, la información provista por ambas fuentes de información tiende a converger.

El presente capítulo tiene por objetivo poner a prueba la congruencia entre variación fenotípica y en marcadores moleculares, pero utilizando como modelo a *C. brissonii* y llevando a cabo una comparación entre individuos y no entre grupos (subespecies) como en el capítulo previo. Para ello, se analiza en primer lugar a qué linaje pertenecen individuos de *C. brissonii* colectados en la EBCo y en otras localidades de la provincia de Corrientes. A continuación, se analiza si el fenotipo vocal, el tamaño del pico y diferentes aspectos de la coloración del plumaje de los individuos de *C. brissonii* de Corrientes son buenos indicadores de a qué linaje pertenecen.

6.2 Materiales y Métodos

6.2.1 Análisis genéticos

Se analizaron en total 45 muestras de individuos de *C. brissonii*, de las cuales 17 fueron solicitadas en préstamo a diferentes instituciones del exterior (ver Apéndice V) y 28 pertenecen a la Colección Nacional de Tejidos Ultracongelados del MACN. De éstas, 8 fueron colectadas en el marco del presente trabajo doctoral según se detalla en la sección 6.2.3.

Del total de las muestras, 42 corresponden a tejido fresco (músculo o sangre) mientras que 3 fueron derivadas de almohadillas plantares ("toe-pads") obtenidos de pieles de estudio. Estas tres muestras corresponden a individuos de *C. b. caucae*, de Colombia, para la cual no se pudieron obtener muestras de tejido fresco. Es posible que ninguna colección cuente con tejidos de esta especie de Colombia, dado que esta subespecie no fue incluida en estudios previos (Bryson et al. 2014).

El ADN fue obtenido utilizando un protocolo de extracción basado en fibra de vidrio desarrollado por Ivanova et al. (2006). En el caso de las muestras de almohadillas plantares, previamente a la extracción de ADN fueron hidratadas en 200 µl de buffer fosfato salino (PBS: 137 mM NaCl, 2,7 mM KCl, 10 mM Na2HPO4, 2 mM KH2PO4, a un pH de 7,4) durante aproximadamente 24 horas. La extracción a partir de las muestras de almohadillas plantares además se llevó a cabo dentro de una campana de PCR (sin flujo laminar pero con luz UV) para minimizar el riesgo de contaminación.

Para las muestras de tejido fresco, se amplificaron dos genes mitocondriales: citocromo oxidasa subunidad c I (COI; 632 bp) y citocromo b (cyt *b*; 1,030 bp) siguiendo las condiciones de termociclado descritas en Arrieta et al. (2013) y Lijtmaer et al. (2012) para cyt *b* y COI respectivamente. En el caso de las muestras de almohadillas plantares se logró amplificar un fragmento más corto (303 pb) del cyt *b* con los primers L14841 y H15149 (Kocher et al. 1989), ya que el ADN en este tipo de muestras se encuentra degradado y es difícil poder obtener fragmentos largos. También se intentaron amplificar segmentos cortos de COI, pero sin éxito.

La secuenciación fue tercerizada (Macrogen Corea) y las secuencias fueron editadas y alineadas usando CodonCode Alligner 4.0.4 (CondonCode Corporation, Dedham, MA). Utilizando ambos marcadores se estimaron las distancias genéticas medias no corregidas entre y dentro de los clados utilizando MEGA 5.0 (Tamura et al. 2011). Para este análisis sólo se consideraron aquellos individuos para los cuales se pudieron obtener las secuencias de ambos marcadores (n = 39).

Para los análisis filogenéticos se incluyeron las secuencias derivadas de tejido fresco de *C. brissonii*, y además muestras de *Cyanoloxia glaucocaerulea*, *Cyanocompsa cyanoides*, *Amaurospiza moesta* y *Habia rubica* como grupos externos (Apéndice V). También se incluyó una secuencia publicada de COI de un individuo del norte de Brasil, para incluir un representante de la subespecies *brissonii* (Tavares y Baker 2008). Las secuencias de ambos marcadores fueron concatenadas para cada individuo, y en base a ellas se infirieron árboles de genes, a través de metodologías bayesianas y de máxima parsimonia utilizando MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al. 2012) y TNT 1.1 (Goloboff et al. 2003), respectivamente.

En el caso del análisis bayesiano, se realizaron dos corridas independientes de 10 millones de generaciones, muestreando árboles cada 100 generaciones, bajo las probabilidades a priori (‘priors’) predeterminadas para todos los parámetros. El parámetro SDSF (en inglés “standard deviation of split frequencies”) fue siempre menor a 0,01 indicando la convergencia entre ambas corridas. Se confirmó que ambas corridas alcanzaran el estado estacionario utilizando Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond 2007). Para todos los parámetros, los tamaños efectivos de las muestras (ESS) estuvieron muy por encima de 200 y el factor de reducción de escala potencial (PSRF, Gelman y Rubin 1992) fue igual a uno, lo que indica que se tiene una buena muestra de las distribuciones de probabilidad posterior. Se descartó el 25% inicial de las topologías muestreadas como burn-in y los 75.000 árboles restantes de cada corrida se combinaron para generar un árbol de consenso de mayoría. Previamente al análisis se seleccionó el modelo de mejor ajuste de sustitución de nucleótidos para cada marcador utilizando el criterio de información bayesiano (BIC) implementado en jModelTest 2.1.1 (Darriba et al. 2012). El modelo seleccionado tanto para COI como cyt

b fue TPM2uf+G (Kimura 1981), y se seleccionó el modelo más cercano entre los disponibles en MrBayes.

En cuanto al análisis de máxima parsimonia, se realizó una búsqueda heurística basada en 1000 secuencias de adición al azar (RAS), en conjunto con el algoritmo de intercambio de ramas TBR (tree bisection reconnection) salvando 10 árboles por réplica. Se estimó el árbol de consenso estricto a partir de todos los árboles más parsimoniosos. Para estimar el soporte de los nodos se realizó un análisis de "bootstrap" que consistió en 1000 pseudoréplicas de 100 RAS + TBR guardando 10 árboles por repetición.

Además, se construyó un árbol de distancias (fenograma) utilizando el algoritmo de Neighbour Joining (NJ) de las secuencias de cyt *b* en Mega 5.0, de manera de incluir los fragmentos cortos derivados de las almohadillas plantares. Este análisis se realizó únicamente para determinar con cuál de los linajes se agrupaban las muestras de Colombia. Estas muestras no fueron incluidas en los análisis previos dado que obligaría a restringir las comparaciones a muchos menos pares de bases, ya que las muestras de Colombia son mucho más cortas. De todas maneras, para incluirlas se utilizó el tratamiento de datos faltantes de "pairwise deletion", que permite ignorar las bases faltantes sólo en las comparaciones de pares que incluyen una secuencia corta, mientras que analiza el total de pares de bases cuando compara secuencias largas (derivadas de tejido fresco).

6.2.2 Análisis fenotípicos

Los análisis fenotípicos se basaron en los datos de canto, coloración y morfología del pico obtenidos en los capítulos 2 y 3, de todos los individuos asignados a las subespecies *argentina* y *sterea* (ver apéndices I y III) y de aquellos de la provincia de Corrientes que tuvieran tejido asociado (cuyo análisis permitiera saber a cuál de los linajes genéticos pertenece el individuo, ver también apéndices I y III). Si bien sólo pocas pieles de estudio y ninguna de las grabaciones de los individuos asignados a *C. b.*

argentina y *C. b. sterea* poseen un tejido asociado, la evidencia previa (Kerr et al. 2009, Bryson et al. 2014) permite asumir que pertenecen a diferentes linajes genéticos[5].

Las únicas grabaciones que tienen muestra de tejido asociado son las generadas en el marco de esta tesis, según se detalla en el capítulo 2. Algunas de esas muestras son de sangre, de individuos que fueron liberados, por lo cual no se contó con la piel de estudio para hacer los análisis colorimétricos. A su vez, en los análisis de coloración se incluyeron pieles de individuos de Corrientes colectados previo al desarrollo de esta tesis y que por lo tanto no fueron grabados, pero si pudo medirse el pico. Debido a esto, los ejemplares de cada dataset (canto por un lado y coloración/pico por el otro) son diferentes y se analizaron por separado.

En primer lugar se evaluaron las diferencias entre los clados para las 9 variables acústicas descriptas en el capítulo 2 mediante una prueba de t de Student. En los casos en los que no se cumpliera el supuesto de homogeneidad de varianzas, se calculó el estadístico de Welch (Welch t).

Luego se realizó un análisis de funciones discriminantes (DFA, por el inglés "Discriminant Function Analysis") para evaluar si los clados pueden diferenciarse en base al canto y si puede predecirse la pertenencia a cada clado de los individuos de Corrientes. Se asignaron las grabaciones de las subespecies *argentina* (n = 15) y *sterea* (n = 13) a los linajes 1 o 2 respectivamente como grupo de pertenencia y se calculó la función discriminante en base a las variables acústicas. Las grabaciones de Corrientes (n = 8) fueron excluidas del cálculo de la función discriminante. Para construir la función discriminante se utilizó el método de inclusión por pasos basado en la λ de Wilks. Este método no fuerza a incluir todas las variables en la función sino que las va incorporando de a una de manera que sólo queden incluidas aquellas que son relevantes para la clasificación. Para evaluar la eficacia de la función discriminante se calculó el porcentaje de individuos de Corrientes asignados correctamente a su clado (la pertenencia de estos individuos al clado 1 o 2 se determinó según los resultados de la sección 6.2.1).

[5] Si se asignan a *sterea* a los ejemplares del noreste de Argentina exceptuando a los de la provincia de Corrientes (como se hizo aquí), por lo explicado en la Introducción.

Para analizar las diferencias entre clados en la coloración del plumaje y la morfología del pico se procedió de manera similar pero como variables se utilizaron el brillo, el UV croma, el croma total y el tono (como la longitud de onda a la que se da el pico máximo de reflectancia) para cada uno de los 7 parches medidos en el capítulo 3 de los machos de *C. b. argentina* (n = 7) y *C. b. sterea* (n = 5), y las tres medidas lineales (largo, alto y ancho) del pico, resultando en un total de 31 variables. Por lo tanto, se realizó primero un análisis de componentes principales (PCA) y se obtuvieron los componentes principales (PCs) con una rotación Varimax. Luego se evaluó la diferencia entre clados para cada uno de los siete PCs obtenidos con eigenvalue mayor a 1 mediante un test de t de Student. En los casos en los que no se cumpliera el supuesto de homogeneidad de varianzas, se calculó el estadístico de Welch (Welch t).

A continuación, se realizó también un DFA en base a las variables de color y de morfología del pico originales (siguiendo también el método de inclusión por pasos). Se construyó la función discriminante en base a los individuos asignados a las subespecies *argentina* y *sterea*, y se clasificó a los individuos de Corrientes (n = 8) en base a la función discriminante resultante.

Estos análisis fueron realizados utilizando el programa SPSS 15.0 para Windows (SPSS, Chicago, Illinois, EE.UU).

6.2.3 Trabajo de campo

Se realizaron dos viajes a la provincia de Corrientes para aumentar el muestreo de la zona y a la vez registrar el canto de los individuos previo a su colecta o toma de muestra de sangre, de modo de obtener la mayor cantidad posible de información de un mismo ejemplar.

En 2014 se visitó la Estación Biológica de Corrientes del MACN (27.55° S, 58.68° O) y en 2015 se visitaron la reserva privada “Don Luis” en Ituzaingó (27.85° S, 56.91° O), Santa Ana, Capital (27.46° S, 58.73° O) y el Parque Nacional Mburucuyá (28.01° S, 58.02° O) (ver figura 6.1). En el primer viaje se colectaron tres machos y se tomó una muestra de sangre de un individuo que luego fue liberado. En el segundo viaje se tomaron muestras de sangre de dos individuos en Santa Ana y se colectaron dos

individuos más en el Parque Nacional Mburucuyá. No se hallaron individuos de la especie en la reserva "Don Luis". Todos los individuos fueron grabados previamente a ser capturados (ver Capítulo 2). Las pieles de estudio se encuentran depositadas en la Colección Nacional de Ornitología y los tejidos se encuentran depositados en la Colección Nacional de Tejidos Ultracongelados, ambas del MACN (ver números de catálogo en los apéndices III y V respectivamente).

6.3 Resultados

6.3.1 Análisis genéticos

Tanto las metodologías bayesianas como de máxima parsimonia recuperaron dos clados con fuerte soporte dentro de *C. brissonii* (figura 6.3). Los individuos de las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Córdoba, Chaco y Formosa se agrupan en el linaje 1 mientras que los de Misiones y Brasil caen en el linaje 2. Ambos clados incluyen, además, individuos de la provincia de Corrientes. Las muestras del PN Mburucuyá, la localidad más alejada de la EBCo que se logró muestrear hasta ahora, también se distribuyen entre ambos clados, lo cual sugiere que la zona de contacto entre ambos linajes se extiende al menos unos 50 km de este a oeste. Las tres muestras de Colombia se agruparon con el linaje 2.

La diferenciación promedio entre clados resultó de 2.43%, mientras que la diferenciación dentro del clado 1 fue de 0.15% y dentro del clado 2 de 0.51%.

6.3.2 Análisis fenotípicos

De las variables acústicas, sólo la duración del canto y el número de notas mostraron diferencias entre los clados. El clado 1, correspondiente a la subespecie *argentina*, muestra en promedio cantos más largos, con mayor número de notas (t_{26} = -2.24, p = 0.03 y t_{26} = -2.66, p = 0.01 respectivamente).

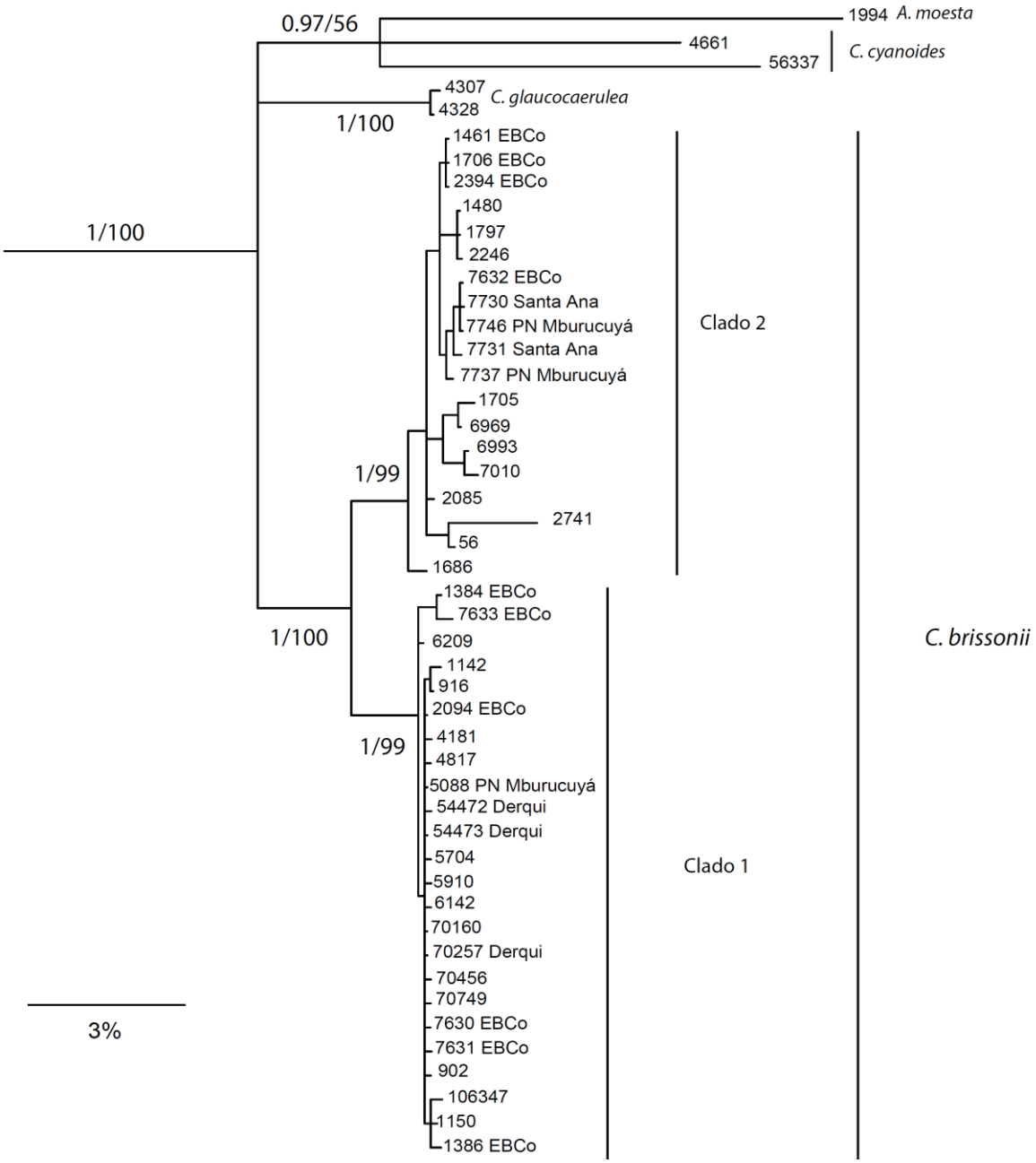

Figura 6.3: Árbol de consenso estricto obtenido a partir del análisis concatenado de COI y cyt *b*, que muestra los dos clados recuperados dentro de *C. brissonii*: el clado 1 que reúne las muestras correspondientes a la subespecie *argentina*, y el clado 2 reúne las muestras de la subespecie *sterea*. Ambos clados incluyen muestras de Corrientes, para las cuales se indican las localidades de colecta. Los números en las ramas corresponden a los valores de soporte del nodo de acuerdo a la probabilidad posterior bayesiana y el análisis de "bootstrap" de máxima parsimonia respectivamente. Por motivos de simplicidad no se muestran las muestras de *H. rubica*, con las cuales se enraizó el árbol.

En cuanto a las variables de color y morfología del pico, sólo el PC2 (que correlaciona positiva y significativamente con el brillo de la espalda, el pecho, el abdomen y el abdomen bajo) mostró diferencias significativas entre los clados (t_{10} = 3.26, p = 0.009). Las diferencias en el PC6 (que correlaciona positiva y significativamente con el ancho y el largo del pico) resultaron marginalmente significativas (t_{10} = 2.12, p = 0.06). El clado 1 muestra valores promedio mayores para ambos PCs.

La función discriminante basada en las variables acústicas sólo incorporó a la variable número de notas. Esta función asignó correctamente a su clado al 64.3% de los casos con los que se construyó la función y a 4 de los 8 individuos de Corrientes.

En cuanto al análisis de variables colorimétricas y de morfología del pico, las variables incluidas en la función discriminante fueron el alto del pico, el brillo del abdomen, abdomen bajo y rabadilla y el croma de la corona. Esta función asignó correctamente al linaje genético correspondiente al 100% de los individuos con los que se construyó la función, pero a 5 de los 8 individuos de Corrientes (62.5%).

6.4 Discusión

En el presente capítulo se analizó la variación genética intraespecífica en una de las especies de los Cardinalinos Azules, *C. brissonii*, con énfasis en la zona de contacto entre dos linajes en nuestro país, y a la vez se evaluó si el fenotipo de los individuos podría servir como indicador de a qué linaje pertenecen.

El nivel de diferenciación en ADN mitocondrial entre clados es notoria porque, por un lado, es un porcentaje de diferenciación que puede encontrarse entre individuos de diferentes especies (Kerr et al. 2009), y por el otro porque en ciertas localidades de colecta se encuentran individuos de cada clado. Es decir que actualmente no están separados por ninguna barrera geográfica ni por distancia. La adición de nuevas muestras del PN Mburucuyá permitió demostrar que allí también pueden encontrarse individuos de ambos linajes, lo cual sugeriría que el área donde

éstos conviven se extiende desde el extremo oeste de Corrientes al menos unos 50 kilómetros hacia el este.

Un escenario posible es que las diferencias que vemos hoy en día se deban a que estos linajes estuvieron separados en algún momento, con restricción al flujo génico entre ellos, y que luego hayan entrado en contacto secundario, haciendo que su distribución geográfica actual sea continua. En base a estos marcadores mitocondriales no podemos determinar si existe flujo génico entre los linajes actualmente, ya que debido a las características del ADN mitocondrial (como su herencia materna y la falta de recombinación) es posible seguir detectando los haplotipos con alto nivel de diferenciación aún después de muchas generaciones de flujo génico entre los clados (ver por ejemplo Campagna et al. 2014).

Otras especies de paseriformes presentan un patrón similar al de *C. brissonii*, con dos subespecies descritas para nuestro país cuyo límite se encontraría sobre o cerca de la cuenca de los ríos Paraguay-Paraná: *Thamnophilus caerulescens*, *Thraupis sayaca*, *Coriphospingus cuculatus* o *Ciclarhis gujanensis* son algunos ejemplos. En el caso de *T. caerulescens*, también presenta un patrón de diferenciación en el ADN mitocondrial entre dos linajes parapátricos (Kerr et al. 2009). Se ha planteado que los grandes ríos pueden representar barreras al flujo génico para muchos organismos (hipótesis de barreras ribereñas, Wallace 1852) pudiendo promover la diferenciación de poblaciones y eventualmente la especiación. La efectividad de un río como barrera dependerá entre otras cosas de la capacidad de dispersión de un organismo.

Se ha inferido que el sistema de ríos Paraguay-Paraná podría ser una barrera promotora de la diferenciación, principalmente en base a la cantidad de subespecies cuya zona de contacto se encuentra en esta área (ver por ejemplo Short 1975). En cambio, el grado de diferenciación genética o de aislamiento entre las poblaciones no ha sido analizado en profundidad aún (como si lo ha sido en el caso del río Amazonas, por ejemplo). En el caso de *C. brissonii*, el límite aproximado de las subespecies estaría dado por los ríos Paraguay- Paraná (Short 1975). En cambio la zona de contacto entre clados genéticos (es decir, áreas donde individuos de ambos linajes conviven) está comprendida al menos entre el río Paraná y el PN Mburucuyá. Esto podría deberse a

que lo que haya actuado como barrera entre los linajes de *C. brissonii* no haya sido el río Paraná como lo conocemos hoy sino su paleocauce (C. Kopuchian, com. pers.).

Los resultados aquí presentados coinciden parcialmente con los encontrados previamente sobre la diferencia en coloración entre las subespecies de *C. brissonii* que llegan a nuestro país (Barreira et al. 2007). Aún así, las funciones discriminantes en base a caracteres fenotípicos clasificaron correctamente a menos del 75% de los individuos en ambos casos. En primer lugar, es posible que se trate de una cuestión metodológica, dado por un lado por el bajo tamaño muestreal, y también porque los caracteres en análisis no son discretos (como sería la presencia o ausencia de un parche de cierta coloración, por ejemplo). Por otro lado, podría estar ocurriendo que los individuos de la zona de Corrientes presenten fenotipos intermedios, dado que probablemente haya flujo génico entre los de uno y otro clado. Para confirmar esto serán necesarios futuros análisis de ADN nuclear (microsatelites), que acumula diferencias de manera más lenta pero a la vez evidencia señales de hibridación más rápidamente.

A priori se podría haber esperado que la coloración y la morfología del pico tuvieran mayor efectividad que el canto en predecir la pertenencia de un individuo a su correspondiente clado genético dado que, a pesar de que no contamos con datos específicos sobre esta especie en particular, es probable que el canto sea aprendido en los Cardinalinos Azules y por lo tanto transmitido culturalmente. Sin embargo, las funciones discriminantes basadas en uno y otro dataset no mostraron grandes diferencias.

Si *C. brissonii* se originó en Norteamérica y luego se expandió hacia el sur (Bryson et al. 2014), las actuales poblaciones de Colombia y Venezuela, separadas del resto por amplias distancias geográficas hoy en día, podrían haber estado conectadas con las actuales poblaciones al sur del Amazonas. En el presente capítulo se analizan por primera vez muestras provenientes de ejemplares de Colombia, y se encontró que éstos se agrupan junto con los de Brasil y el noreste de nuestro país (Misiones), de la misma manera que las de Venezuela (Bryson et al. 2014).

En resumen, los resultados aquí presentados confirman la existencia de dos clados claramente separados en base a ADN mitocondrial, sumando a la información

previa un nuevo marcador, cyt *b* y nuevos especímenes, incluyendo por primera vez en el análisis de esta especie a ejemplares de Colombia. Estos resultados también indican que el área de coexistencia de ejemplares de ambos clados genéticos no se restringiría a una pequeña área sino que se extendería en una faja de al menos unos 50 km entre la EBCo y el PN Mburucuyá. Esta clara divergencia en ADN mitocondrial no tiene un correlato claro en el fenotipo de los individuos de la zona, al menos en los caracteres aquí considerados.

Capítulo 7. Conclusiones finales

En el presente trabajo se estudió la variación en el canto y en la coloración del plumaje en los Cardinalinos Azules, con dos objetivos principales: en primer lugar, cuantificar la diferenciación en estos caracteres de manera objetiva, para poder así, en segundo lugar, evaluar la importancia que factores como el hábitat y la morfología han tenido en la evolución de las señales acústicas y visuales.

El canto y la coloración del plumaje muestran un notable grado de variación entre las 13 especies que forman el clado. En el caso del plumaje, además, el uso de técnicas de espectrofotometría combinado con modelos teóricos del sistema visual de las aves permitió determinar que si bien todas las especies pueden catalogarse como "sexualmente dicromáticas", el grado de diferenciación entre machos y hembras no es homogéneo y también varía entre especies. Estos resultados son de interés no sólo para el estudio de la evolución de la coloración del plumaje, sino también desde una perspectiva metodológica: el grado de dicromatismo sexual es a menudo utilizado como indicador de la intensidad de la selección sexual (Dunn et al. 2001, Morrow et al. 2003), y aún hoy en día es común encontrar trabajos que evalúan el dicromatismo en base a la percepción humana, y/o en base a fotos o ilustraciones (Dale et al. 2015).

En cuanto a los factores de importancia en la diversificación del canto, se encontró una relación significativa entre el tamaño corporal y la morfología del pico con diferentes variables acústicas. Es decir que la variación descripta en las señales acústicas de los Cardinalinos Azules es explicada -al menos en parte- por las restricciones que imponen diferentes caracteres morfológicos. Estos resultados suman por un lado evidencia en favor de que la morfología impone restricciones sobre los sonidos que un ave puede producir y que este efecto puede detectarse entre especies cercanamente emparentadas, donde las variaciones de tamaño no son extremas. Es relevante haber encontrado esta relación en aves que aprenden a cantar, ya que se ha argumentado que el aprendizaje podría "enmascarar" la restricción impuesta por la morfología (Cardoso et al. 2008). El canto es un comportamiento que depende de un fino control a nivel del sistema nervioso y

de las características de un órgano especializado, la siringe. En los paseriformes oscines la siringe es más compleja, pero varía menos morfológicamente entre especies que entre los paseriformes suboscines (Ames 1971, Baptista et al. 1992). La diversidad vocal de los oscines podría estar más relacionada con el control neural de la siringe y ciertos circuitos de control vocal en el cerebro ausentes en los suboscines (Jarvis 2004). Sin embargo, si la siringe está limitada, dadas sus características morfométricas o fisiológicas, a producir cierto tipo de sonidos (con frecuencias acotadas a un dado rango por el tamaño de las membranas de la siringe, por ejemplo), no se podrá salir de ese espacio potencial de posibles sonidos, independientemente de si las instrucciones que envía el sistema nervioso son innatas o fueron aprendidas. El aprendizaje del canto es sin dudas un factor a tener en cuenta si se compararan especies que aprenden y otras que no, pero no hay razones para pensar que al examinar un grupo de especies con aprendizaje vocal no será posible detectar el efecto de diferentes restricciones, y los resultados aquí mostrados coinciden con esta idea.

En la producción del canto están involucradas estructuras que son necesarias para otros procesos vitales, como el pico para la alimentación. Por lo tanto, es esperable que estas estructuras estén sujetas a presiones de selección no relacionadas con la producción de señales o sus funciones, como por ejemplo la adaptación a fuentes de alimentación disponibles (Parchman et al. 2006, Huber et al. 2007, Badyaev et al. 2008, Edelaar et al. 2008, Hendry et al. 2008). Aunque de manera indirecta, la producción de las señales también se verá afectada en respuesta a tales presiones. Dada la relevancia del canto en la elección de pareja, el pico podría actuar como un "carácter mágico" que conecta la divergencia ecológica con el aislamiento reproductivo (Pfennig y Pfennig 2010; Servedio et al. 2011). El efecto del pico en la evolución del canto, junto con el del tamaño corporal, son también un interesante ejemplo de cómo una restricción, concepto a menudo asociado con la idea de stasis en la evolución (Podos et al. 2004a), podría ser en parte responsable de la variación que se detecta hoy en día.

En cuanto al efecto del tamaño corporal en la diversificación de la coloración del plumaje, se trata de una relación muy poco explorada, y los resultados obtenidos hasta ahora son contradictorios. Se ha propuesto que el tamaño corporal impone una limitación a la heterogeneidad del plumaje por la relación inversa entre tamaño y

concentración de carotenos (Galván et al. 2013). Por otro lado, Dale et al. (2015) adjudican la correlación positiva entre tamaño y complejidad de la coloración del plumaje al menor riesgo de predación. En el presente trabajo no se encontraron evidencias de que el tamaño corporal se relacione con la variación en coloración en ningún sentido, excepto con el grado de dicromatismo sexual. De esta manera, los resultados aquí presentados suman evidencia a un campo poco explorado, pero no es claro aún cuál podría ser la relación funcional o ecológica que pudiera explicar una potencial relación entre coloración y tamaño corporal.

La diversificación de las señales acústicas o visuales en este grupo habría sido independiente de las características del hábitat. Si las características del ambiente pueden facilitar o dificultar la transmisión de las señales (Morton 1975, Endler 1993), podría esperarse que el ambiente actúe como un factor de selección en la evolución de tales señales (Owens 2006, Catchpole y Slater 2008). Sin embargo, los resultados aquí presentados muestran que el efecto de factores relacionados a las causas próximas de la producción de tales señales, como las restricciones morfológicas, han tenido preponderancia sobre el efecto del tipo de hábitat en la diversificación del canto y la coloración en las especies estudiadas.

También la evolución de la complejidad del canto y la de la coloración del plumaje habrían sido independientes entre sí en las especies en estudio. Hay varias interpretaciones posibles de este resultado (discutidas en el correspondiente capítulo), pero casi todas ellas se basan en fuertes supuestos en relación a los costos de producción del canto y de la coloración del plumaje (Shutler 2011) que probablemente requieran ser revisados o expresamente puestos a prueba.

Además de permitir poner a prueba diferentes hipótesis evolutivas, el análisis de caracteres como el canto y la coloración resulta de interés en debates actuales como el que existe alrededor de la utilidad o no del concepto de subespecie. La taxonomía por debajo del nivel de especie es común en aves, pero no así en otros taxones, y dentro de la Ornitología han surgido críticas desde hace más de 50 años. La clasificación en subespecies puede no ser adecuada en su forma actual, principalmente porque la clasificación que se mantiene hoy en día fue realizada en base a descripciones subjetivas, no estandarizadas, de diferencias fenotípicas. Pero los resultados aquí obtenidos indican que la categoría de subespecie en sí resulta de gran utilidad para

describir la variabilidad intraespecífica. A nivel poblacional estos resultados muestran un considerable nivel de coincidencia entre la información provista por el fenotipo y los marcadores moleculares, en contraste a lo que muestran ciertos estudios previos pero en concordancia con lo encontrado en otras especies de la misma región biogeográfica. Los resultados de esta tesis también sustentan la idea de que una de las subespecies de *Cyanocompsa cyanoides* debe ser elevada a la categoría de especie, de modo que en el clado estudiado existiría al menos un taxón más de los descriptos actualmente. Esto destaca la importancia de estudios integrativos como el aquí presentado (que abarcan el análisis de la morfología, el comportamiento, y marcadores genéticos) para resolver el status taxonómico y la historia evolutiva de la compleja diversidad aviar del Neotrópico.

Bibliografía

Ames, P. L. 1971. The morphology of the syrinx in passerine birds (Vol. 37). Peabody Museum of Natural History, Yale University: New Haven, CT, EE.UU.

Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 149-155.

Amundsen, T. y Pärn, H. 2006. Female coloration: review of functional and nonfunctional hypothesis. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume II', pp. 280-348. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Anderson, M. E. y Conner, R. N. 1985. Northern Cardinal song in three forest habitats in eastern Texas. *The Wilson Bulletin* 97: 436-449.

Andersson, M. B. 1994. Sexual selection. Princeton University Press: Princeton, NJ, EE.UU.

Andersson, M. B. y Prage 2006. Quantifying colors. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 41-89. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Appleby, B. M., and Redpath, S. M. 1997. Indicators of male quality in the hoots of Tawny Owls *Strix aluco*. *Journal of Raptor Research* 31: 65-70.

Arrieta, R. S., Lijtmaer, D. A. and Tubaro, P. L. 2013. Evolution of postzygotic reproductive isolation in galliform birds: analysis of first and second hybrid generations and backcrosses. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 528-542.

Badyaev, A. V. 1997. Altitudinal variation in sexual dimorphism: a new pattern and alternative hypotheses. *Behavioral Ecology* 8: 675-690.

Badyaev, A. V., Hill, G. E. y Weckworth, B. V. 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution* 56: 412-419.

Badyaev, A. V. y Leaf, E. S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *TheAuk* 114: 40-46.

Badyaev, A. V., Young, R. L., Oh, K. P. y Addison, C. 2008. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution* 62: 1951-1964.

Baldwin, S. P., Oberholser, H. C. y Worley, L. G. 1931. Measurements of birds. Scientific publications of the Cleveland Museum of Natural History Vol. II, Ohio.

Ballentine, B. 2006. Morphological adaptation influences the evolution of a mating signal. *Evolution* 60: 1936-1944.

Ballentine, B. y Hill, G. E. 2003. Female mate choice in relation to structural plumage coloration in blue grosbeaks. *The Condor* 1053: 593-598.

Baptista, L. P. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. En: Kroodsma D. E. y Miller E. H. (eds.) 'Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds', pp. 39-60. Cornell University Press: Ithaca, NY, EE.UU.

Baptista, L. F. y Trail, P. W. 1992. The role of song in the evolution of passerine diversity. *Systematic Biology* 41: 242-247.

Barker, F. K., Burns, K. J., Klicka, J., Lanyon, S. M. y Lovette, I. J. 2015. New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies*. The Auk* 132: 333-348.

Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. y Cracraft, J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 11040-11045.

Becker, P. H. 1983. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. En: Kroodsma D. E. (ed.) 'Acoustic Communication in Birds', pp. 214-252. Academic Press: New York, NY, EE.UU.

Beheregaray, L. B. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology* 17: 3754-3774.

Belton, W. 1985. Birds of the Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 180:1-242.

Bennett, A. T., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. y Maier, E. J. 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380: 433-435.

Bennett, A. T., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. y Lunau, K. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 8618-8621.

Bertelli, S. y Tubaro, P. L. 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 423-430.

Bioacoustics Research Program. 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from http://www.birds.cornell.edu/raven.

BirdLife International y NatureServe. 2014. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.

Bowmaker, J. K., L. A. Heath, S. E. Wilkie, y Hunt, D. M. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research* 37: 2183-2194.

Bowman, R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's Finches. *Journal für Ornithologie* 120: 353-389.

Bradbury, J. W. y Vehrencamp, S. L. 1998. "Principles of Animal Communication". Sinauer Associates Inc., Publishers: Sunderland, MA, EE.UU.

Brackenbury, J. H. 1979. Power capabilities of the avian sound-producing system. *The Journal of Experimental Biology* 78: 163-166.

Bretagnolle, V. 1993. Adaptive significance of seabird coloration: the case of procellariiforms. *The American Naturalist* 142: 141-173.

Brown, T. J. y Handford, P. 1996. Acoustic signal amplitude patterns: a computer simulation investigation of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 98: 608-623.

Brumm, H. 2009. Song amplitude and body size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1157-1165.

Bryson, R. W., Chaves, J., Smith, B. T., Miller, M. J., Winker, K., Pérez-Emán, J. L. y Klicka, J. 2014. Diversification across the New World within the 'blue' cardinalids (Aves: Cardinalidae). *Journal of Biogeography* 41: 587-599.

Buchanan K. L. y Catchpole, C. K. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 521-526.

Burkhardt, D. 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers. *Journal of Comparative Physiology A* 164: 787-796.

Cabanne, G. S., d'Horta, F. M., Sari, E. H., Santos, F. R. y Miyaki, C. Y. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): Biogeography and systematics implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 760-773.

Calder III, W. A. 1990. The scaling of sound output and territory size: Are they matched? *Ecology* 71*:* 1810-1816.

Campagna, L., Benites, P., Lougheed, S. C., Lijtmaer, D. A., Di Giacomo, A. S., Eaton, M. D. y Tubaro, P. L. 2012. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings of the Royal Society of London B*: *Biological Sciences* 279: 1847-1856.

Campagna, L., Kopuchian, C., Tubaro, P. L. y Lougheed, S. C. 2014. Secondary contact followed by gene flow between divergent mitochondrial lineages of a widespread Neotropical songbird (*Zonotrichia capensis*). *Biological Journal of the Linnean Society* 111: 863-868.

Cardoso, G. C. 2010. Loudness of birdsong is related to the body size, syntax and phonology of passerine species*. Journal of Evolutionary Biology* 23: 212-219.

Cardoso, G. C., Mamede, A. T., Atwell, J. W., Mota, P. G., Ketterson, E. D. y Price, T. D. 2008. Song frequency does not reflect differences in body size among males in two oscine species. *Ethology* 114: 1084-1093.

Catchpole, C. K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 439-445.

Catchpole, C. K. y Slater, P. J. B. 2008. Bird Song. Biological themes and variations. Cambridge University Press: Cambridge, Inglaterra.

Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, D. Roberson, T. A. Fredericks, B. L. Sullivan, y C. L. Wood. 2014. The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.9. Downloaded from http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/

Cocroft, R. B. y M. J. Ryan. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behavior* 49: 283-303.

Cuthill, I. C. 2006. Color perception. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 3-40. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Cuthill, I. C., J. C. Partridge, A. T. D. Bennett, S. C. Church, N. S. Hart, y Hunt, S. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior* 29:159-214.

Dale, J., Dey, C. J., Delhey, K., Kempenaers, B., & Valcu, M. 2015. The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. *Nature* 527: 367-370.

Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., y Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772-772.

Darwin, C. 1871. El origen del hombre y la selección en relación al sexo. Editorial EDAF. Madrid, España.

Delhey, K., Delhey, V., Kempenaers, B. y Peters, A. 2014. A practical framework to analyze variation in animal colors using visual models. *Behavioral Ecology* 26: 367-375.

De Repentigny, Y., Ouellet, H. y Mcneil, R. 2000. Song versus plumage in some North American oscines: testing Darwin's hypothesis. *Ecoscience* 7: 137-148.

Derryberry, E. P. 2009. Ecology shapes birdsong evolution: variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. *The American Naturalist* 174: 24-33.

Douglas, R. H. y Marshall, N. J. 1999. A review of vertebrate and invertebrate ocular filters. En: Archer, S., Djamgoz, M.B., Loew, E., Partridge, J.C. y Vallerga, S. (eds.) 'Adaptive mechanisms in the ecology of vision', pp. 95-162. Springer: Dordrecht, Países Bajos.

Dunn, P. O., Whittingham, L. A. y Pitcher, T. E. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55: 161-175.

Eaton, M. D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proceedings of the Nations Academy of Sciences USA* 102: 10942-10946.

Edelaar, P., Van Eerde, K. y Terpstra, K. 2008. Is the nominate subspecies of the common crossbill *Loxia c. curvirostra* polytypic? II. Differentiation among vocal types in functional traits. *Journal of Avian Biology* 39: 108-115.

Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315-352.

Endler, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63: 1-27.

Endler J. A. y Mielke Jr, P. W. 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 405-431.

Excoffier, L. y Lischer, H. E. L. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567.

Felsestein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.

Freeman, S., y Jackson, W. M. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *The Auk* 107: 69-74.

Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. y Møller, A. P. 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour* 53: 687-700.

Galván, I., Negro, J. J., Rodríguez, A. y Carrascal, L. M. 2013. On showy dwarfs and sober giants: body size as a constraint for the evolution of bird plumage colouration. *Acta Ornithologica* 48: 65-80.

Gaunt, A. S. y Nowicki, S. 1998. Sound production in birds: acoustics and physiology revisited. En: Hopp, S. L., Owren, M. J. y Evans, C. S. (eds.) 'Animal Acoustic Communication', pp. 291-321. Springer: Berlin- Heidelberg, Alemania.

Geberzahn, N., Goymann, W., Muck, C y ten Cate, C. 2009. Females alter their song when challenged in a sex-role reversed bird species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:193-204.

Gelman A. y Rubin D. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science* 7: 457-472.

Gil, D. y Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *TRENDS in Ecology & Evolution* 17: 133-141.

Gilliard, E. 1956. Bower ornamentation versus plumage characters in bower-birds. *The Auk* 73: 450-451.

Goller, F.y Larsen, O. N. 1997a. A new mechanism of sound generation in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 14787-14791.

Goller, F., y Larsen, O. N. 1997b. In situ biomechanics of the syrinx and sound generation in pigeons. *Journal of Experimental Biology* 200: 2165-2176.

Goodale, E., y Podos, J. 2010. Persistence of song types in Darwin's Finches, *Geospiza fortis*, over four decades. *Biology Letters* 6: 589-592.

Goloboff, P., Farris, J., y Nixon, K., 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Programa y documentación. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.

Gomez, D. y Théry, M. 2004. Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecology Letters* 7: 279-284.

Gonzalez-Voyer, A., den Tex, R. J., Castelló, A. y Leonard, J. A. 2013. Evolution of acoustic and visual signals in Asian barbets. *Journal of evolutionary biology* 26: 647-659.

Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 326: 119-157

Haig, S. M. y Winker, K. 2010. Avian subspecies: Summary and prospectus. *Ornithological Monographs* 67: 172-175.

Hall, M. L., Kingma, S. A. y Peters, A. 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE* 8: e56717.

Handford, P. y Lougheed, S. C. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *The Condor* 93: 644-658.

Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E., y Challenger, W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24: 129-131.

Hausberger, M., Black, J. M. y Richard, J. P. 1991. Bill opening and sound spectrum in barnacle goose loud calls: individuals with 'wide mouths' have higher pitched voices. *Animal Behaviour* 42: 319-322.

Håstad, O., J. Victorsson y A. Ödeen. 2005. Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 6391-6394.

Hendry, A. P., Huber, S. K., De León, L. F., Herrel, A. y Podos, J. 2008. Disruptive selection in a bimodal population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society of London B*: *Biological Sciences* 276: 753-759.

Hill, G. E. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour* 40: 563-572.

Hill, G. E. 2006. Female mate choice for ornamental coloration. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume II', pp. 137-200. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Hoese, W. J., Podos, J., Boetticher, N. C., y Nowicki, S. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *Journal of Experimental Biology* 203: 1845-1855.

Hubbard, J. K., Uy, J. A. C., Hauber, M. E., Hoekstra, H. E. y Safran, R. J. 2010. Vertebrate pigmentation: from underlying genes to adaptive function. *Trends in Genetics* 26: 231-239.

Huber, S. K. y Podos, J. 2006. Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 489-498.

Hudson, R. R., y Coyne, J. A. 2002. Mathematical consequences of the genealogical species concept. *Evolution* 56: 1557-1565

Hylton, R. y Godard, R. D. 2001. Song properties of indigo buntings in open and forested habitats. *The Wilson Bulletin* 113: 243-245.

Ivanova, N. V., Dewaard, J. R. y Hebert, P. D. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. *Molecular Ecology Notes* 6: 998-1002.

James, F. C. 2010. Avian subspecies: Introduction. *Ornithological Monographs* 67: 1-5.

Jarvis, E. D. 2004. Brains and birdsong. En: Marler, P. R y Slabbekoorn, H. (eds.) 'Nature's Music: The Science of Birdsong', pp. 226-272. Elsevier: Amsterdam, Países Bajos.

Jurisevic, M. A. y Sanderson, K. J. 1998. A comparative analysis of distress call structure in Australian passerine and non-passerine species: influence of size and phylogeny. *Journal of Avian Biology* 29: 61-71.

Kerr, K. C., Lijtmaer, D. A., Barreira, A. S., Hebert, P. D. y Tubaro, P. L. 2009. Probing evolutionary patterns in Neotropical birds through DNA barcodes. *PLoS One* 4: e4379.

Keyser, A. J. y Hill, G. E. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11: 202-209.

Klicka, J., Burns, K., y Spellman, G. M. 2007. Defining a monophyletic Cardinalini: a molecular perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 1014-1032.

Klicka, J., Fry, A. J., Zink, R. M. y Thompson, C. W. 2001. A cytochrome-b perspective on *Passerina* bunting relationships. *The Auk* 118: 610-623.

Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X., & Wilson, A. C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86: 6196-6200.

Lambrechts, M. M. 1996. Organization of bird song and constraints in performance. En: Kroodsma D. E. y Miller E. H. (eds.) 'Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds', pp. 305-320. Cornell University Press: Ithaca, NY, EE.UU.

Larsen, O. N. y Goller, F. 1999. Role of syringeal vibrations in bird vocalization. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266: 1609-1615.

Lattin, C. y Ritchison, G. 2009. Intra-and intersexual functions of singing by male Blue Grospicos: the role of within-song variation. *The Wilson Journal of Ornithology* 121: 714-721.

Lavinia Oblanca, P. D. y Tubaro, P. L. 2012. Song analysis of the South American thrushes (*Turdus*) in relation to their body mass in a phylogenetic context. *Ornitologia Neotropical* 23: 349-365.

Lentino, M. y Restall, R. 2003. A new species of *Amaurospiza* blue seedeater from Venezuela. *The Auk* 120: 600-606.

Lijtmaer, D. A., Kerr, K. C., Barreira, A. S., Hebert, P. D. y Tubaro, P. L. 2011. DNA barcode libraries provide insight into continental patterns of avian diversification. PloS ONE 6: e20744.

Lijtmaer, D. A., Kerr, K. C. R., Stoeckle, M. Y. y Tubaro, P. L. 2012. DNA barcoding birds: from field collection to data analysis. En: Kress, W. J y Erickson, D. L. (eds.) 'DNA barcodes: methods and protocols. Methods in molecular biology, Vol. 8585', pp. 127-152. Humana Press: Clifton, NJ, EE.UU.

López-Lanús, B. 2010. Sonidos de aves. Argentina y Uruguay. Vázquez Mazzini Editores: Buenos Aires, Argentina.

Lovette, I. J. 2005. Glacial cycles and the tempo of avian speciation. *TRENDS in Ecology & Evolution* 20: 57-59.

Lozano, G. A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70: 309-311.

Maia, R., Eliason, C. M., Bitton, P. P., Doucet, S. M. y Shawkey, M. D. 2013. pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 906-913.

Mager, J. N. III, Walcott, C. y Piper, W. H. 2007. Male Common Loons, *Gavia immer*, communicate body mass and condition through dominant frequencies of territorial yodels. *Animal Behaviour* 73: 683-690.

Marchetti, K. 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature* 362: 149-152.

Margoliash, D., Staicer, C. A. y Inoue, S. A. 1991. Stereotyped and plastic song in adult indigo buntings, *Passerina cyanea*. *Animal Behaviour* 42: 367-388.

Marler P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11:13-39.

Martin, J. P., Doucet, S. M., Knox, R. C. y Mennill, D. J. 2011. Body size correlates negatively with the frequency of distress calls and songs of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology* 82: 259-268.

Martins, E. P. 2000. Adaptation and the comparative method. *TRENDS in Ecology & Evolution* 15: 296-299.

Martins, E. P. y Hansen, T. F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist* 149: 646-667.

Mason, N. A. y Burns, K. J. 2015. The effect of habitat and body size on the evolution of vocal displays in Thraupidae (tanagers), the largest family of songbirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 114: 538-551.

Mason, N. A., Shultz, A. J. y Burns, K. J. 2014. Elaborate visual and acoustic signals evolve independently in a large, phenotypically diverse radiation of songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20140967.

Mayr, E. 1982. Of what use are subspecies? *The Auk* 99: 593-595.

McGraw, K. J. 2006a. Mechanics of carotenoid-based coloration. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 177-242. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

McGraw, K. J. 2006b. Mechanics of melanin-based coloration. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 243-294. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

McGraw, K. J., Hill, G. E., Stradi, R. y Parker, R. S. 2001. The influence of carotenoid acquisition and utilization on the maintenance of species-typical plumage pigmentation in male American goldfinches (*Carduelis tristis*) and northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 843-852.

McNaught, M. K. y Owens, I. P. F. 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology* 15: 505-514.

Milá, B., Tavares, E. S., Muñoz Saldaña, A., Karubian, J., Smith, T. B. y Baker, A. J. 2012. A trans-Amazonian screening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *Plos ONE* 7: e40541.

Miller, M. J., Bermingham, E., Klicka, J., Escalante, P., do Amaral, F. S. R., Weir, J. T. y Winker, K. 2008. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275: 1133-1142.

Miller, M. J., Lelevier, M. J., Bermingham, E., Klicka, J. T., Escalante, P. y Winker, K. 2011. Phylogeography of the Rufous-tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*). *The Condor* 113: 806-816.

Mindlin, G. B. y Laje, R. 2005. 'The Physics of Birdsong.' Springer: Berlin- Heidelberg, Alemania.

Montgomerie, R. 2006. Analyzing colors. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 90-147. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109: 17-34.

Morrow, E. H., Pitcher, T. E y Arnqvist, G. 2003. No evidence that sexual selection is an 'engine of speciation'in birds. *Ecology Letters* 6: 228-234.

Mountjoy, D. J. y Lemon, R. E. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 65-71.

Mundry, R. 2014. Statistical issues and assumptions of Phylogenetic Generalized Least Squares. En: Garamszegi, L. Z. (ed.) 'Modern Phylogenetic Comparative Methods and their application in Evolutionary Biology', pp. 131-155. Springer: Berlin-Heidelberg, Alemania.

Nosil, P. 2008. Speciation with gene flow could be common. *Molecular Ecology* 17: 2103-2106.

Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *The American Naturalist*: 605-624.

Nowicki, S. 1987. Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature* 325: 53-55.

Nowicki, S. y Marler, P. 1988. How do birds sing? *Music Perception* 5: 391-426.

Nowicki, S., Westneat, M. y Hoese, W. 1992. Birdsong: motor function and the evolution of communication. *Seminars in Neuroscience* 4: 385-390.

Oberweger, K. y Goller, F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204: 3379-3388.

Ödeen, A. y Hastad, O. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 Opsion from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20: 855-861.

Ödeen, A., Håstad, O. y Alström, P. 2011. Evolution of ultraviolet vision in the largest avian radiation - the passerines. *BMC Evolutionary Biology* 11: 313.

Olrog, C. C. 1979. Nueva lista de la avifauna argentina. *Opera Lilloana* 27.

Olson, V. A y Owens, I. P. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *TRENDS in Ecology & Evolution* 13: 510-514.

Orenstein, R. I. y Brewer, D. 2011. Family Cardinalidae (cardinals). En: del Hoyo, J., Elliott, A. y Christie, D. A (eds.) 'Handbook of the Birds of the World. Vol. 16: Tanagers to New World Blackbirds', pp. 330-427. Lynx Edicions: Barcelona, España.

Ornelas, J. F., González, C. y Espinosa De Los Monteros, A. 2009. Uncorrelated evolution between vocal and plumage coloration traits in the trogons: a comparative study. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 471-484.

Owens, I. P. F. 2006. Ecological explanations for interspecific variability in coloration. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume II', pp. 380-416. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Palacios, M. G. y Tubaro, P. L. 2000. Does beak size affect acoustic frequencies in woodcreepers? *The Condor* 102: 553-560.

Paradis, E. 2014. An introduction to the Phylogenetic Comparative Method. En: Garamszegi, L. Z. (ed.) 'Modern Phylogenetic Comparative Methods and their application in Evolutionary Biology', pp. 3-18. Springer: Berlin Heidelberg, Alemania.

Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.

Parchman, T. L., Benkman, C. W. y Britch, S. C. 2006. Patterns of genetic variation in the adaptive radiation of New World crossbills (Aves: *Loxia*). *Molecular Ecology* 15: 1873-1887.

Patel, R., Mulder, R. A. y Cardoso, G. C. 2010. What makes vocalisation frequency an unreliable signal of body size in birds? A study on Black Swans. *Ethology* 116: 554-563.

Patten, M. A. 2010. Null expectations in subspecies diagnosis. *Ornithological Monographs* 67: 35-41.

Pfennig, D. W. y Pfennig, K. S. 2010. Character displacement and the origins of diversity. *The American Naturalist* 176 (Suppl 1): S26-S44.

Phillimore, A. B., and I. P. F. Owens. 2006. Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1049-1053.

Piersma, T. y Davidson, N. C. 1991. Confusions of mass and size. *The Auk* 108: 441-444.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y Team, R. C. 2015. Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models [online] R package version 3.1-117.

Podos J. 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behavior* 51: 1061-1070.

Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51: 537-551.

Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's Finches. *Nature* 409: 185-188.

Podos, J., Huber, S. K. y Taft, B. 2004a. Bird song: the interface of evolution and mechanism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:55-87.

Podos J. y Nowicki, S. 2004. Beaks, adaptation, and vocal evolution in Darwin's finches. *BioScience* 54: 501-510.

Podos, J., Southall, J. A. y Rossi-Santos, M. R. 2004b. Vocal mechanics in Darwin's Finches: correlation of beak gape and song frequency. *Journal of Experimental Biology* 207: 607-619.

Podos, J y Warren, P. S. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior* 37: 403-457.

Poelstra, J. W., Vijay, N., Hoeppner, M. P. y Wolf, J. B. W. 2015. Transcriptomics of colour patterning and coloration shifts in crows. *Molecular Ecology* 24: 4617-4628.

Price, J. J., Earnshaw, S. M. y Webster, M. S. 2006. Montezuma Oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Animal Behaviour* 71: 799-807.

Prum, R. O. 2006. Anatomy, physics, and evolution of avian structural colors. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume I', pp. 295-353. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Prum, R. O. y Torres, R. H. 2003. A Fourier tool for the analysis of coherent light scattering by bio-optical nanostructures. *Integrative and Comparative Biology* 43: 591-602.

Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press: Cambridge, Inglaterra.

R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.

Rambaut, A. y Drummond, A.J. 2007. Tracer v1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

Read, A. F. y Weary, D. M. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 338: 165-187.

Reddy, S. 2014. What's missing from avian global diversification analyses? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77: 159-165.

Reinert, B. L., Pinto, J. C., Bornschein M. R., Pichorim M. y Marini, M. Â. 1996. Body masses and measurements of birds from southern Atlantic Forest, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 815-820.

Remsen Jr, J. V. 2010. Subspecies as a meaningful taxonomic rank in avian classification. *Ornithological Monographs* 67: 62-78.

Renoult, J. P., Courtiol, A. y Schaefer, H. M. 2013. A novel framework to study colour signalling to multiple species. *Functional Ecology* 27: 718-729.

Revell, L. J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.

Richards, D. G. y Wiley, R. H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American Naturalist* 115: 381-399.

Ricklefs, R. E. 2010. Parental investment and avian reproductive rate: Williams's principle reconsidered. *The American Naturalist* 175: 350-361.

Ridgely, R. S. y Tudor, G. 1989. Birds of South America Volume I, The Oscine Passerines: Jays, Swallows, Wrens, Thrushes and Allies, Vireos, Wood-warblers, Tanagers, Icterids and Finches. University of Texas Press: Austin, TX, EE.UU.

Riede, T. y Goller, F. 2010. Functional morphology of the sound-generating labia in the syrinx of two songbird species. *Journal of Anatomy* 216: 23-36.

Riede, T. y Goller, F. 2014. Morphological basis for the evolution of acoustic diversity in oscine songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20132306.

Riley, P. A. 1997. Melanin. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 29: 1235-1239.

Rising, J. D. y Somers, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk* 106: 666-674.

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Hohna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. y Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. En Fritzsch, B., M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington y Walkowiak, W. (eds.) 'The evolution of the amphibian auditory system', pp. 637-677. Wiley: New York, NY, EE.UU.

Ryan, M. J. y Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist* 126: 87-100.

Schluter, D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *The American Naturalist* 156(S4), S4-S16.

Searcy, W. A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *The American Zoologist* 32: 71-80

Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in Neotropical suboscine birds. *Evolution* 59: 200-215.

Senar, J. C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (eds.) 'Bird coloration. Volume II', pp. 87-136. Harvard University Press: Cambridge, MA, EE.UU. y Londres, Inglaterra.

Servedio, M. R., Van Doorn, G. S., Kopp, M., Frame, A. M. y Nosil, P. 2011. Magic traits in speciation: 'magic'but not rare? *TRENDS in Ecology & Evolution* 26: 389-397.

Shawkey, M. D. y Hill, G. E. 2006. Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's jay (*Cyanocitta stelleri*). *Journal of Experimental Biology* 209: 1245-1250.

Shiovitz, K. A. y Thompson, W. L. 1970. Geographic variation in song composition of the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. *Animal Behaviour* 18: 151-158.

Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bulletin of the AMNH* 154: 165-352.

Shutler, D. 2010. Sexual selection: when to expect trade-offs. *Biology Letters* 7: 101-104.

Shutler, D. y Weatherhead, P. J. 1990. Targets of sexual selection: song and plumage of wood warblers. *Evolution* 44: 1967-1977.

Shy, E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North American tanagers (Thraupinae: *Piranga*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 71-76.

Sibley, C. G. y Monroe, B. L. 1990. Distribution and taxonomy of the birds of the world. Yale University Press: New Haven, CT, EE.UU.

Stoddard, M. C. 2012. Mimicry and masquerade from the avian visual perspective. *Current Zoology* 58: 630-648.

Stoddard, M. C. y Prum, R. O. 2008. Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetc analysis of New World Buntings. *The American Naturalist* 171: 755-776.

Stoddard, M. C. y Stevens, M. 2011. Avian vision and the evolution of egg color mimicry in the common cuckoo. *Evolution* 65: 2004-2013.

Stotz, D. F. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press: Chicago, IL, EE.UU.

Symonds, M. R. y Blomberg, S. P. 2014. A primer on phylogenetic generalised least squares. En: Garamszegi, L. Z. (ed.) 'Modern Phylogenetic Comparative Methods and their application in Evolutionary Biology', pp. 105-130. Springer: Berlin-Heidelberg, Alemania.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y Kumar, S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular biology and evolution* 28: 2731-2739.

Tavares, E. S. y Baker, A. J. 2008. Single mitochondrial gene barcodes reliably identify sister-species in diverse clades of birds. *BMC Evolutionary Biology* 8: 81.

Tavares, E. S, Gonçalves, P., Miyaki, C. Y. y Baker, A. J. 2011. DNA barcode detects high genetic structure within Neotropical bird species. *PLoS One* 6: e28543.

Tella J. L., Figuerola J., Negro J. J., Blanco G., Rodríguez-Estrella R., Forero M. G., Blázquez M. C., Green A. J. e Hiraldo F. 2004. Ecological, morphological and phylogenetic correlates of interspecific variation in plasma carotenoid concentration in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 156-164.

Thompson, W. L. 1968. The songs of five species of *Passerina*. *Behaviour* 31: 261-287.

Todd, W. E. C. 1923. A review of the genus *Cyanocompsa*. *The Auk* 40: 58-69.

Toews, D. P., Campagna, L., Taylor, S. A., Balakrishnan, C. N., Baldassarre, D. T., Deane-Coe, P. E., Harvey, M. G., Hooper, D. M, Irwin, D. E., Judy, C. D., Mason, N. A., McCormack, J. E., McCracken, K. G., Oliveros, C. H., Safran, R. J., Scordato, E. S. C., Stryjewski, K. F., Tigano, A., Albert, J., Uy, C. y Winger, B. M. 2015. Genomic approaches to understanding population divergence and speciation in birds. *The Auk* 133: 13-30.

Tubaro, P. L. y Lijtmaer, D. A. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *The Condor* 108: 120-129.

Tubaro, P. L. y Mahler, B. 1998. Acoustic frequencies and body mass in the New World doves. *The Condor* 100: 54-61.

Tubaro, P. L. y Segura, E. T. 1994. Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the southern Pampas: a test of the acoustic adaptation hypothesis. *The Condor* 96: 1084-1088.

Turčocová, L., Osiejuk, T. S., Pavel, V., Glapan, J. y Petrusková, T. 2010. Song divergence of two Bluethroat subspecies (*Luscinia s. svecica* and *L. s. cyanecula*). *Ornis Fennica* 87: 168-179.

Van Buskirk, J. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 755-761.

Verea, C., Solorzano, A. y Fernández Badillo, A. 1999. Pesos y distribución de aves del sotobosque del Parque Nacional Henri Pittier al norte de Venezuela. *Ornitologia Neotropical* 10: 217-231.

Vorobyev, M. y Osorio, D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265: 351-358.

Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.

Wallschläger, D. 1980. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia* 36: 412.

Westneat, M. W., Long, J. H., Hoese, W. y Nowicki, S. 1993. Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *Journal of Experimental Biology* 182: 147-171.

Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *The American Naturalist* 138: 973-993.

Wiley, R. H. y Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 69-94.

Wiley, R. H. y Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. En Kroodsma, D. E. y Miller, E. H. (eds.) 'Acoustic communication in birds. Vol. 1. Production, perception, and design features of sound', pp. 132-181. Academic Press: New York, NY, EE.UU.

Wilson, D. R., Bitton, P. P., Podos, J. y Mennill, D. J. 2014. Uneven sampling and the analysis of vocal performance constraints. *The American Naturalist* 183: 214-228.

Winger, B. M. y Bates, J. M. 2015. The tempo of trait divergence in geographic isolation: Avian speciation across the Marañon Valley of Peru. *Evolution* 69: 772-787.

Winker, K. 2009. Reuniting genotype and phenotype in biodiversity research. *BioScience* 59: 657-665.

Zink, R. M. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London B:Biological Sciences* 271: 561-564.

Apéndice I. Grabaciones analizadas

Grabaciones incluidas en los análisis acústicos. Los acrónimos corresponden a las siguientes instituciones: **BLB** , Borror Laboratory of Bioacoustics (OH, EE.UU.) ; **CUML**, University of Cornell Macaulay Library (NY, EE.UU.). ; **FLMNH**, Florida Museum of Natural History (FL , EE.UU.) y **FNJV,** Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard, Museu de Zoologia "Adão José Cardoso"–Universidade Estadual de Campinas (SP, Brasil). Los registros de Xeno-canto (indicados como "XC") corresponden a grabaciones que los autores cedieron en formato .wav para su análisis. Los números indican las siguientes compilaciones comerciales:

1. Straneck, R. 1990. Cantos de las Aves de Misiones. Editorial L.O.L.A. Buenos Aires, Argentina.
2. López-Lanús, B., Bodrati, A., Monteleone, D., Roesler, I., Blendinger, P. & Álvarez, M.E. 2007. Sonidos de las Aves de Acambuco. Temas de naturaleza y conservación. Monografía de Aves Argentinas 6/Apéndice. Aves Argentinas/AOP & Audiornis Producciones. Buenos Aires, Argentina.
3. López-Lanús, B (editor).Sonidos de aves del cono Sur. 2008. Audiornis Producciones. Buenos Aires, Argentina.
4. López-Lanús, B (editor). Sonidos de las Aves de El Potrero (sin publicar).

Se indican con * los individuos de *Cyanocompsa brissonii* de Corrientes con muestra de tejido asociados, considerados para el capítulo 6.

Institución	# Catálogo	Especie	subespecie	Año	Origen		Autor
CUML	78343	*Amaurospiza concolor*	*aequatorialis*	1991	Ecuador	Pichincha	Robbins, Mark
CUML	130404	*Amaurospiza concolor*	*aequatorialis*	2002	Ecuador	Loja	Macaulay, Linda

XC	NA 009-006	*Amaurospiza concolor*	*aequatorialis*	2003	Ecuador	Azuay	Athanas, Nick
XC	XC5569	*Amaurospiza concolor*	*aequatorialis*	2003	Ecuador	Loja	Athanas, Nick
CUML	90071	*Amaurospiza concolor*	*concolor*	1992	México	Chiapas	Sterling, John
CUML	20247	*Amaurospiza moesta*		1975	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William
CUML	22154	*Amaurospiza moesta*		1980	Brasil	Rio de Janeiro	Parker, Theodore A., III
CUML	50454	*Amaurospiza moesta*		1991	Brasil	Paraná	Hilty, Steven L
CUML	132965	*Amaurospiza moesta*		2006	Argentina	Misiones	Hosner, Peter A
CUML	133286	*Amaurospiza moesta*		2006	Argentina	Misiones	Andersen, Michael J
CUML	139267	*Amaurospiza moesta*		2004	Argentina	Misiones	Macaulay, Linda R
MACN	NCG0001a	*Amaurospiza moesta*		2014	Argentina	Misiones	García, Natalia
MACN	NCG0002a	*Amaurospiza moesta*		2014	Argentina	Misiones	García, Natalia
MACN	NCG0003	*Amaurospiza moesta*		2014	Argentina	Misiones	García, Natalia
1		*Amaurospiza moesta*		1990	Argentina	Misiones	Straneck, Roberto
FNJV	FNJV29634	*Amaurospiza moesta*		2012	Brasil	Paraná	de Godoy, Fernando Igor
FNJV	FNJV29865	*Amaurospiza moesta*		2012	Brasil	São Paulo	Vagner de Araujo, Gabriel
CUML	184815	*Cyanocompsa parellina*	*beneplacita*	1994	México	Tamaulipas	Donahue, Paul K
FLMNH	PA839	*Cyanocompsa parellina*	*beneplacita*	1986	México	Chiapas	Behrstock, Bob
CUML	127314	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	2002	México	Chiapas	Marantz, Curtis A
CUML	184333	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	2013	México	Veracruz	Gulson, Eric R
CUML	144756	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	1998	México	Campeche	Robbins, Mark B
CUML	144851	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	1998	México	Campeche	Robbins, Mark B
CUML	105953	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	2000	El Salvador	Ahuachapán	Hanks, Cullen K
CUML	55743	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	1985	México	Chiapas	Delaney, Dale
FLMNH	PA913	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	1986	México	Tamaulipas	Lasley, Greg
XC	XC5914	*Cyanocompsa parellina*	*parellina*	2006	México	Campeche	Hoyer, Richard
CUML	116004	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2001	Argentina	Salta	Macaulay, Linda R
CUML	129751	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2005	Argentina	Jujuy	Andersen, Michael J
CUML	132607	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2006	Argentina	Salta	Hosner, Peter A

CUML	132620	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2006	Argentina	Salta	Hosner, Peter A
CUML	33619	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	1983	Bolivia	Santa Cruz	Parker, Theodore A., III
2	Acambuco01	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2005	Argentina	Salta	López-Lanus, Bernabé
2	Acambuco02	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2005	Argentina	Salta	López-Lanus, Bernabé
2	Acambuco03	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2005	Argentina	Salta	Monteleone, Diego
3	Baritu	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	1991	Argentina	Salta	López-Lanus, Bernabé
3	LasLajitas	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2002	Argentina	Salta	Castelino, Miguel
MACN	NCG0005	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2014	Argentina	San Juan	García, Natalia
MACN	NCG0007	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2014	Argentina	San Luis	García, Natalia
CUML	146319	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2005	Argentina	Jujuy	Robbins, Mark
CUML	166790	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2011	Argentina	Chaco	Areta, Juan
CUML	171724	*Cyanocompsa brissonii*	*argentina*	2012	Argentina	Salta	Areta, Juan
FNJV	FNJV 15980	*Cyanocompsa brissonii*	*brissonii*	1998	Brasil	Ceará	Minns, Jeremy
FNJV	FNJV 7165	*Cyanocompsa brissonii*	*brissonii*	1974	Brasil	Bahia	Vielliard, Jacques
FNJV	FNJV 7169	*Cyanocompsa brissonii*	*brissonii*	1975	Brasil	Ceará	Vielliard, Jacques
FNJV	FNJV 7170	*Cyanocompsa brissonii*	*brissonii*	1975	Brasil	Pernambuco	Vielliard, Jacques
CUML	16873	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1956	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	16874	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1957	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	16875	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1957	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	16876	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1958	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	63373	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1959	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	63374	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1962	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	63375	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1962	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	63376	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1963	Venezuela	Distrito Federal	Schwartz, Paul A
CUML	63377	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1966	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63378	*Cyanocompsa brissonii*	*minor*	1967	Venezuela		Schwartz, Paul A
XC	XC128398	*Cyanocompsa brissonii*	*caucae*	2010	Colombia	Quindio	Marin-Gomez, Humberto
CUML	19317	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1975	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William

CUML	20232	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1971	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William
CUML	20242	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1974	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William
CUML	20270	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1977	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William
CUML	20271	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1977	Brasil	Rio Grande do Sul	Belton, William
CUML	22145	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1980	Argentina	Misiones	Parker, Theodore A., III
CUML	32095	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1982	Argentina	Misiones	Parker, Theodore A., III
CUML	32097	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1982	Argentina	Misiones	Parker, Theodore A., III
CUML	32110	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1982	Argentina	Misiones	Parker, Theodore A., III
CUML	34059	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	1984	Argentina	Misiones	Parker, Theodore A., III
CUML	132964	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	2006	Argentina	Misiones	Hosner, Peter A
CUML	133937	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	2006	Argentina	Misiones	Andersen, Michael J
CUML	132372	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	2006	Argentina	Buenos Aires	Andersen, Michael J
4	LopezLanus2009	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	2005	Argentina	Entre Ríos	López-Lanus, Bernabé
3	QuintoPotrero	*Cyanocompsa brissonii*	*sterea*	2002	Paraguay	Caaguazú	Myriam Velazquez
MACN	C42LB c	*Cyanocompsa brissonii*	?	1993	Argentina	Corrientes	Tubaro, Pablo
MACN	C42LA a	*Cyanocompsa brissonii*	?	1993	Argentina	Corrientes	Tubaro, Pablo
MACN	C42LA b	*Cyanocompsa brissonii*	?	1993	Argentina	Corrientes	Tubaro, Pablo
3	Sta. Elena	*Cyanocompsa brissonii*	?	1989	Argentina	Corrientes	Castelino, Miguel
MACN	NCG7630	*Cyanocompsa brissonii**	?	2014	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7631	*Cyanocompsa brissonii**	?	2014	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7632	*Cyanocompsa brissonii**	?	2014	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7633	*Cyanocompsa brissonii**	?	2014	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7730	*Cyanocompsa brissonii**	?	2015	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7731	*Cyanocompsa brissonii**	?	2015	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7737	*Cyanocompsa brissonii**	?	2015	Argentina	Corrientes	García, Natalia
MACN	NCG7746	*Cyanocompsa brissonii**	?	2015	Argentina	Corrientes	García, Natalia
3	MartinGarcia01	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		2006	Argentina	Buenos Aires	Ferrari, Carlos
3	MartinGarcia02	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		2006	Argentina	Buenos Aires	Ferrari, Carlos

4	LopezLanus2009	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		2009	Argentina	Entre Ríos	López-Lanus, Bernabé
CUML	23741	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		1980	Brasil	Rio Grande do Sul	Parker, Theodore A., III
CUML	67584	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		1971	Brasil	Rio Grande do Sul	Schwartz, Paul A
CUML	67599	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		1971	Brasil	Rio Grande do Sul	Schwartz, Paul A
MACN	Corte271	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		1976	Argentina	Entre Ríos	Straneck, Roberto
MACN	C29LB	*Cyanoloxia glaucocaerulea*			Argentina	Entre Ríos	Tubaro, Pablo
FLMNH	GL1154-3	*Cyanoloxia glaucocaerulea*		1988	Brasil	Paraná	Clayton, George
CUML	16946	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1953	México	Veracruz	Davis, L. Irby; Morony, John J
CUML	16947	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1954	México	Veracruz	Davis, L. Irby
CUML	16949	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1961	Belize	Stann Creek	Davis, L. Irby; Guion, William
CUML	70876	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1992	Belize	Toledo	Parker, Theodore A., III
CUML	71044	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1992	Belize	Toledo	Parker, Theodore A., III
CUML	89456	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1993	México	Chiapas	Duncan, Charles D
CUML	89476	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1993	México	Chiapas	Duncan, Charles D
CUML	102561	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1997	Belize	Orange Walk	Macaulay, Linda R
BLB	BL20489	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1991	Belize	Cayo District	McCallum, D. A.
FLMNH	CY925-10	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1986	México	Chiapas	Sada, Andrés
FLMNH	CY1109-20	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*	1982	México	Chiapas	Arvin, John
FLMNH	CY1926-19	*Cyanocompsa cyanoides*	*concreta*		México	Chiapas	Coffey, Ben
FLMNH	CY1321-23	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1989	Ecuador	Los Ríos	Ridgley, Robert
FLMNH	CY1792-8	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1979	Colombia	Valle del Cauca	Coffey, Ben
FLMNH	CY1826-5	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1974	Colombia	Magdalena	Coffey, Ben
CUML	105154	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	2000	Panamá	Darien	Macaulay, Linda R
CUML	28456	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1981	Ecuador	Pichincha	van den Berg, Arnoud B
CUML	55262	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1991	Panamá	Colón	Ross, David L., Jr.
CUML	60258	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1992	Panamá		Coopmans, Paul
CUML	63356	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1961	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63357	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1961	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A

CUML	63358	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1961	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63359	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1966	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63360	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1966	Venezuela	Zulia	Schwartz, Paul A
CUML	63361	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1966	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63365	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1969	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63367	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1969	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63368	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1970	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63369	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1970	Venezuela	Zulia	Schwartz, Paul A
CUML	63371	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1973	Venezuela	Aragua	Schwartz, Paul A
CUML	63372	*Cyanocompsa cyanoides*	*cyanoides*	1973	Venezuela	Zulia	Schwartz, Paul A
CUML	16950	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1961	Venezuela		Kellogg, Peter Paul; Schwartz, Paul A
CUML	110670	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2001	Bolivia	La Paz	Hennessey, A. Bennett
CUML	113194	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1998	Brasil	Amazonas	Marantz, Curtis A
CUML	115063	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1999	Brasil	Pará	Marantz, Curtis A
CUML	127551	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2000	Brasil	Amazonas	Marantz, Curtis A
CUML	127622	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2000	Brasil	Amazonas	Marantz, Curtis A
CUML	134398	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2006	Guyana		O'Shea, Brian J
CUML	134432	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2006	Guyana		O'Shea, Brian J
CUML	134641	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2006	Suriname	Sipaliwini	Hanks, Cullen K
CUML	134941	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2001	Guyana		O'Shea, Brian J
CUML	89070	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1997	Brasil	Mato Grosso	Marantz, Curtis A
CUML	89137	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1998	Brasil	Mato Grosso	Marantz, Curtis A
CUML	89140	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1998	Brasil	Mato Grosso	Marantz, Curtis A
CUML	38880	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1986	Bolivia	Pando	Parker, Theodore A., III
CUML	63366	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1971	Brasil	Amazonas	Schwartz, Paul A
CUML	63370	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1971	Brasil	Pará	Schwartz, Paul A
CUML	64564	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1993	Venezuela	Amazonas	Zimmer, Kevin J
CUML	64754	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1992	Brasil	Rondonia	Zimmer, Kevin J

CUML	72329	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1994	Guyana		Finch, Davis W
CUML	72395	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1995	Guyana		Finch, Davis W
CUML	74419	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1993	Brasil	Amazonas	Stouffer, Philip C
CUML	87577	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1996	Guyana		Finch, Davis W
CUML	102407	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1995	Venezuela		Macaulay, Linda R
CUML	127519	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2000	Brasil	Amazonas	Marantz, Curtis A
CUML	127767	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2000	Brasil	Amazonas	Marantz, Curtis A
CUML	144475	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1997	Guyana		Robbins, Mark B
CUML	147941	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1981	Perú	Madre de Dios	Fitzpatrick, John W
CUML	25517	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	1981	Suriname		Davis, Thomas H
CUML	135286	*Cyanocompsa cyanoides*	*rothschildii*	2001	Perú	Cuzco	O'Shea, Brian J
FLMNH	CY869-19	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1972	Costa Rica	Heredia	Stiles, Gary
FLMNH	CY608-11	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1981	Costa Rica	San José	Hardy, J. W.
FLMNH	CY1367-19	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1992	Nicaragua	Zelaya	Will, Tom
FLMNH	CY1363-21	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1991	Nicaragua	Zelaya	Will, Tom
FLMNH	CY1360-1	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1990	Nicaragua	Zelaya	Will, Tom
FLMNH	CY1240-28	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1989	Costa Rica	San José	Stiles, Gary
FLMNH	CY1231-8	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1982	Costa Rica	San José	Stiles, Gary
CUML	39264	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1983	Costa Rica		Parker, Theodore A., III
CUML	55177	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1991	Costa Rica	Puntarenas	Ross, David L., Jr.
CUML	55247	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1991	Costa Rica	Puntarenas	Ross, David L., Jr.
CUML	57441	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1988	Costa Rica	Puntarenas	Ross, David L., Jr.
CUML	57442	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1989	Costa Rica	Puntarenas	Ross, David L., Jr.
CUML	74017	*Cyanocompsa cyanoides*	*toddi*	1988	Costa Rica	Puntarenas	Ross, David L., Jr.
CUML	16881	*Passerina ciris*	*ciris*	1960	EE.UU	South Carolina	Sutherland, Charles A; Brockelman, Warren Y
CUML	16884	*Passerina ciris*	*ciris*	1960	EE.UU	South Carolina	McChesney, Marian P
CUML	16885	*Passerina ciris*	*ciris*	1964	EE.UU	South Carolina	McChesney, Marian P
CUML	16886	*Passerina ciris*	*ciris*	1964	EE.UU	South Carolina	McChesney, Marian P

CUML	57936	*Passerina ciris*	*ciris*	1957	EE.UU	South Carolina	Gunn, William W. H.
CUML	105416	*Passerina ciris*	*ciris*	1994	EE.UU	South Carolina	Keller, Geoffrey A
XC	XC179303	*Passerina ciris*	*ciris*	2014	EE.UU	Georgia	Wigh, Russ
XC	XC137993	*Passerina ciris*	*ciris*	2013	EE.UU	Georgia	Wigh, Russ
BLB	BLB6274	*Passerina ciris*	*ciris*	1963	EE.UU	South Carolina	Borror, Donald J.
BLB	BLB28172	*Passerina ciris*	*ciris*	1973	EE.UU	Georgia	Forsythe, Dennis
BLB	BLB28180	*Passerina ciris*	*ciris*	1973	EE.UU	Florida	Forsythe, Dennis
BLB	BLB28189	*Passerina ciris*	*ciris*	1973	EE.UU	Florida	Forsythe, Dennis
BLB	BLB29392	*Passerina ciris*	*ciris*	2004	EE.UU	Georgia	Kuenzli, John
CUML	38291	*Passerina ciris*	*ciris*	1983	EE.UU	Louisiana	Parker, Theodore A., III
CUML	38304	*Passerina ciris*	*ciris*	1984	EE.UU	Louisiana	Parker, Theodore A., III
CUML	45604	*Passerina ciris*	*ciris*	1988	EE.UU	Louisiana	Parker, Theodore A., III
CUML	37366	*Passerina ciris*	*pallidior*	1986	EE.UU	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	45007	*Passerina ciris*	*pallidior*	1988	EE.UU	Texas	Parker, Theodore A., III
CUML	45017	*Passerina ciris*	*pallidior*	1986	EE.UU	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	51296	*Passerina ciris*	*pallidior*	1989	EE.UU	Texas	Parker, Theodore A., III
CUML	105233	*Passerina ciris*	*pallidior*	1993	EE.UU	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	105518	*Passerina ciris*	*pallidior*	1995	EE.UU	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	147540	*Passerina ciris*	*pallidior*	2009	EE.UU	Texas	Robbins, Mark
CUML	147530	*Passerina ciris*	*pallidior*	2009	EE.UU	Texas	Robbins, Mark
CUML	147584	*Passerina ciris*	*pallidior*	2008	EE.UU	Texas	Clock, Benjamin M
CUML	172320	*Passerina ciris*	*pallidior*	2011	EE.UU	Kansas	Robbins, Mark
CUML	172322	*Passerina ciris*	*pallidior*	2011	EE.UU	Kansas	Robbins, Mark
CUML	188218	*Passerina ciris*	*pallidior*	2013	EE.UU	Texas	McGuire, Bob
CUML	163	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1977	EE.UU	Arizona	Barker, Harriette
CUML	20950	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1976	EE.UU	New México	Zimmerman, Dale A; Zimmerman, Marian A
CUML	43992	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1981	EE.UU	Arizona	Gunn, William W. H.
CUML	45075	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1985	EE.UU	Arizona	Keller, Geoffrey A

CUML	45210	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1987	EE.UU	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	50225	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1990	EE.UU	Colorado	Keller, Geoffrey A
CUML	61258	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1981	EE.UU	Arizona	Gunn, William W. H.
CUML	61259	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1979	EE.UU	Arizona	Gunn, William W. H.
CUML	105519	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1995	EE.UU	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	109085	*Passerina caerulea*	*interfusa*	1999	EE.UU	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	16872	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1956	EE.UU	Pennsylvania	Michener, Martin C
CUML	79446	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1996	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	27101	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1981	EE.UU	New Jersey	Sibley, David A
CUML	38277	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1983	EE.UU	Missouri	Parker, Theodore A., III
CUML	85168	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1997	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	85200	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1997	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	94423	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1998	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	94465	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1998	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	105388	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1994	EE.UU	Florida	Keller, Geoffrey A
CUML	105428	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1994	EE.UU	South Carolina	Keller, Geoffrey A
CUML	105454	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1994	EE.UU	South Carolina	Keller, Geoffrey A
CUML	105743	*Passerina caerulea*	*caerulea*	1996	EE.UU	Florida	Keller, Geoffrey A
CUML	107399	*Passerina caerulea*	*caerulea*	2000	EE.UU	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	110224	*Passerina caerulea*	*caerulea*	2001	EE.UU	West Virginia	Hershberger, Wilbur L
CUML	22806	*Passerina caerulea*	*salicaria*	1951	EE.UU	California	Fish, William R
CUML	22807	*Passerina caerulea*	*salicaria*	1951	EE.UU	California	Fish, William R
CUML	118873	*Passerina caerulea*	*salicaria*	2001	EE.UU	California	Keller, Geoffrey A
CUML	119475	*Passerina caerulea*	*salicaria*	2002	EE.UU	California	Keller, Geoffrey
CUML	119483	*Passerina caerulea*	*salicaria*	2002	EE.UU	California	Keller, Geoffrey
CUML	180825	*Passerina caerulea*	*salicaria*	2013	EE.UU	California	Orzechowski, Sophie
CUML	16951	*Passerina leclancherii*	*grandior*	1955	México	Oaxaca	Davis, L. Irby
CUML	16952	*Passerina leclancherii*	*grandior*	1953	México	Oaxaca	Davis, L. Irby

CUML	16953	*Passerina leclancherii*	*grandior*	1959	México	Oaxaca	Davis, L. Irby; Fowler, Ronald
CUML	55474	*Passerina leclancherii*	*grandior*	1985	México	Chiapas	Delaney, Dale
CUML	135534	*Passerina leclancherii*	*grandior*	2013	México	Jalisco	Beck, Joshua
CUML	16861	*Passerina amoena*		1958	México	Baja California	Davis, L. Irby; Aiken, Carl A
CUML	16862	*Passerina amoena*		1958	EE.UU.	Washington	Stein, Robert C; Michener, Martin C
CUML	16863	*Passerina amoena*		1959	Canada	British Columbia	Stein, Robert C; Little, Randolph S
CUML	16864	*Passerina amoena*		1961	EE.UU.	Utah	Little, Randolph S; Brockelman, Warren Y
CUML	16865	*Passerina amoena*		1961	EE.UU.	Texas	Stein, Robert C; Angstadt, Robert B
CUML	106549	*Passerina amoena*		1993	EE.UU.	California	Little, Randolph S
CUML	106618	*Passerina amoena*		1994	EE.UU.	California	Little, Randolph S
CUML	107018	*Passerina amoena*		2000	EE.UU.	California	Little, Randolph S
CUML	107525	*Passerina amoena*		1994	EE.UU.	Oregon	Herr, David S
CUML	110925	*Passerina amoena*		1986	EE.UU.	California	Sander, Thomas G
CUML	111055	*Passerina amoena*		1988	EE.UU.	California	Sander, Thomas G
CUML	118818	*Passerina amoena*		2001	EE.UU.	California	Keller, Geoffrey A
CUML	118820	*Passerina amoena*		2001	EE.UU.	California	Keller, Geoffrey A
CUML	44926	*Passerina amoena*		1989	EE.UU.	Oregon	Keller, Geoffrey A
CUML	49750	*Passerina amoena*		1990	EE.UU.	Utah	Colver, Kevin J
CUML	16893	*Passerina cyanea*		1954	EE.UU.	Ohio	Allen, Arthur A; Kellogg, Peter Paul
CUML	16894	*Passerina cyanea*		1952	EE.UU.	New York	Allen, Arthur A; Kellogg, Peter Paul
CUML	16905	*Passerina cyanea*		1963	EE.UU.	Michigan	Stein, Robert C; Little, Randolph S
CUML	16910	*Passerina cyanea*		1963	EE.UU.	South Carolina	Stein, Robert C; Gunn, William W. H.
CUML	16911	*Passerina cyanea*		1963	EE.UU.	Georgia	Stein, Robert C
CUML	26418	*Passerina cyanea*		1978	EE.UU.	Ohio	Little, Randolph S
CUML	30221	*Passerina cyanea*		1963	EE.UU.	Tennessee	Stein, Robert C
CUML	38266	*Passerina cyanea*		1983	EE.UU.	Missouri	Parker, Theodore A., III
CUML	45615	*Passerina cyanea*		1988	EE.UU.	Louisiana	Parker, Theodore A., III
CUML	55512	*Passerina cyanea*		1993	Canada	Ontario	Kerr, Donald J

CUML	57560	*Passerina cyanea*		1953	Canada	Ontario	Gunn, William W. H.
CUML	57565	*Passerina cyanea*		1958	Canada	Ontario	Gunn, William W. H.; Gunn, Donald R
CUML	73941	*Passerina cyanea*		1992	EE.UU.	Indiana	Keller, Geoffrey A
CUML	73948	*Passerina cyanea*		1992	EE.UU.	Indiana	Keller, Geoffrey A
CUML	79443	*Passerina cyanea*		1996	EE.UU.	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	79477	*Passerina cyanea*		1996	EE.UU.	West Virginia	Hershberger, Wilbur L
CUML	84811	*Passerina cyanea*		1997	EE.UU.	Maryland	Hershberger, Wilbur L
CUML	94438	*Passerina cyanea*		1998	EE.UU.	West Virginia	Hershberger, Wilbur L
CUML	105270	*Passerina cyanea*		1993	EE.UU.	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	105398	*Passerina cyanea*		1994	EE.UU.	Tennessee	Keller, Geoffrey A
CUML	105429	*Passerina cyanea*		1994	EE.UU.	South Carolina	Keller, Geoffrey A
CUML	106933	*Passerina cyanea*		1998	EE.UU.	New York	Little, Randolph S
CUML	119441	*Passerina cyanea*		2001	EE.UU.	California	Keller, Geoffrey A
CUML	166626	*Passerina cyanea*		2011	EE.UU.	Georgia	Bethel, Robert A
CUML	16904	*Passerina cyanea*		1961	EE.UU.	Nevada	Stein, Robert C; Angstadt, Robert B
CUML	16954	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1957	México	Sinaloa	Davis, L. Irby; Kincaid, Edgar B
CUML	20952	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1976	EE.UU.	New México	Zimmerman, Dale A; Zimmerman, Marian A
CUML	40511	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1987	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	40566	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1987	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	40606	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1987	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	45066	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1985	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	45071	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1985	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	45074	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1985	EE.UU.	Arizona	Keller, Geoffrey A
CUML	57598	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1979	EE.UU.	Arizona	Shaughnessy, Bert
CUML	57599	*Passerina versicolor*	*dickeyae*	1981	EE.UU.	Arizona	Gunn, William W. H.
CUML	105526	*Passerina versicolor*	*versicolor*	1995	EE.UU.	Texas	Keller, Geoffrey A
CUML	146790	*Passerina versicolor*	*versicolor*	2007	EE.UU.	Texas	Robbins, Mark B
CUML	40618	*Passerina versicolor*	*versicolor*	1986	EE.UU.	Texas	Keller, Geoffrey A

CUML	55473	*Passerina rositae*	2007	México	Oaxaca	Andersen, Michael J
XC	XC14182	*Passerina rositae*	2007	México	Chiapas	Voght, Charlie

Apéndice II. Ejemplares de los que se derivan los datos de peso

Los datos de peso corporal fueron provistos por:

- Academy of Natural Sciences (**ANPS**, Philadelphia, PA,EE.UU.);
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos 'Alexander von Humboldt' (**IAvH-CT**, Valle de Leyva, Colombia);
- National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (**NMNH**, Washington DC, EE.UU.);
- Museum of Vertebrate Zoology, University of California (**MVZ**, Berkeley, CA, EE.UU.).
- Museu Paraense Emilio Goeldi (**MPEG**, Belem, Pará, Brasil).
- Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (**USP**, São Paulo, Brasil).

Información adicional fue obtenida de bibliografía (ver citas en la tabla) y a través del sitio web VertNet (www.vertnet.org) de las siguientes instituciones

- Cornell University Museum of Vertebrates (**CUMV**, Ithaca, NY, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=cumv_bird);
- Kansas University Biodiversity Institute (**KU**, Lawrence, KS, EE.UU.; http://ipt.nhm.ku.edu/ipt/resource.do?r=kubi_ornithology),
- Museum of Comparative Zoology, Harvard University (**MCZ**, Cambridge, MA, EE.UU.; http://digir.mcz.harvard.edu/ipt/resource.do?r=mcz_subset_for_vertnet);
- University of Michigan Museum of Zoology (**UMMZ**, Ann Arbor, MI, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=ummz_birds),
- University of Alaska Museum of the North (**UAM**, Fairbanks, AK, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=uam_bird),
- Museum of Southwestern Biology (**MSB**, Albuquerque, NM, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=msb_bird),

- University of California, Los Angeles (**UCLA**, Los Angeles, CA, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=ucla_birds_mammals),
- Western Foundation of Vertebrate Zoology (**WFVZ**, Caramillo, CA, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=wfvz_birds),
- Texas A&M University Biodiversity Research and Teaching Collections (**TCWC**, College Station, TX, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=tcwc_verts),
- Charles R. Conner Museum (**CRCM**, Pullman, WA, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=crcm_verts),
- Denver Museum of Nature & Science (Denver, CO, EE.UU.; http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=dmns_bird),
- Natural History Museum of Los Angeles County (Los Angeles, CA, EE.UU.) http://ipt.vertnet.org:8080/ipt/resource.do?r=lacm_verts),
- California Academy of Sciences (San Francisco, CA, EE.UU.; http://ipt.calacademy.org:8080/ipt/resource.do?r=orn).

Institución o fuente	**#Catálogo**	**Especie**	**Sexo**	**Año**	**País**	**Estado/Provincia**
KU	93695	*Amaurospiza concolor*	M	1950	México	Guerrero
UCLA	36644	*Amaurospiza concolor*	M	1964	México	Morelos
UCLA	36645	*Amaurospiza concolor*	M	1974	México	Morelos
MVZ	153574	*Amaurospiza concolor*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan
MVZ	153575	*Amaurospiza concolor*	M	1962	Nicaragua	ZEL
MVZ	121493	*Amaurospiza concolor*	M	1962	Nicaragua	ZEL
KUBI	93715	*Amaurospiza concolor*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
KUBI	93763	*Amaurospiza concolor*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
Reinert et al. 1996		*Amaurospiza moesta*	M		Brasil	Parana
Belton 1984		*Amaurospiza moesta*	M		Brasil	Rio Grande do Sul
Belton 1984		*Amaurospiza moesta*	M		Brasil	Rio Grande do Sul
MACN	61974	*Amaurospiza moesta*	M	1991	Paraguay	Alto Paraná
MACN	64841	*Amaurospiza moesta*	M	1994	Argentina	Misiones
MACN	62009	*Amaurospiza moesta*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62850	*Amaurospiza moesta*	H	1992	Argentina	Misiones
Reinert et al. 1996		*Amaurospiza moesta*	H		Brasil	Parana
MACN	56050	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	56052	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco

MACN	57475	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	57562	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	59597	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	60233	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	60308	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	60315	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	60350	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	60429	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Chaco
MACN	69712	*Cyanocompsa brissonii*	M		Argentina	Formosa
KU	96928	*Cyanocompsa brissonii*	M	2005	Argentina	Jujuy
KU	96929	*Cyanocompsa brissonii*	M	2005	Argentina	Jujuy
MACN	69202	*Cyanocompsa brissonii*	M	2005	Argentina	Jujuy
CU	52557	*Cyanocompsa brissonii*	M	2005	Argentina	Jujuy
MACN	71972	*Cyanocompsa brissonii*	M	2010	Argentina	Jujuy
MACN	72579	*Cyanocompsa brissonii*	M	2010	Bolivia	Santa Cruz
MACN	72713	*Cyanocompsa brissonii*	M	2011	Argentina	Formosa
USP	77896	*Cyanocompsa brissonii*	M		Brasil	
MVZ	139067	*Cyanocompsa brissonii*	M		Colombia	Cauca
MVZ	139064	*Cyanocompsa brissonii*	M		Colombia	Cauca
MVZ	139065	*Cyanocompsa brissonii*	M		Colombia	Cauca
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
UMMZ	201146	*Cyanocompsa brissonii*	M	1978	Paraguay	Itapua
MACN	62200	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62209	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62268	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62288	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62332	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62509	*Cyanocompsa brissonii*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62875	*Cyanocompsa brissonii*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	62906	*Cyanocompsa brissonii*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	62907	*Cyanocompsa brissonii*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	63553	*Cyanocompsa brissonii*	M	1993	Argentina	Misiones
MACN	63692	*Cyanocompsa brissonii*	M	1993	Argentina	Misiones
MACN	64814	*Cyanocompsa brissonii*	M	1993	Argentina	Misiones
MACN	56049	*Cyanocompsa brissonii*	H	1984	Argentina	Formosa
MACN	58058	*Cyanocompsa brissonii*	H	1986	Argentina	Chaco
MACN	60327	*Cyanocompsa brissonii*	H	1989	Argentina	Chaco

MACN	60334	*Cyanocompsa brissonii*	H	1989	Argentina	Chaco
MACN	60388	*Cyanocompsa brissonii*	H	1989	Argentina	Chaco
MACN	60938	*Cyanocompsa brissonii*	H	1990	Argentina	Chaco
MACN	61115	*Cyanocompsa brissonii*	H	1990	Argentina	Chaco
MACN	64713	*Cyanocompsa brissonii*	H	1998	Argentina	Formosa
MACN	65041	*Cyanocompsa brissonii*	H	1994	Argentina	Formosa
WFVZ	26951	*Cyanocompsa brissonii*	H	1970	Argentina	Jujuy
WFVZ	26953	*Cyanocompsa brissonii*	H	1972	Argentina	Jujuy
MVZ	139066	*Cyanocompsa brissonii*	H	1958	Colombia	Cauca
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	H		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	H		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	H		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea et al. 1999		*Cyanocompsa brissonii*	H		Venezuela	PN Henri Pittier
MACN	55176	*Cyanocompsa brissonii*	H	1979	Argentina	Corrientes
MACN	55200	*Cyanocompsa brissonii*	H	1979	Argentina	Corrientes
MACN	55358	*Cyanocompsa brissonii*	H	1980	Argentina	Corrientes
MACN	56048	*Cyanocompsa brissonii*	H	1984	Argentina	Corrientes
MACN	57349	*Cyanocompsa brissonii*	H	1986	Argentina	Corrientes
MACN	58764	*Cyanocompsa brissonii*	H	1987	Argentina	Corrientes
MACN	61697	*Cyanocompsa brissonii*	H	1991	Argentina	Corrientes
MACN	64268	*Cyanocompsa brissonii*	H	1993	Argentina	Corrientes
MACN	67580	*Cyanocompsa brissonii*	H	1998	Argentina	Corrientes
MACN	62270	*Cyanocompsa brissonii*	H	1991	Argentina	Misiones
MACN	62287	*Cyanocompsa brissonii*	H	1991	Argentina	Misiones
MACN	62841	*Cyanocompsa brissonii*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	62871	*Cyanocompsa brissonii*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	62885	*Cyanocompsa brissonii*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	62998	*Cyanocompsa brissonii*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	63494	*Cyanocompsa brissonii*	H	1993	Argentina	Misiones
MACN	63894	*Cyanocompsa brissonii*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	64842	*Cyanocompsa brissonii*	H	1994	Argentina	Misiones
MACN	66834	*Cyanocompsa brissonii*	H	1996	Argentina	Misiones
MSB	25578	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2005	Belice	Toledo District
MVZ	155360	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1965	México	Veracruz
UAM	10974	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1996	México	Tabasco
UAM	15286	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Belice	Toledo District
UAM	18351	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2002	Belice	Toledo District
UAM	20878	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	México	Veracruz
UAM	20906	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	México	Veracruz
UAM	21259	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	México	Veracruz
UAM	24313	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Belice	Toledo District
UAM	24314	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Belice	Toledo District
UAM	9543	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1999	Belice	Toledo District
UAM	9553	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1999	Belice	Toledo District
KU	102254	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1972	México	Chiapas
KU	111941	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1993	México	Oaxaca

MVZ	155359	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1965	México	Veracruz
UAM	14259	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2001	Belice	Toledo District
UAM	14279	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2001	Belice	Toledo District
UAM	18349	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Belice	Toledo District
UAM	18350	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Belice	Toledo District
UAM	21140	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	México	Veracruz
UAM	24351	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2001	Belice	Toledo District
UAM	9210	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1999	Belice	Toledo District
UMMZ	200078	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1933	Honduras	
UMMZ	70280	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1931	Guatemala	Petén
UMMZ	200077	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1933	Honduras	
UMMZ	70279	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1931	Guatemala	Petén
NMNH	606445	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	606446	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607162	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607163	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607987	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	611645	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	612472	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Panamá	Bocas Del Toro
CUMV	51040	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2004	Panamá	Bocas del Toro
MVZ	131118	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1954	Costa Rica	Limon
MCZ	336167	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Costa Rica	Guanacaste
MCZ	336169	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Costa Rica	Guanacaste
NMNH	605549	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1987	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	605550	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1987	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	606442	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	606444	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	606448	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607158	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607159	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607160	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607983	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	607985	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	611641	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	611642	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	611643	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	611644	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1988	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	612469	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	612470	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	612471	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	613544	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	613545	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	613546	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Panamá	Bocas Del Toro
NMNH	614106	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1991	Panamá	Bocas Del Toro
CUMV	51037	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2004	Panamá	Bocas del Toro
MVZ	131117	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1953	Costa Rica	Guanacaste

MVZ	157603	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1967	Costa Rica	Limon
UAM	25744	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Panamá	Bocas del Toro
MCZ	337400	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Costa Rica	Guanacaste
MCZ	348353	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Costa Rica	Guanacaste
MCZ	348354	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Costa Rica	Guanacaste
IAvH-CT	3287	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3288	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3304	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1978	Colombia	Chocó
ANSP	177653	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1985	Ecuador	El Oro
Verea *et al*. 1999		*Cyanocompsa cyanoides*	H	1992-1993	Venezuela	PN Henri Pittier
UAM	19200	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2002	Panamá	Panamá
UAM	19201	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2002	Panamá	Panamá
UAM	19434	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2002	Panamá	Darien
UAM	24019	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2006	Panamá	Darien
UAM	25738	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	Panamá	Darien
UAM	25741	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2006	Panamá	Darien
UAM	25742	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	Panamá	Darien
UAM	31380	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2006	Panamá	Darien
UMMZ	133517	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1950	Costa Rica	Cartago
IAvH-CT	3278	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3281	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3296	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3319	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1975	Colombia	Chocó
IAvH-CT	3348	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1976	Colombia	Chocó
IAvH-CT	5338	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1979	Colombia	Chocó
IAvH-CT	5390	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1975	Colombia	Chocó
ANSP	177652	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1985	Ecuador	El Oro
ANSP	182887	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Ecuador	Esmeraldas
ANSP	184170	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1991	Ecuador	Manabi
Verea *et al*. 1999	xxx	*Cyanocompsa cyanoides*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea *et al*. 1999	xxx	*Cyanocompsa cyanoides*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea *et al*. 1999	xxx	*Cyanocompsa cyanoides*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea *et al*. 1999	xxx	*Cyanocompsa cyanoides*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
Verea *et al*. 1999	xxx	*Cyanocompsa cyanoides*	M		Venezuela	PN Henri Pittier
UAM	19202	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Panamá	Panamá
UAM	20491	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Panamá	Panamá
UAM	20553	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Panamá	Panamá
UAM	20602	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Panamá	Panamá
UAM	20622	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Panamá	Panamá
UAM	23996	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien
UAM	24017	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien
UAM	24020	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien
UAM	24022	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien
UAM	25739	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Panamá	Darien
UAM	25740	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien
UAM	25743	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Panamá	Darien

UMMZ	133516	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1951	Costa Rica	Alajuela
UMMZ	133519	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1952	Costa Rica	Cartago
UMMZ	133518	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1950	Costa Rica	Cartago
UMMZ	71377	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1906	Costa Rica	Puntarenas
IAvH-CT	1632	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1977	Colombia	Meta
ANSP	177910	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1985	Peru	Loreto
ANSP	181841	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	181842	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	182890	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1990	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	186593	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1994	Guyana	
ANSP	186594	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1994	Guyana	
ANSP	187008	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1993	Ecuador	Sucumbios
ANSP	189094	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1997	Guyana	Potaro-Siparuni
NMNH	487559	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1964	Costa Rica	
NMNH	541544	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1986	Brasil	Para
NMNH	562426	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1986	Brasil	Para
NMNH	609205	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1994	Guyana	Cuyuni-Mazaruni
NMNH	620173	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1994	Guyana	Cuyuni-Mazaruni
NMNH	625318	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1998	Guyana	
NMNH	625721	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1999	Guyana	
NMNH	632557	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2004	Guyana	
MSB	37162	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2011	Peru	Madre de Dios
MVZ	165340	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1977	Peru	Amazonas
MVZ	165341	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1977	Peru	Amazonas
UAM	26007	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2004	Peru	Ucayali
UAM	30953	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2004	Peru	Ucayali
KU	86614	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1994	Guyana	Essequibo
KU	89116	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1997	Guyana	Northwest District
KU	94886	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2002	Guyana	
KU	84135	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Peru	Madre de Dios
KU	84295	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1989	Peru	Madre de Dios
KU	87721	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1993	Peru	Loreto
KU	87752	*Cyanocompsa cyanoides*	H	1993	Peru	Loreto
IAvH-CT	14390	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Colombia	Vichada
IAvH-CT	14414	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Colombia	Vichada
IAvH-CT	14417	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Colombia	Vichada
ANSP	177909	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1985	Peru	Loreto
ANSP	181839	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	181840	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1989	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	182888	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	182889	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	182891	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	182892	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1990	Ecuador	Morona-Santiago
ANSP	185811	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1992	Ecuador	Zamora Chinchipe
ANSP	185812	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1992	Ecuador	Napo
ANSP	186595	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1994	Guyana	

ANSP	189095	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1996	Guyana	Potaro-Siparuni
ANSP	189096	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1997	Guyana	Potaro-Siparuni
ANSP	189098	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1997	Guyana	Potaro-Siparuni
NMNH	559407	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1984	Guyana	
NMNH	562424	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1986	Brasil	Para
NMNH	562425	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1986	Brasil	Para
NMNH	562427	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1986	Brasil	Para
NMNH	562428	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1986	Brasil	Para
NMNH	586481	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1997	Guyana	Barima-Waini
NMNH	586482	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1997	Guyana	Barima-Waini
NMNH	609204	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1994	Guyana	Cuyuni-Mazaruni
NMNH	622190	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1999	Guyana	
NMNH	625720	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1999	Guyana	
NMNH	625722	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1999	Guyana	
NMNH	625723	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1999	Guyana	
NMNH	627186	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2001	Guyana	
NMNH	627573	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Guyana	
NMNH	636995	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Guyana	Upper Takutu
NMNH	644027	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2009	Peru	Tumbes
MVZ	165342	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1977	Peru	Amazonas
UAM	25980	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2004	Peru	Ucayali
UAM	26008	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2004	Peru	Ucayali
UAM	29301	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Peru	Ucayali
UMMZ	117829	*Cyanocompsa cyanoides*	M	1948	Suriname	
MPEG	55557	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2000	Brasil	Pará
MPEG	55844	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2001	Brasil	Pará
MPEG	57212	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2003	Brasil	Amazonas
MPEG	58944	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2005	Brasil	Acre
MPEG	60854	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2006	Brasil	Acre
MPEG	61378	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2006	Brasil	Acre
MPEG	63229	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2007	Brasil	Amazonas
MPEG	63423	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2007	Brasil	Acre
MPEG	63844	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2007	Brasil	Acre
MPEG	65099	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2008	Brasil	Pará
MPEG	65100	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2008	Brasil	Pará
MPEG	65945	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2008	Brasil	Pará
MACN	71948	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2009	Bolivia	Caranavi
MACN	72615	*Cyanocompsa cyanoides*	H	2010	Bolivia	Guarayos
CBF		*Cyanocompsa cyanoides*	H	2009	Bolivia	Caranavi
MPEG	55558	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2000	Brasil	Pará
MPEG	55843	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2001	Brasil	Pará
MPEG	56507	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2002	Brasil	Roraima
MPEG	56972	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Brasil	Pará
MPEG	57211	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2003	Brasil	Amazonas
MPEG	58940	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2005	Brasil	Acre
MPEG	59300	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2005	Brasil	Pará

MPEG	59894	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Brasil	Acre
MPEG	60057	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Brasil	Acre
MPEG	60853	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Brasil	Acre
MPEG	61377	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2006	Brasil	Acre
MPEG	63228	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Brasil	Amazonas
MPEG	63606	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Brasil	Acre
MPEG	63843	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2007	Brasil	Acre
MPEG	64800	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2008	Brasil	Pará
MPEG	65101	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2008	Brasil	Pará
MPEG	65944	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2008	Brasil	Pará
MPEG	66049	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2008	Brasil	Pará
MACN	71885	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2009	Bolivia	Caranavi
MACN	72593	*Cyanocompsa cyanoides*	M	2010	Bolivia	Guarayos
TCWC	10503	*Cyanocompsa parellina*	M	1977	México	Tamaulipas
UAM	11989	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	12113	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	12115	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	26407	*Cyanocompsa parellina*	M	2001	México	Jalisco
UAM	26463	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	31020	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	31024	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	31054	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	31059	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
UAM	31060	*Cyanocompsa parellina*	M	1999	México	Jalisco
CUMV	55697	*Cyanocompsa parellina*	M	2014	México	Oaxaca
CUMV	55761	*Cyanocompsa parellina*	M	2014	México	Oaxaca
KU	111940	*Cyanocompsa parellina*	M	2004	México	Oaxaca
MVZ	115573	*Cyanocompsa parellina*	M	1948	México	Nayarit
UMMZ	130856	*Cyanocompsa parellina*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130857	*Cyanocompsa parellina*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130858	*Cyanocompsa parellina*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130859	*Cyanocompsa parellina*	M	1950	México	Michoacán
MVZ	136299	*Cyanocompsa parellina*	M	1957	México	Colima
CRCM	60-324	*Cyanocompsa parellina*	M	1960	México	Oaxaca
UAM	11984	*Cyanocompsa parellina*	M	1996	México	Tabasco
UAM	11987	*Cyanocompsa parellina*	M	1997	México	Quintana Roo
UAM	11988	*Cyanocompsa parellina*	M	1997	México	Quintana Roo
UAM	20920	*Cyanocompsa parellina*	M	2003	México	Veracruz
KU	40905	*Cyanocompsa parellina*	M	1962	México	Campeche
UMMZ	70281	*Cyanocompsa parellina*	M	1931	Guatemala	Petén
UMMZ	70282	*Cyanocompsa parellina*	M	1931	Guatemala	Petén
KU	89507	*Cyanocompsa parellina*	M	1998	México	Quintana Roo
KU	89508	*Cyanocompsa parellina*	M	1998	México	Campeche
KU	93665	*Cyanocompsa parellina*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	93749	*Cyanocompsa parellina*	M	2002	El Salvador	Sonsonate
KU	93843	*Cyanocompsa parellina*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan

KU	93948	*Cyanocompsa parellina*	M	2001	El Salvador	Ahuachapan
KU	94163	*Cyanocompsa parellina*	M	2001	El Salvador	Ahuachapan
UMMZ	95501	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95502	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95503	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95507	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95508	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95509	*Cyanocompsa parellina*	M	1936	México	Yucatán
KU	99521	*Cyanocompsa parellina*	M	2006	El Salvador	Usulutan
KU	99522	*Cyanocompsa parellina*	M	2006	El Salvador	Usulutan
KU	101755	*Cyanocompsa parellina*	M	1970	México	Veracruz
UMMZ	103812	*Cyanocompsa parellina*	M	1937	México	Yucatán
KU	105899	*Cyanocompsa parellina*	M	1970	México	Veracruz
KU	109321	*Cyanocompsa parellina*	M	2004	El Salvador	Santa Ana
MVZ	155358	*Cyanocompsa parellina*	M	1965	México	Veracruz
CUMV	55634	*Cyanocompsa parellina*	H	2014	México	Oaxaca
UAM	10372	*Cyanocompsa parellina*	H	1993	México	Veracruz
UAM	11986	*Cyanocompsa parellina*	H	1997	México	Quintana Roo
UAM	21097	*Cyanocompsa parellina*	H	2003	México	Veracruz
CUMV	55698	*Cyanocompsa parellina*	H	2014	México	Oaxaca
UAM	11985	*Cyanocompsa parellina*	H	1997	México	Quintana Roo
UAM	26276	*Cyanocompsa parellina*	H	1999	México	Jalisco
UAM	31019	*Cyanocompsa parellina*	H	1999	México	Jalisco
UAM	31037	*Cyanocompsa parellina*	H	1999	México	Jalisco
UAM	7142	*Cyanocompsa parellina*	H	1993	México	Veracruz
KU	89305	*Cyanocompsa parellina*	H	1998	México	Campeche
KU	89509	*Cyanocompsa parellina*	H	1998	México	Campeche
KU	94004	*Cyanocompsa parellina*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
UMMZ	95504	*Cyanocompsa parellina*	H	1936	México	Yucatán
KU	89315	*Cyanocompsa parellina*	H	1998	México	Campeche
KU	93668	*Cyanocompsa parellina*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	99523	*Cyanocompsa parellina*	H	2006	El Salvador	Usulutan
UMMZ	95505	*Cyanocompsa parellina*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95506	*Cyanocompsa parellina*	H	1936	México	Yucatán
KU	105900	*Cyanocompsa parellina*	H	1970	México	Veracruz
TCWC	10502	*Cyanocompsa parellina*	H	1977	México	Tamaulipas
TCWC	16156	*Cyanocompsa parellina*	H	2011	EE.UU.	Texas
KU	102252	*Cyanocompsa parellina*	H	1972	México	Chiapas
KU	95010	*Cyanocompsa parellina*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
MACN	68340	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1999	Argentina	Chaco
MACN	62912	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	62882	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	67588	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1998	Argentina	Misiones
MACN	67563	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1998	Argentina	Misiones
MACN	63106	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1992	Paraguay	Ñeembucu
MACN	63021	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1992	Argentina	Misiones

MACN	71702	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	71712	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	71971	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	2009	Argentina	Corrientes
UMMZ	222293	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1976	Paraguay	Canindeyú
MACN	55602	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1981	Argentina	Corrientes
MACN	62348	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1991	Argentina	Misiones
MACN	65319	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1995	Argentina	Misiones
MACN	62079	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1991	Argentina	Misiones
MACN	65320	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1995	Argentina	Misiones
MACN	65459	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1995	Argentina	Corrientes
MACN	71681	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	72205	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	2009	Argentina	Corrientes
CRCM	52-276	*Passerina amoena*	M	1952	EE.UU.	Washington
CRCM	54-145	*Passerina amoena*	M	1954	EE.UU.	Washington
DMNS	34631	*Passerina amoena*	M	2011	EE.UU.	Colorado
LACM	103147	*Passerina amoena*	M	1984	EE.UU.	California
LACM	111532	*Passerina amoena*	M	2001	EE.UU.	California
LACM	114496	*Passerina amoena*	M	2006	EE.UU.	California
MVZ	132502	*Passerina amoena*	M	1954	EE.UU.	California
MVZ	134406	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
MVZ	134410	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
MVZ	148500	*Passerina amoena*	M	1962	EE.UU.	Nevada
MVZ	148501	*Passerina amoena*	M	1962	EE.UU.	Nevada
MVZ	148502	*Passerina amoena*	M	1962	EE.UU.	Nevada
MVZ	160137	*Passerina amoena*	M	1963	EE.UU.	California
MVZ	169001	*Passerina amoena*	M	1982	EE.UU.	Montana
MVZ	26947	*Passerina amoena*	M	1916	EE.UU.	California
MVZ	40800	*Passerina amoena*	M	1920	EE.UU.	California
MVZ	40801	*Passerina amoena*	M	1920	EE.UU.	California
MVZ	45288	*Passerina amoena*	M	1924	EE.UU.	California
MVZ	51170	*Passerina amoena*	M	1927	EE.UU.	Nevada
MVZ	54168	*Passerina amoena*	M	1929	EE.UU.	California
MVZ	55694	*Passerina amoena*	M	1928	México	Baja California Sur
MVZ	57685	*Passerina amoena*	M	1930	EE.UU.	Nevada
MVZ	60937	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	Nevada
MVZ	62191	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62194	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62993	*Passerina amoena*	M	1933	EE.UU.	California
MVZ	63613	*Passerina amoena*	M	1933	EE.UU.	Nevada
MVZ	65330	*Passerina amoena*	M	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	65332	*Passerina amoena*	M	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	69479	*Passerina amoena*	M	1936	EE.UU.	Nevada
MVZ	98802	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98803	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98805	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98807	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana

MVZ	98811	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98812	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98813	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
UMMZ	107935	*Passerina amoena*	M	1940	EE.UU.	Washington
UMMZ	155088	*Passerina amoena*	M	1960	Canadá	Alberta
CRCM	54-139	*Passerina amoena*	M	1954	EE.UU.	Washington
CRCM	68-69	*Passerina amoena*	M	1968	EE.UU.	Washington
CRCM	75-682	*Passerina amoena*	M	1949	EE.UU.	Washington
CRCM	83-455	*Passerina amoena*	M	1983	EE.UU.	Washington
CRCM	83-483	*Passerina amoena*	M	1983	EE.UU.	Washington
CRCM	85-91	*Passerina amoena*	M	1984	EE.UU.	Washington
DMNS	43283	*Passerina amoena*	M	2011	EE.UU.	Colorado
LACM	111266	*Passerina amoena*	M	2000	EE.UU.	California
LACM	114663	*Passerina amoena*	M	2007	EE.UU.	California
LACM	114664	*Passerina amoena*	M	2007	EE.UU.	California
LACM	114665	*Passerina amoena*	M	2007	EE.UU.	California
MSB	28882	*Passerina amoena*	M	2009	EE.UU.	New Mexico
MVZ	122960	*Passerina amoena*	M	1950	EE.UU.	California
MVZ	122962	*Passerina amoena*	M	1950	EE.UU.	California
MVZ	132501	*Passerina amoena*	M	1954	EE.UU.	California
MVZ	132504	*Passerina amoena*	M	1954	EE.UU.	Nevada
MVZ	133291	*Passerina amoena*	M	1955	EE.UU.	Nevada
MVZ	134405	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
MVZ	134407	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
MVZ	134409	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
MVZ	156377	*Passerina amoena*	M	1966	EE.UU.	Montana
MVZ	156380	*Passerina amoena*	M	1966	EE.UU.	Montana
MVZ	156381	*Passerina amoena*	M	1966	EE.UU.	Montana
MVZ	25726	*Passerina amoena*	M	1915	EE.UU.	California
MVZ	25727	*Passerina amoena*	M	1915	EE.UU.	California
MVZ	26948	*Passerina amoena*	M	1916	EE.UU.	California
MVZ	28516	*Passerina amoena*	M	1917	EE.UU.	California
MVZ	40799	*Passerina amoena*	M	1920	EE.UU.	California
MVZ	45981	*Passerina amoena*	M	1925	EE.UU.	California
MVZ	48191	*Passerina amoena*	M	1926	México	Baja California
MVZ	55693	*Passerina amoena*	M	1928	México	Baja California Sur
MVZ	57684	*Passerina amoena*	M	1930	EE.UU.	Nevada
MVZ	61200	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	Nevada
MVZ	62192	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62195	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62199	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62994	*Passerina amoena*	M	1933	EE.UU.	California
MVZ	63614	*Passerina amoena*	M	1933	EE.UU.	Nevada
MVZ	65328	*Passerina amoena*	M	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	65329	*Passerina amoena*	M	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	71756	*Passerina amoena*	M	1937	EE.UU.	California

MVZ	77786	*Passerina amoena*	M	1939	EE.UU.	Oregon
MVZ	85307	*Passerina amoena*	M	1942	EE.UU.	California
MVZ	88557	*Passerina amoena*	M	1943	EE.UU.	California
MVZ	95641	*Passerina amoena*	M	1946	EE.UU.	California
MVZ	98804	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98810	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
UMMZ	155089	*Passerina amoena*	M	1960	Canadá	Alberta
UMMZ	171819	*Passerina amoena*	M	1937	EE.UU.	South Dakota
CRCM	83-484	*Passerina amoena*	M	1975	EE.UU.	Washington
CRCM	93-148	*Passerina amoena*	M	1992	EE.UU.	Washington
LACM	103229	*Passerina amoena*	M		EE.UU.	California
DMNS	41146	*Passerina amoena*	M		EE.UU.	Colorado
CAS	62703	*Passerina amoena*	M	1961	México	Baja California Sur
CAS	88660	*Passerina amoena*	M	1960	EE.UU.	California
MSB	40184	*Passerina amoena*	M	2004	EE.UU.	New Mexico
CAS	71367	*Passerina amoena*	M	1982	EE.UU.	California
CAS	85411	*Passerina amoena*	M	1991	EE.UU.	California
CAS	88658	*Passerina amoena*	M	1966	EE.UU.	California
MVZ	184707	*Passerina amoena*	M	2011	EE.UU.	Idaho
CRCM	59-492	*Passerina amoena*	M	1959	EE.UU.	Washington
CRCM	73-572	*Passerina amoena*	M	1973	EE.UU.	Montana
LACM	115306	*Passerina amoena*	M	2010	EE.UU.	California
MSB	40221	*Passerina amoena*	M	2012	EE.UU.	New Mexico
TCWC	10923	*Passerina amoena*	M	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	6810	*Passerina amoena*	M	1962	EE.UU.	Texas
CRCM	03-1693	*Passerina amoena*	M	1951	EE.UU.	Idaho
CRCM	03-1694	*Passerina amoena*	M	1951	EE.UU.	Idaho
CRCM	03-1696	*Passerina amoena*	M	1949	EE.UU.	Idaho
CRCM	07-197	*Passerina amoena*	M	2002	EE.UU.	Oregon
CRCM	73-218	*Passerina amoena*	M	1973	EE.UU.	Washington
CRCM	98-3685	*Passerina amoena*	M	1997	EE.UU.	Oregon
LACM	114845	*Passerina amoena*	M	2007	EE.UU.	California
MSB	28722	*Passerina amoena*	M	2008	EE.UU.	New Mexico
MSB	39064	*Passerina amoena*	M	2010	EE.UU.	New Mexico
MSB	39445	*Passerina amoena*	M	2009	EE.UU.	New Mexico
MSB	40437	*Passerina amoena*	M	2012	EE.UU.	New Mexico
TCWC	12986	*Passerina amoena*	M	1991	EE.UU.	Texas
TCWC	15849	*Passerina amoena*	M	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	4463	*Passerina amoena*	M	1948	EE.UU.	Colorado
TCWC	8880	*Passerina amoena*	M	1971	EE.UU.	Washington
CRCM	68-70	*Passerina amoena*	H	1968	EE.UU.	Washington
KU	105922	*Passerina amoena*	H	1963	EE.UU.	Arizona
KU	27756	*Passerina amoena*	H	1949	EE.UU.	Idaho
LACM	101105	*Passerina amoena*	H	1983	EE.UU.	California
MVZ	119818	*Passerina amoena*	H	1948	México	Chihuahua
MVZ	134408	*Passerina amoena*	H	1956	EE.UU.	Nevada

MVZ	152965	*Passerina amoena*	H	1964	México	Chihuahua
MVZ	156378	*Passerina amoena*	H	1966	EE.UU.	Montana
MVZ	25725	*Passerina amoena*	H	1915	EE.UU.	California
MVZ	26052	*Passerina amoena*	H	1915	EE.UU.	California
MVZ	28520	*Passerina amoena*	H	1917	EE.UU.	California
MVZ	45416	*Passerina amoena*	H	1924	EE.UU.	California
MVZ	48192	*Passerina amoena*	H	1926	México	Baja California
MVZ	62193	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU.	California
MVZ	65327	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	65331	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	66161	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	71755	*Passerina amoena*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	71757	*Passerina amoena*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	71758	*Passerina amoena*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	74414	*Passerina amoena*	H	1938	EE.UU.	California
MVZ	98801	*Passerina amoena*	H	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98806	*Passerina amoena*	H	1947	EE.UU.	Montana
UMMZ	75828	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Idaho
UMMZ	75829	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Idaho
WFVZ	47583	*Passerina amoena*	H	1989	EE.UU.	California
WFVZ	6304	*Passerina amoena*	H	2007	EE.UU.	California
CRCM	54-138	*Passerina amoena*	H	1954	EE.UU.	Washington
CRCM	68-74	*Passerina amoena*	H	1968	EE.UU.	Washington
CRCM	81-467	*Passerina amoena*	H	1968	EE.UU.	Washington
KU	100556	*Passerina amoena*	H	1965	EE.UU.	California
KU	78572	*Passerina amoena*	H	1950	EE.UU.	Kansas
LACM	112061	*Passerina amoena*	H	2002	EE.UU.	California
MSB	26775	*Passerina amoena*	H	2008	EE.UU.	New Mexico
MVZ	118645	*Passerina amoena*	H	1949	EE.UU.	California
MVZ	118646	*Passerina amoena*	H	1949	EE.UU.	California
MVZ	132503	*Passerina amoena*	H	1954	EE.UU.	Nevada
MVZ	148503	*Passerina amoena*	H	1962	EE.UU.	Nevada
MVZ	28515	*Passerina amoena*	H	1917	EE.UU.	California
MVZ	28519	*Passerina amoena*	H	1917	EE.UU.	California
MVZ	40798	*Passerina amoena*	H	1920	EE.UU.	California
MVZ	54167	*Passerina amoena*	H	1929	EE.UU.	California
MVZ	62196	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU.	California
MVZ	62197	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU.	California
MVZ	62198	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU.	California
MVZ	65333	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Nevada
MVZ	74472	*Passerina amoena*	H	1938	EE.UU.	California
MVZ	77630	*Passerina amoena*	H	1939	EE.UU.	California
MVZ	93573	*Passerina amoena*	H	1945	EE.UU.	California
MVZ	98808	*Passerina amoena*	H	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98809	*Passerina amoena*	H	1947	EE.UU.	Montana
UMMZ	107936	*Passerina amoena*	H	1940	EE.UU.	Washington

UMMZ	171820	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Idaho
UMMZ	75827	*Passerina amoena*	H	1934	EE.UU.	Wyoming
DMNS	42502	*Passerina amoena*	H	1994	EE.UU.	Colorado
KU	111726	*Passerina amoena*	H	2001	México	Baja California Sur
CRCM	98-3804	*Passerina amoena*	H	1997	EE.UU.	Oregon
KU	105929	*Passerina amoena*	H	1968	México	Sonora
LACM	115172	*Passerina amoena*	H	2009	EE.UU.	California
WFVZ	51794	*Passerina amoena*	H	1954	México	Sonora
CRCM	03-1695	*Passerina amoena*	H	1949	EE.UU.	Idaho
CRCM	89-266	*Passerina amoena*	H	1989	EE.UU.	California
WFVZ	56758	*Passerina amoena*	H	2011	EE.UU.	California
TCWC	3754	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Nuevo León
TCWC	3757	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Guerrero
TCWC	3758	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Hidalgo
TCWC	3759	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Hidalgo
TCWC	3760	*Passerina caerulea*	M	1942	México	
TCWC	3763	*Passerina caerulea*	M	1942	México	
TCWC	3765	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Tlaxcala
TCWC	5011	*Passerina caerulea*	M	1950	México	Morelos
TCWC	6026	*Passerina caerulea*	M	1955	EE.UU.	Texas
TCWC	6282	*Passerina caerulea*	M	1954	México	Guerrero
TCWC	6357	*Passerina caerulea*	M	1957	EE.UU.	Texas
WFVZ	6428	*Passerina caerulea*	M	2004	EE.UU.	California
TCWC	8250	*Passerina caerulea*	M	1969	EE.UU.	Texas
TCWC	10501	*Passerina caerulea*	M	1977	México	Tamaulipas
TCWC	10901	*Passerina caerulea*	M	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	10902	*Passerina caerulea*	M	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	11360	*Passerina caerulea*	M	1984	EE.UU.	Texas
TCWC	11361	*Passerina caerulea*	M	1984	EE.UU.	Texas
TCWC	12278	*Passerina caerulea*	M	1973	EE.UU.	Texas
TCWC	12279	*Passerina caerulea*	M	1971	EE.UU.	Texas
TCWC	14939	*Passerina caerulea*	M	2008	EE.UU.	Texas
TCWC	16348	*Passerina caerulea*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16349	*Passerina caerulea*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16434	*Passerina caerulea*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16513	*Passerina caerulea*	M	2011	EE.UU.	Texas
MSB	26419	*Passerina caerulea*	M	2007	EE.UU.	New Mexico
MSB	26420	*Passerina caerulea*	M	2007	EE.UU.	New Mexico
MSB	26840	*Passerina caerulea*	M	2008	EE.UU.	New Mexico
WFVZ	26959	*Passerina caerulea*	M	1969	Guatemala	
WFVZ	26966	*Passerina caerulea*	M	1982	EE.UU.	Texas
MVZ	28505	*Passerina caerulea*	M	1917	EE.UU.	California
MSB	28997	*Passerina caerulea*	M	2009	EE.UU.	New Mexico
MSB	29034	*Passerina caerulea*	M	2008	EE.UU.	New Mexico
MVZ	29352	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29353	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California

MVZ	29355	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29357	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29358	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29360	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29362	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29363	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29364	*Passerina caerulea*	M	1918	EE.UU.	California
KU	31543	*Passerina caerulea*	M	1954	México	Michoacan
KU	35741	*Passerina caerulea*	M	1958	EE.UU.	New Mexico
KU	36149	*Passerina caerulea*	M	1953	México	Tamaulipas
KU	36150	*Passerina caerulea*	M	1953	México	Tamaulipas
KU	36890	*Passerina caerulea*	M	1958	México	Chihuahua
KU	37919	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
KU	37920	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
KU	38844	*Passerina caerulea*	M	1953	México	Coahuila
DMNS	41740	*Passerina caerulea*	M	1995	EE.UU.	Colorado
MVZ	45415	*Passerina caerulea*	M	1924	EE.UU.	California
MVZ	48190	*Passerina caerulea*	M	1926	México	Baja California
WFVZ	48288	*Passerina caerulea*	M	1990	EE.UU.	North Carolina
WFVZ	52702	*Passerina caerulea*	M	1995	EE.UU.	California
MVZ	55687	*Passerina caerulea*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55688	*Passerina caerulea*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55691	*Passerina caerulea*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	64885	*Passerina caerulea*	M	1934	EE.UU.	Nevada
UMMZ	70276	*Passerina caerulea*	M	1931	Guatemala	Petén
UMMZ	70277	*Passerina caerulea*	M	1931	Guatemala	Petén
UMMZ	70534	*Passerina caerulea*	M	1931	Belice	Cayo
UMMZ	70535	*Passerina caerulea*	M	1931	Belice	Cayo
MVZ	71740	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71741	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71742	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71743	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71744	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71745	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71746	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71747	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71749	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
MVZ	71751	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	California
CAS	72284	*Passerina caerulea*	M	1963	México	Oaxaca
CAS	85698	*Passerina caerulea*	M	1988	EE.UU.	California
KU	89262	*Passerina caerulea*	M	1998	EE.UU.	Missouri
KU	89263	*Passerina caerulea*	M	1998	EE.UU.	Missouri
UMMZ	95512	*Passerina caerulea*	M	1936	México	Yucatán
CAS	95981	*Passerina caerulea*	M	2006	EE.UU.	Indiana
CAS	96100	*Passerina caerulea*	M	2006	EE.UU.	Indiana
CAS	96986	*Passerina caerulea*	M	2003	EE.UU.	Maine

UMMZ	98862	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	Texas
UMMZ	98863	*Passerina caerulea*	M	1937	EE.UU.	Texas
KU	100822	*Passerina caerulea*	M	1965	EE.UU.	California
KU	100823	*Passerina caerulea*	M	1965	EE.UU.	California
MVZ	105153	*Passerina caerulea*	M	1942	México	Nuevo Leon
KU	105912	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Arizona
KU	105913	*Passerina caerulea*	M	1968	México	Sonora
KU	105915	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Arizona
KU	105916	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Arizona
KU	105917	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Arizona
KU	105918	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Arizona
UMMZ	114303	*Passerina caerulea*	M	1946	EE.UU.	Texas
KU	118454	*Passerina caerulea*	M	1970	EE.UU.	Missouri
UMMZ	119609	*Passerina caerulea*	M	1949	Bahamas	
MVZ	119809	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119810	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119811	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119812	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119813	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119815	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119816	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	119817	*Passerina caerulea*	M	1948	México	Chihuahua
MVZ	121486	*Passerina caerulea*	M	1950	México	Chiapas
MVZ	121487	*Passerina caerulea*	M	1950	México	Chiapas
MVZ	124542	*Passerina caerulea*	M	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	124544	*Passerina caerulea*	M	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	135789	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135791	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135792	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135794	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135795	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	136297	*Passerina caerulea*	M	1957	México	Colima
MVZ	139776	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139777	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139778	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139779	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139781	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139782	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139783	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	139784	*Passerina caerulea*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	143939	*Passerina caerulea*	M	1961	México	Chihuahua
MVZ	143941	*Passerina caerulea*	M	1961	México	Chihuahua
MVZ	147501	*Passerina caerulea*	M	1927	EE.UU.	California
MVZ	150086	*Passerina caerulea*	M	1963	EE.UU.	New Mexico
UMMZ	151509	*Passerina caerulea*	M	1956	México	Chiapas
UMMZ	151510	*Passerina caerulea*	M	1956	México	Jalisco

UMMZ	151511	*Passerina caerulea*	M	1956	México	Michoacán
UMMZ	151513	*Passerina caerulea*	M	1956	México	Oaxaca
UMMZ	151514	*Passerina caerulea*	M	1956	México	Oaxaca
MVZ	163032	*Passerina caerulea*	M	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	163035	*Passerina caerulea*	M	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	164377	*Passerina caerulea*	M	1969	EE.UU.	Texas
MVZ	164555	*Passerina caerulea*	M	1965	EE.UU.	Florida
MVZ	172178	*Passerina caerulea*	M	1990	EE.UU.	Nevada
MVZ	176513	*Passerina caerulea*	M	1992	EE.UU.	Texas
UMMZ	236022	*Passerina caerulea*	M	1998	EE.UU.	Texas
KU	105919	*Passerina caerulea*	H	1970	EE.UU.	Arizona
LACM	110541	*Passerina caerulea*	H	1998	EE.UU.	California
MSB	26418	*Passerina caerulea*	H	2007	EE.UU.	New Mexico
MSB	26909	*Passerina caerulea*	H	2008	EE.UU.	New Mexico
MVZ	119814	*Passerina caerulea*	H	1948	México	Chihuahua
MVZ	132084	*Passerina caerulea*	H	1954	México	Chiapas
MVZ	135790	*Passerina caerulea*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	153552	*Passerina caerulea*	H	1964	México	Morelos
MVZ	155697	*Passerina caerulea*	H	1965	Costa Rica	Guanacaste
MVZ	163036	*Passerina caerulea*	H	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	164556	*Passerina caerulea*	H	1965	EE.UU.	Florida
MVZ	29356	*Passerina caerulea*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	29359	*Passerina caerulea*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	29361	*Passerina caerulea*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	55692	*Passerina caerulea*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	71752	*Passerina caerulea*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	71753	*Passerina caerulea*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	96640	*Passerina caerulea*	H	1946	México	Mexico
KU	51557	*Passerina caerulea*	H	1965	EE.UU.	Kansas
LACM	110540	*Passerina caerulea*	H	1998	EE.UU.	California
MSB	26837	*Passerina caerulea*	H	2008	EE.UU.	New Mexico
MSB	26838	*Passerina caerulea*	H	2008	EE.UU.	New Mexico
MVZ	124541	*Passerina caerulea*	H	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	124543	*Passerina caerulea*	H	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	126298	*Passerina caerulea*	H	1952	México	Hidalgo
MVZ	135788	*Passerina caerulea*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	135793	*Passerina caerulea*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	136298	*Passerina caerulea*	H	1957	México	Colima
MVZ	139780	*Passerina caerulea*	H	1959	México	Chihuahua
MVZ	143940	*Passerina caerulea*	H	1961	México	Chihuahua
MVZ	143942	*Passerina caerulea*	H	1961	México	Chihuahua
MVZ	163033	*Passerina caerulea*	H	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	163034	*Passerina caerulea*	H	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	29354	*Passerina caerulea*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	71748	*Passerina caerulea*	H	1937	EE.UU.	California
MVZ	71750	*Passerina caerulea*	H	1937	EE.UU.	California

MVZ	71754	*Passerina caerulea*	H	1937	EE.UU.	California
CAS	95966	*Passerina caerulea*	H	2006	EE.UU.	Indiana
UMMZ	151512	*Passerina caerulea*	H	1956	México	Michoacán
UMMZ	70278	*Passerina caerulea*	H	1931	Guatemala	Petén
WFVZ	26967	*Passerina caerulea*	H	1964	México	Oaxaca
KU	91902	*Passerina caerulea*	H	2001	EE.UU.	Missouri
KU	98205	*Passerina caerulea*	H	2006	EE.UU.	Kansas
TCWC	16231	*Passerina caerulea*	H	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	16490	*Passerina caerulea*	H	2011	EE.UU.	Texas
UCLA	36561	*Passerina caerulea*	H	1966	Nicaragua	CEC
UMMZ	95510	*Passerina caerulea*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95511	*Passerina caerulea*	H	1936	México	Yucatán
KU	31542	*Passerina caerulea*	H	1954	México	Durango
KU	35300	*Passerina caerulea*	H	1955	México	Chiapas
MSB	28960	*Passerina caerulea*	H	2009	EE.UU.	New Mexico
MVZ	52974	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52975	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52976	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52980	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52981	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
TCWC	12985	*Passerina caerulea*	H	1991	EE.UU.	Texas
TCWC	13836	*Passerina caerulea*	H	2000	EE.UU.	Texas
TCWC	9911	*Passerina caerulea*	H	1972	EE.UU.	Texas
WFVZ	26960	*Passerina caerulea*	H	1974	Costa Rica	Guanacaste
KU	118455	*Passerina caerulea*	H	1971	EE.UU.	Missouri
KU	36595	*Passerina caerulea*	H	1954	México	Michoacan
MSB	40360	*Passerina caerulea*	H	2012	EE.UU.	New Mexico
MVZ	52968	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52972	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52973	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
MVZ	52983	*Passerina caerulea*	H	1928	México	
TCWC	3761	*Passerina caerulea*	H	1942	México	
TCWC	3762	*Passerina caerulea*	H	1942	México	
TCWC	9613	*Passerina caerulea*	H	1974	EE.UU.	Texas
KU	76563	*Passerina caerulea*	H		EE.UU.	Kansas
KU	105914	*Passerina caerulea*	H	1969	EE.UU.	Arizona
MSB	26160	*Passerina caerulea*	H	2007	EE.UU.	New Mexico
CAS	88633	*Passerina caerulea*	H	1965	EE.UU.	California
UMMZ	151512	*Passerina caerulea*	H	1956	México	Michoacán
UMMZ	70278	*Passerina caerulea*	H	1931	Guatemala	Petén
CAS	72285	*Passerina caerulea*	H	1964	México	Oaxaca
TCWC	16231	*Passerina caerulea*	H	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	16490	*Passerina caerulea*	H	2011	EE.UU.	Texas
UCLA	36561	*Passerina caerulea*	H	1966	Nicaragua	CEC
UMMZ	95510	*Passerina caerulea*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95511	*Passerina caerulea*	H	1936	México	Yucatán

MSB	24352	*Passerina caerulea*	H	2004	EE.UU.	Texas
MSB	24359	*Passerina caerulea*	H	2004	EE.UU.	Texas
TCWC	6027	*Passerina ciris*	M	1955	EE.UU.	Texas
TCWC	6028	*Passerina ciris*	M	1956	EE.UU.	Texas
TCWC	10467	*Passerina ciris*	M	1978	EE.UU.	Texas
TCWC	11092	*Passerina ciris*	M	1982	EE.UU.	Texas
TCWC	11698	*Passerina ciris*	M	1985	EE.UU.	Texas
TCWC	13312	*Passerina ciris*	M	1995	EE.UU.	Texas
TCWC	13893	*Passerina ciris*	M	2001	EE.UU.	Texas
TCWC	14359	*Passerina ciris*	M	2004	EE.UU.	Texas
TCWC	14367	*Passerina ciris*	M	2006	EE.UU.	Texas
TCWC	14727	*Passerina ciris*	M		EE.UU.	Texas
TCWC	14728	*Passerina ciris*	M	2002	EE.UU.	Texas
TCWC	14907	*Passerina ciris*	M	2009	EE.UU.	Texas
TCWC	14908	*Passerina ciris*	M	2007	EE.UU.	Texas
TCWC	15848	*Passerina ciris*	M	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	16302	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16327	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16350	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16601	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16630	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16688	*Passerina ciris*	M	2006	EE.UU.	Texas
MSB	24268	*Passerina ciris*	M	2004	EE.UU.	Texas
MSB	24577	*Passerina ciris*	M	2004	EE.UU.	Texas
MSB	24583	*Passerina ciris*	M	2004	EE.UU.	Texas
MSB	29016	*Passerina ciris*	M	2008	EE.UU.	New Mexico
MSB	30825	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	New Mexico
KU	32587	*Passerina ciris*	M	1955	EE.UU.	Kansas
KU	33695	*Passerina ciris*	M	1957	EE.UU.	Kansas
KU	33696	*Passerina ciris*	M	1956	EE.UU.	Kansas
KU	45614	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Kansas
KU	61562	*Passerina ciris*	M	1968	EE.UU.	Kansas
KU	98203	*Passerina ciris*	M	2006	EE.UU.	Kansas
KU	98204	*Passerina ciris*	M	2006	EE.UU.	Kansas
KU	101182	*Passerina ciris*	M	1967	EE.UU.	Kansas
KU	108885	*Passerina ciris*	M	1994	EE.UU.	Kansas
UMMZ	114305	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114306	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114307	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114308	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114309	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114310	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114311	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114312	*Passerina ciris*	M	1946	EE.UU.	Texas
KU	118835	*Passerina ciris*	M	1969	EE.UU.	Texas
MVZ	123353	*Passerina ciris*	M	1951	EE.UU.	Texas

MVZ	124547	*Passerina ciris*	M	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	124548	*Passerina ciris*	M	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	153556	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153557	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153558	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153559	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153560	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153561	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153562	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153564	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153567	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	153568	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	154015	*Passerina ciris*	M	1964	EE.UU.	Texas
UMMZ	158258	*Passerina ciris*	M	1962	EE.UU.	Texas
UMMZ	171774	*Passerina ciris*	M	1947	EE.UU.	Texas
UMMZ	171775	*Passerina ciris*	M	1947	EE.UU.	Texas
MVZ	178369	*Passerina ciris*	M	1982	EE.UU.	Oklahoma
UMMZ	224574	*Passerina ciris*	M	1947	EE.UU.	Texas
MCZ	338835	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
MCZ	338838	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
MCZ	338839	*Passerina ciris*	M	2011	EE.UU.	Texas
MVZ	136301	*Passerina ciris*	H	1957	México	Colima
MVZ	136302	*Passerina ciris*	H	1957	México	Colima
UAM	21607	*Passerina ciris*	H	2003	México	Veracruz
UAM	31051	*Passerina ciris*	H	1999	México	Jalisco
MVZ	153569	*Passerina ciris*	H	1964	México	Sonora
MVZ	154016	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
UAM	11029	*Passerina ciris*	H	1999	México	Jalisco
KU	109716	*Passerina ciris*	H	2004	El Salvador	La Paz
KU	109722	*Passerina ciris*	H	2004	El Salvador	La Paz
KU	93800	*Passerina ciris*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	94076	*Passerina ciris*	H	2002	El Salvador	Sonsonate
MVZ	153565	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	154014	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	154019	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	164379	*Passerina ciris*	H	1975	EE.UU.	Texas
TCWC	14834	*Passerina ciris*	H	2009	EE.UU.	Texas
UMMZ	114313	*Passerina ciris*	H	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114314	*Passerina ciris*	H	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	114315	*Passerina ciris*	H	1946	EE.UU.	Texas
UMMZ	155225	*Passerina ciris*	H	1960	Bahamas	
UMMZ	85370	*Passerina ciris*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95520	*Passerina ciris*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95521	*Passerina ciris*	H	1936	México	Yucatán
UMMZ	95522	*Passerina ciris*	H	1936	México	Yucatán
WFVZ	7781	*Passerina ciris*	H	1959	México	Colima

WFVZ	9652	*Passerina ciris*	H	1959	México	Colima
KU	109728	*Passerina ciris*	H	2004	El Salvador	La Paz
KU	111938	*Passerina ciris*	H	1993	México	Oaxaca
KU	93641	*Passerina ciris*	H	2002	El Salvador	Sonsonate
MVZ	153563	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	154017	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	154018	*Passerina ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
TCWC	16538	*Passerina ciris*	H	2011	EE.UU.	Texas
UMMZ	114904	*Passerina ciris*	H	1947	EE.UU.	Texas
UMMZ	133514	*Passerina ciris*	H	1950	Costa Rica	Guanacaste
WFVZ	26995	*Passerina ciris*	H	1958	México	Sinaloa
WFVZ	7780	*Passerina ciris*	H	1958	México	Sinaloa
TCWC	10903	*Passerina ciris*	H	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	11359	*Passerina ciris*	H	1984	EE.UU.	Texas
TCWC	11529	*Passerina ciris*	H	1986	EE.UU.	Texas
TCWC	13175	*Passerina ciris*	H	1995	EE.UU.	Texas
TCWC	13835	*Passerina ciris*	H	2002	EE.UU.	Texas
TCWC	14417	*Passerina ciris*	H	2002	EE.UU.	Texas
TCWC	9219	*Passerina ciris*	H	1973	México	Coahuila
KU	106582	*Passerina ciris*	H	1969	México	Chiapas
TCWC	11091	*Passerina ciris*	H	1982	EE.UU.	Texas
TCWC	11168	*Passerina ciris*	H	1982	EE.UU.	Texas
TCWC	11238	*Passerina ciris*	H	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	11530	*Passerina ciris*	H	1986	EE.UU.	Texas
TCWC	11676	*Passerina ciris*	H	1971	EE.UU.	Texas
TCWC	11678	*Passerina ciris*	H	1973	EE.UU.	Texas
TCWC	14430	*Passerina ciris*	H	2005	EE.UU.	Texas
TCWC	14577	*Passerina ciris*	H	2006	EE.UU.	Texas
TCWC	14578	*Passerina ciris*	H	2006	EE.UU.	Texas
TCWC	15344	*Passerina ciris*	H	2009	EE.UU.	Texas
TCWC	16303	*Passerina ciris*	H	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16477	*Passerina ciris*	H	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	7374	*Passerina ciris*	H	1967	Nicaragua	Matagalpa
TCWC	16592	*Passerina ciris*	H	2011	EE.UU.	Texas
MSB	24375	*Passerina ciris*	H	2004	EE.UU.	Texas
MSB	24582	*Passerina ciris*	H	2004	EE.UU.	Texas
MCZ	338836	*Passerina ciris*	H	2011	EE.UU.	Texas
MSB	24581	*Passerina ciris*	H	2004	EE.UU.	Texas
CUMV	37157	*Passerina cyanea*	M	1990	EE.UU.	New York
KU	100231	*Passerina cyanea*	M	1957	EE.UU.	Kansas
KU	102530	*Passerina cyanea*	M	1973	EE.UU.	Kansas
KU	102531	*Passerina cyanea*	M	1973	EE.UU.	Kansas
KU	105941	*Passerina cyanea*	M	1968	EE.UU.	Virginia
KU	105946	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	105947	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	33444	*Passerina cyanea*	M	1956	EE.UU.	Kansas

KU	45613	*Passerina cyanea*	M	1964	EE.UU.	Kansas
KU	46816	*Passerina cyanea*	M	1964	EE.UU.	Kansas
KU	49273	*Passerina cyanea*	M	1965	EE.UU.	Kansas
KU	54645	*Passerina cyanea*	M	1966	EE.UU.	Kansas
KU	57501	*Passerina cyanea*	M	1967	EE.UU.	Kansas
KU	57867	*Passerina cyanea*	M	1967	EE.UU.	Kansas
KU	87871	*Passerina cyanea*	M	1995	EE.UU.	Kansas
KU	88601	*Passerina cyanea*	M	1997	EE.UU.	Kansas
LACM	91661	*Passerina cyanea*	M	1977	EE.UU.	Florida
MSB	39985	*Passerina cyanea*	M	2012	EE.UU.	New Mexico
MVZ	121488	*Passerina cyanea*	M	1950	México	Chiapas
MVZ	121489	*Passerina cyanea*	M	1950	México	Chiapas
MVZ	124545	*Passerina cyanea*	M	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	141719	*Passerina cyanea*	M	1959	EE.UU.	California
MVZ	164557	*Passerina cyanea*	M	1976	EE.UU.	Florida
UAM	18559	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UAM	19076	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UAM	20730	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UMMZ	101602	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	101605	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	101606	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	104953	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110591	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110592	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110594	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110595	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	114669	*Passerina cyanea*	M	1947	EE.UU.	Michigan
UMMZ	115986	*Passerina cyanea*	M	1948	EE.UU.	Michigan
UMMZ	154632	*Passerina cyanea*	M	1959	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207620	*Passerina cyanea*	M	1984	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207943	*Passerina cyanea*	M	1981	EE.UU.	Michigan
UMMZ	224049	*Passerina cyanea*	M	1985	EE.UU.	Michigan
UMMZ	225164	*Passerina cyanea*	M	1987	EE.UU.	Michigan
UMMZ	228196	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Michigan
UMMZ	228271	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Ohio
UMMZ	235112	*Passerina cyanea*	M	1992	EE.UU.	Michigan
UMMZ	237240	*Passerina cyanea*	M	1993	EE.UU.	Michigan
UMMZ	238904	*Passerina cyanea*	M	2004	EE.UU.	Michigan
UMMZ	242422	*Passerina cyanea*	M	2009	EE.UU.	Michigan
UMMZ	97212	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97213	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97214	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97215	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97412	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
WFVZ	33447	*Passerina cyanea*	M	1983	EE.UU.	Indiana
WFVZ	6500	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Missouri

CUMV	54397	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	New York
KU	105940	*Passerina cyanea*	M	1968	EE.UU.	Ohio
KU	105942	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	105943	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	105944	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	105945	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Virginia
KU	31856	*Passerina cyanea*	M	1954	EE.UU.	Kansas
KU	33445	*Passerina cyanea*	M	1956	EE.UU.	Kansas
KU	33693	*Passerina cyanea*	M	1957	EE.UU.	Kansas
KU	33694	*Passerina cyanea*	M	1957	EE.UU.	Kansas
KU	34137	*Passerina cyanea*	M	1957	EE.UU.	Nebraska
KU	45612	*Passerina cyanea*	M	1964	EE.UU.	Kansas
KU	87237	*Passerina cyanea*	M	1994	EE.UU.	Kansas
MVZ	163037	*Passerina cyanea*	M	1971	EE.UU.	Nevada
MVZ	163038	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Nevada
MVZ	178370	*Passerina cyanea*	M	1982	EE.UU.	Oklahoma
MVZ	80308	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Nevada
UAM	18877	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UAM	20766	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UAM	21277	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UAM	21591	*Passerina cyanea*	M	2003	México	Veracruz
UMMZ	101601	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	101604	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110593	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	114687	*Passerina cyanea*	M	1947	EE.UU.	Michigan
UMMZ	119607	*Passerina cyanea*	M	1949	Bahamas	
UMMZ	134797	*Passerina cyanea*	M	1953	EE.UU.	Michigan
UMMZ	156601	*Passerina cyanea*	M	1961	EE.UU.	Michigan
UMMZ	159370	*Passerina cyanea*	M	1963	EE.UU.	Michigan
UMMZ	171904	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	232238	*Passerina cyanea*	M	1991	EE.UU.	Michigan
UMMZ	239385	*Passerina cyanea*	M	2004	EE.UU.	Michigan
UMMZ	240534	*Passerina cyanea*	M	1967	EE.UU.	Michigan
UMMZ	242607	*Passerina cyanea*	M	2006	EE.UU.	Michigan
UMMZ	242615	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Michigan
UMMZ	243060	*Passerina cyanea*	M	2012	EE.UU.	Michigan
UMMZ	83500	*Passerina cyanea*	M	1936	EE.UU.	Michigan
UMMZ	84968	*Passerina cyanea*	M	1935	EE.UU.	Michigan
UMMZ	96914	*Passerina cyanea*	M	1937	EE.UU.	Michigan
UMMZ	97406	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97407	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	97409	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	98539	*Passerina cyanea*	M	1938	EE.UU.	Michigan
WFVZ	26992	*Passerina cyanea*	M	1982	EE.UU.	Texas
WFVZ	26993	*Passerina cyanea*	M	1982	EE.UU.	Texas
WFVZ	33448	*Passerina cyanea*	M	1983	EE.UU.	Indiana

WFVZ	47604	*Passerina cyanea*	M	1989	EE.UU.	North Carolina
KU	92886	*Passerina cyanea*	M	2003	EE.UU.	Kansas
UMMZ	241606	*Passerina cyanea*	M		EE.UU.	Michigan
LACM	113937	*Passerina cyanea*	M	2004	EE.UU.	Florida
WFVZ	47838	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Texas
WFVZ	47839	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Texas
CAS	71713	*Passerina cyanea*	M	1983	EE.UU.	Indiana
CAS	72287	*Passerina cyanea*	M	1965	México	Oaxaca
CAS	92126	*Passerina cyanea*	M	1997	EE.UU.	Indiana
CUMV	52860	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	New York
KU	93687	*Passerina cyanea*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	93725	*Passerina cyanea*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	93804	*Passerina cyanea*	M	2002	El Salvador	Ahuachapan
LACM	41596	*Passerina cyanea*	M	1958	Guatemala	Zacapa
MVZ	55695	*Passerina cyanea*	M	1929	México	Baja California Sur
UMMZ	104734	*Passerina cyanea*	M	1939	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110597	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110598	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110599	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110600	*Passerina cyanea*	M	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	115088	*Passerina cyanea*	M	1947	EE.UU.	Michigan
UMMZ	116494	*Passerina cyanea*	M	1949	EE.UU.	Michigan
UMMZ	158386	*Passerina cyanea*	M	1963	EE.UU.	Michigan
UMMZ	171905	*Passerina cyanea*	M	1939	EE.UU.	Michigan
UMMZ	204129	*Passerina cyanea*	M	1979	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207289	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207297	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207303	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207306	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207310	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207314	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207318	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207319	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207320	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207321	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207322	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207323	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207324	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207328	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207333	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207336	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207337	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207338	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207341	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207342	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207343	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz

UMMZ	207344	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	212286	*Passerina cyanea*	M	1948	EE.UU.	Kentucky
UMMZ	241656	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Michigan
UMMZ	71123	*Passerina cyanea*	M	1933	EE.UU.	Michigan
UMMZ	71205	*Passerina cyanea*	M	1933	EE.UU.	Michigan
UMMZ	71206	*Passerina cyanea*	M	1933	EE.UU.	Michigan
UMMZ	74952	*Passerina cyanea*	M	1934	EE.UU.	Michigan
UMMZ	82961	*Passerina cyanea*	M	1936	EE.UU.	Michigan
UMMZ	90369	*Passerina cyanea*	M	1936	EE.UU.	Michigan
UMMZ	95516	*Passerina cyanea*	M	1936	México	Yucatán
UMMZ	95517	*Passerina cyanea*	M	1936	México	Yucatán
CAS	71712	*Passerina cyanea*	M	1983	EE.UU.	Indiana
CAS	83982	*Passerina cyanea*	M	1985	EE.UU.	Indiana
CAS	84209	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Indiana
CAS	84834	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Pennsylvania
CAS	85636	*Passerina cyanea*	M	1994	EE.UU.	Indiana
CAS	92123	*Passerina cyanea*	M	1996	EE.UU.	Indiana
CAS	92127	*Passerina cyanea*	M	1997	EE.UU.	Indiana
CAS	95925	*Passerina cyanea*	M	2002	EE.UU.	Indiana
KU	111772	*Passerina cyanea*	M	2002	México	Morelos
KU	112255	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	Missouri
KU	112932	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	Missouri
KU	113439	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	Missouri
KU	117535	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Missouri
KU	120395	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Kansas
KU	93830	*Passerina cyanea*	M	2002	El Salvador	Sonsonate
KU	97083	*Passerina cyanea*	M	2005	EE.UU.	Missouri
MSB	40438	*Passerina cyanea*	M	2012	EE.UU.	New Mexico
TCWC	16154	*Passerina cyanea*	M	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	16475	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Texas
UMMZ	133513	*Passerina cyanea*	M	1950	Costa Rica	Guanacaste
UMMZ	136593	*Passerina cyanea*	M	1954	EE.UU.	Michigan
UMMZ	159322	*Passerina cyanea*	M	1963	EE.UU.	New Mexico
UMMZ	159323	*Passerina cyanea*	M	1963	EE.UU.	New Mexico
UMMZ	205154	*Passerina cyanea*	M	1981	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207305	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207307	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207308	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207309	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207311	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207312	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207313	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207316	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207317	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207325	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207327	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz

UMMZ	207330	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207331	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207332	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207335	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207339	*Passerina cyanea*	M	1975	México	Veracruz
UMMZ	207350	*Passerina cyanea*	M	1974	México	Veracruz
UMMZ	212287	*Passerina cyanea*	M	1949	EE.UU.	Kentucky
UMMZ	215516	*Passerina cyanea*	M	1969	EE.UU.	Michigan
UMMZ	70293	*Passerina cyanea*	M	1931	Guatemala	Petén
UMMZ	71075	*Passerina cyanea*	M	1933	EE.UU.	Indiana
UMMZ	74955	*Passerina cyanea*	M	1934	EE.UU.	Michigan
UMMZ	74956	*Passerina cyanea*	M	1934	EE.UU.	Michigan
WFVZ	26974	*Passerina cyanea*	M	1965	México	Oaxaca
CAS	85324	*Passerina cyanea*	M	1991	EE.UU.	Indiana
CAS	84208	*Passerina cyanea*	M	1987	EE.UU.	Indiana
CAS	96044	*Passerina cyanea*	M	1988	EE.UU.	Indiana
CAS	95644	*Passerina cyanea*	M	1995	EE.UU.	Indiana
CAS	95928	*Passerina cyanea*	M	2003	EE.UU.	Indiana
CRCM	3	*Passerina cyanea*	M	1952	EE.UU.	Iowa
CRCM	3	*Passerina cyanea*	M	1952	EE.UU.	Iowa
CUMV	50464	*Passerina cyanea*	M	2002	EE.UU.	New York
CUMV	52024	*Passerina cyanea*	M	2005	EE.UU.	New York
CUMV	53159	*Passerina cyanea*	M	2009	EE.UU.	Maryland
CUMV	53222	*Passerina cyanea*	M	2009	EE.UU.	New York
KU	46441	*Passerina cyanea*	M	1964	EE.UU.	Kansas
MSB	29896	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Florida
MSB	39843	*Passerina cyanea*	M	2012	EE.UU.	New Mexico
MVZ	149867	*Passerina cyanea*	M	1963	EE.UU.	California
TCWC	10338	*Passerina cyanea*	M	1977	EE.UU.	Texas
TCWC	11142	*Passerina cyanea*	M	1980	EE.UU.	Texas
TCWC	11680	*Passerina cyanea*	M	1977	EE.UU.	Texas
TCWC	11789	*Passerina cyanea*	M	1986	EE.UU.	Texas
TCWC	13356	*Passerina cyanea*	M	1995	EE.UU.	Texas
TCWC	13678	*Passerina cyanea*	M	2000	EE.UU.	Texas
TCWC	14945	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	Texas
TCWC	15884	*Passerina cyanea*	M	2010	EE.UU.	Texas
TCWC	16328	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Texas
TCWC	16512	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Texas
UMMZ	70531	*Passerina cyanea*	M	1931	Belice	Cayo
UMMZ	70532	*Passerina cyanea*	M	1931	Belice	Cayo
WFVZ	55170	*Passerina cyanea*	M	2006	Guatemala	
CAS	95661	*Passerina cyanea*	M	1995	EE.UU.	Indiana
CAS	96048	*Passerina cyanea*	M	1996	EE.UU.	Indiana
CRCM	3	*Passerina cyanea*	M	1952	EE.UU.	Iowa
CRCM	3	*Passerina cyanea*	M	1984	EE.UU.	Michigan
CUMV	39909	*Passerina cyanea*	M	1976	EE.UU.	New York

CUMV	44518	*Passerina cyanea*	M	2012	EE.UU.	New York
CUMV	51108	*Passerina cyanea*	M	2002	EE.UU.	New York
CUMV	53371	*Passerina cyanea*	M	2009	EE.UU.	New York
KU	105938	*Passerina cyanea*	M	1968	México	Oaxaca
KU	105951	*Passerina cyanea*	M	1970	México	Veracruz
KU	111933	*Passerina cyanea*	M	1991	México	Guerrero
KU	112249	*Passerina cyanea*	M	2008	EE.UU.	Kansas
KU	78799	*Passerina cyanea*	M	1982	EE.UU.	Iowa
MSB	26789	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Louisiana
MSB	30568	*Passerina cyanea*	M	2007	EE.UU.	Louisiana
TCWC	10369	*Passerina cyanea*	M	1977	EE.UU.	Texas
TCWC	11093	*Passerina cyanea*	M	1982	EE.UU.	Texas
TCWC	12961	*Passerina cyanea*	M	1987	EE.UU.	Texas
TCWC	13400	*Passerina cyanea*	M	1997	EE.UU.	Texas
TCWC	13452	*Passerina cyanea*	M	1998	EE.UU.	Texas
TCWC	14369	*Passerina cyanea*	M	2005	EE.UU.	Texas
TCWC	6737	*Passerina cyanea*	M	1962	Nicaragua	Zelaya
TCWC	6738	*Passerina cyanea*	M	1962	Nicaragua	Zelaya
TCWC	9912	*Passerina cyanea*	M	1974	EE.UU.	Texas
UAM	22237	*Passerina cyanea*	M	2005	EE.UU.	Missouri
UAM	9965	*Passerina cyanea*	M	1985	EE.UU.	Wisconsin
UMMZ	242699	*Passerina cyanea*	M	2011	EE.UU.	Michigan
WFVZ	32071	*Passerina cyanea*	M	1983	EE.UU.	Connecticut
CUMV	49495	*Passerina cyanea*	M	2000	EE.UU.	New York
CUMV	54960	*Passerina cyanea*	M	1860		
MCZ	337824	*Passerina cyanea*	M	2010	EE.UU.	Massachusetts
MCZ	348997	*Passerina cyanea*	M	1967	EE.UU.	Massachusetts
TCWC	15329	*Passerina cyanea*	M		EE.UU.	Texas
WFVZ	26968	*Passerina cyanea*	M	1980	EE.UU.	New York
KU	43421	*Passerina cyanea*	H	1963	EE.UU.	Kansas
KU	54644	*Passerina cyanea*	H	1966	EE.UU.	Kansas
UMMZ	101603	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	105703	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	110596	*Passerina cyanea*	H	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	216599	*Passerina cyanea*	H	1970	EE.UU.	Michigan
UMMZ	228197	*Passerina cyanea*	H	1988	EE.UU.	Michigan
UMMZ	228198	*Passerina cyanea*	H	1989	EE.UU.	Michigan
UMMZ	74551	*Passerina cyanea*	H	1934	EE.UU.	Michigan
UMMZ	93990	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Michigan
UMMZ	96917	*Passerina cyanea*	H	1937	EE.UU.	Michigan
UMMZ	97410	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Tennessee
UMMZ	98540	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Michigan
KU	31855	*Passerina cyanea*	H	1954	EE.UU.	Kansas
KU	92884	*Passerina cyanea*	H	2003	EE.UU.	Kansas
LACM	110802	*Passerina cyanea*	H	1999	EE.UU.	California
UAM	21587	*Passerina cyanea*	H	2003	México	Veracruz

UAM	21602	*Passerina cyanea*	H	2003	México	Veracruz
UMMZ	119608	*Passerina cyanea*	H	1949	Bahamas	
UMMZ	225165	*Passerina cyanea*	H	1986	EE.UU.	Michigan
UMMZ	241382	*Passerina cyanea*	H	2003	EE.UU.	Michigan
UMMZ	74552	*Passerina cyanea*	H	1934	EE.UU.	Michigan
UMMZ	74951	*Passerina cyanea*	H	1934	EE.UU.	Michigan
UMMZ	96916	*Passerina cyanea*	H	1937	EE.UU.	Michigan
UMMZ	97411	*Passerina cyanea*	H	1938	EE.UU.	Tennessee
CAS	87728	*Passerina cyanea*	H	1996	EE.UU.	Indiana
CAS	88630	*Passerina cyanea*	H	1965	EE.UU.	California
CAS	95923	*Passerina cyanea*	H	2002	EE.UU.	Indiana
DMNS	41048	*Passerina cyanea*	H	1982	EE.UU.	Indiana
KU	121685	*Passerina cyanea*	H	2012	EE.UU.	Kansas
KU	82785	*Passerina cyanea*	H	1986	EE.UU.	Kansas
KU	93995	*Passerina cyanea*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
LACM	41595	*Passerina cyanea*	H	1959	Guatemala	Alta Verapaz
MSB	30973	*Passerina cyanea*	H	2011	EE.UU.	New Mexico
UMMZ	201714	*Passerina cyanea*	H	1978	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207293	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207296	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207298	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207301	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207302	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207315	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207334	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207340	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207345	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207346	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	71204	*Passerina cyanea*	H	1933	EE.UU.	Michigan
WFVZ	26975	*Passerina cyanea*	H	1965	México	Oaxaca
CAS	68493	*Passerina cyanea*	H	1969	EE.UU.	California
CAS	85635	*Passerina cyanea*	H	1993	EE.UU.	Indiana
KU	109329	*Passerina cyanea*	H	2004	El Salvador	Santa Ana
KU	82787	*Passerina cyanea*	H	1986	EE.UU.	Kansas
KU	93643	*Passerina cyanea*	H	2002	El Salvador	Sonsonate
KU	93824	*Passerina cyanea*	H	2002	El Salvador	Sonsonate
KU	93963	*Passerina cyanea*	H	2002	El Salvador	Ahuachapan
KU	94072	*Passerina cyanea*	H	2002	El Salvador	Sonsonate
TCWC	16476	*Passerina cyanea*	H	2011	EE.UU.	Texas
UMMZ	106549	*Passerina cyanea*	H	1940	EE.UU.	Michigan
UMMZ	204131	*Passerina cyanea*	H	1980	EE.UU.	Michigan
UMMZ	205144	*Passerina cyanea*	H	1979	EE.UU.	Michigan
UMMZ	207300	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207304	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207326	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	207347	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz

UMMZ	207348	*Passerina cyanea*	H	1975	México	Veracruz
UMMZ	243395	*Passerina cyanea*	H	2008	EE.UU.	Michigan
UMMZ	95515	*Passerina cyanea*	H	1936	México	Yucatán
KU	80478	*Passerina cyanea*	H	1983	EE.UU.	Iowa
KU	96364	*Passerina cyanea*	H	2005	EE.UU.	Kansas
MSB	26788	*Passerina cyanea*	H	2007	EE.UU.	Louisiana
TCWC	13646	*Passerina cyanea*	H	2000	EE.UU.	Texas
UAM	21956	*Passerina cyanea*	H	1991	EE.UU.	Vermont
WFVZ	26976	*Passerina cyanea*	H	1970	Costa Rica	Puntarenas
WFVZ	54248	*Passerina cyanea*	H	2002	Guatemala	
CRCM	03-1700	*Passerina cyanea*	H	1952	EE.UU.	Iowa
TCWC	12962	*Passerina cyanea*	H	1987	EE.UU.	Texas
TCWC	6739	*Passerina cyanea*	H	1962	Nicaragua	Zelaya
TCWC	6740	*Passerina cyanea*	H	1962	Nicaragua	Zelaya
TCWC	7635	*Passerina cyanea*	H	1968	EE.UU.	Texas
WFVZ	54247	*Passerina cyanea*	H	2002	Guatemala	
WFVZ	56604	*Passerina cyanea*	H	2009	Guatemala	
MCZ	348998	*Passerina cyanea*	H	1971	EE.UU.	Massachusetts
CUMV	55731	*Passerina leclancherii*	M	2014	México	Oaxaca
MVZ	136303	*Passerina leclancherii*	M	1957	México	Colima
CUMV	55735	*Passerina leclancherii*	M	2014	México	Oaxaca
MVZ	153050	*Passerina leclancherii*	M	1963	México	Oaxaca
MVZ	153570	*Passerina leclancherii*	M	1964	México	Oaxaca
UMMZ	130861	*Passerina leclancherii*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130864	*Passerina leclancherii*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130862	*Passerina leclancherii*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130865	*Passerina leclancherii*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	130867	*Passerina leclancherii*	M	1950	México	Michoacán
UMMZ	151518	*Passerina leclancherii*	M	1956	México	Oaxaca
KU	101685	*Passerina leclancherii*	M	1970	México	Chiapas
KU	101634	*Passerina leclancherii*	M	1969	México	Oaxaca
KU	111939	*Passerina leclancherii*	M	2002	México	Oaxaca
MVZ	136304	*Passerina leclancherii*	H	1957	México	Colima
MVZ	153571	*Passerina leclancherii*	H	1964	México	Oaxaca
KU	115929	*Passerina leclancherii*	H	2001	México	Michoacan
KU	115946	*Passerina leclancherii*	H	2001	México	Michoacan
UMMZ	130868	*Passerina leclancherii*	H	1950	México	Guerrero
WFVZ	28005	*Passerina leclancherii*	H	1970	México	Oaxaca
UMMZ	130863	*Passerina leclancherii*	H	1950	México	Michoacán
WFVZ	28006	*Passerina leclancherii*	H	1970	México	Oaxaca
KU	32933	*Passerina leclancherii*	H	1955	México	Oaxaca
KU	101633	*Passerina leclancherii*	H	1969	México	Oaxaca
TCWC	5711	*Passerina leclancherii*	H	1953	México	Guerrero
MVZ	150089	*Passerina rositae*	M	1963	México	Oaxaca
UMMZ	154656	*Passerina rositae*	M	1959	México	Oaxaca
CRCM	60-303	*Passerina rositae*	M	1960	México	Oaxaca

MVZ	150090	*Passerina rositae*	H	1963	México	Oaxaca
UMMZ	154657	*Passerina rositae*	H	1959	México	Oaxaca
KU	115930	*Passerina rositae*	H	2002	México	Oaxaca
CRCM	60-304	*Passerina rositae*	H	1960	México	Oaxaca
KU	102257	*Passerina rositae*	H	1972	México	Oaxaca
KU	105960	*Passerina rositae*	H	1969	México	Chiapas
TCWC	3767	*Passerina versicolor*	M	1942	México	Nuevo León
TCWC	3768	*Passerina versicolor*	M	1942	México	Veracruz
TCWC	5016	*Passerina versicolor*	M	1950	México	Morelos
TCWC	6029	*Passerina versicolor*	M	1955	EE.UU.	Texas
TCWC	6030	*Passerina versicolor*	M	1955	EE.UU.	Texas
TCWC	6031	*Passerina versicolor*	M	1956	EE.UU.	Texas
MSB	24171	*Passerina versicolor*	M	8888	EE.UU.	Arizona
UCLA	37796	*Passerina versicolor*	M	1961	México	Sinaloa
WFVZ	54441	*Passerina versicolor*	M	2003	Guatemala	
WFVZ	54585	*Passerina versicolor*	M	2004	Guatemala	
MVZ	55696	*Passerina versicolor*	M	1928	México	Baja California Sur
MVZ	55702	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55703	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55705	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55707	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55708	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55709	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55711	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55713	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55714	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55716	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55717	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55718	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55719	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	59861	*Passerina versicolor*	M	1931	México	Baja California Sur
MVZ	105184	*Passerina versicolor*	M	1929	México	Baja California Sur
MVZ	129976	*Passerina versicolor*	M	1953	México	
MVZ	135797	*Passerina versicolor*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135798	*Passerina versicolor*	M	1957	México	Chihuahua
UMMZ	151516	*Passerina versicolor*	M	1956	México	Chiapas
UMMZ	151517	*Passerina versicolor*	M	1956	México	Sinaloa
MVZ	153553	*Passerina versicolor*	M	1964	México	Sonora
MVZ	153555	*Passerina versicolor*	M	1964	México	Oaxaca
UMMZ	210305	*Passerina versicolor*	M	1966	México	Sinaloa
UMMZ	210333	*Passerina versicolor*	M	1966	México	Sinaloa
CRCM	62-50	*Passerina versicolor*	M	1962	México	Sinaloa
MVZ	135796	*Passerina versicolor*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	55700	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55701	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	136300	*Passerina versicolor*	H	1957	México	Colima

MVZ	153554	*Passerina versicolor*	H	1964	México	Oaxaca
MVZ	55697	*Passerina versicolor*	H	1928	México	Baja California Sur
MVZ	55699	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55704	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55710	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	55715	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
MVZ	59860	*Passerina versicolor*	H	1931	México	Baja California Sur
LACM	41594	*Passerina versicolor*	H	1958	Guatemala	Zacapa
MVZ	105185	*Passerina versicolor*	H	1928	México	Baja California Sur
MVZ	55712	*Passerina versicolor*	H	1929	México	Baja California Sur
KU	35743	*Passerina versicolor*	H	1958	México	Sonora
KU	38498	*Passerina versicolor*	H	1960	México	Chihuahua
KU	38500	*Passerina versicolor*	H	1960	México	Chihuahua
KU	41768	*Passerina versicolor*	H	1963	México	Sinaloa
WFVZ	55487	*Passerina versicolor*	H	2008	Guatemala	
KU	101843	*Passerina versicolor*	H	1970	México	Sinaloa
KU	35744	*Passerina versicolor*	H	1958	México	Sonora
TCWC	6741	*Passerina versicolor*	H	1962	México	San Luis Potosí

Apéndice III. Pieles de estudio medidas

Pieles de estudio sobre las que se tomaron las mediciones de pico y coloración. Los especímenes se encuentran depositados en: **AMNH**, American Museum of Natural History (New York, NY, EE.UU.); **CAL**, California Academy of Sciencies (San Francisco, CA, EE.UU.); **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina) y **MVZ**, Museum of Vertebrate Zoology University of California Berkeley (Berkeley, CA, EE.UU.).

Se indican con * los individuos de *Cyanocompsa brissonii* de Corrientes con muestra de tejido asociados, considerados para el capítulo 6.

Colección	# Ejemplar	Especie/subespecie	Sexo	Año	Origen	
AMNH	102650	*Amaurospiza concolor concolor*	M	1907	Nicaragua	
AMNH	102649	*Amaurospiza concolor concolor*	M	1907	Nicaragua	
AMNH	515475	*Amaurospiza concolor concolor*	M		Panamá	
AMNH	801537	*Amaurospiza concolor concolor*	M	1967	Panamá	
AMNH	792653	*Amaurospiza concolor concolor*	M	1966	Panamá	
AMNH	801538	*Amaurospiza concolor concolor*	H	1967	Panamá	Chiriqui
AMNH	515478	*Amaurospiza concolor concolor*	H		Panamá	Chiriqui
AMNH	392909	*Amaurospiza concolor concolor*	H	1922	Costa Rica	Guanacaste
AMNH	801539	*Amaurospiza concolor concolor*	H	1967	Panamá	Chiriqui
AMNH	103812	*Amaurospiza concolor concolor*	H	1909	Nicaragua	Peña Blanca
MVZ	117884	*Amaurospiza concolor relicta*	M	1940	México	Guerrero
MVZ	121493	*Amaurospiza concolor relicta*	M	1950	México	Guerrero
MVZ	153575	*Amaurospiza concolor relicta*	M	1964	México	Morelos
MVZ	153574	*Amaurospiza concolor relicta*	M	1964	México	Morelos
AMNH	778551	*Amaurospiza concolor relicta*	M	1961	México	Morelos
MVZ	117883	*Amaurospiza concolor relicta*	H	1940	México	Guerrero
MVZ	117882	*Amaurospiza concolor relicta*	H	1940	México	Guerrero
AMNH	778554	*Amaurospiza concolor relicta*	H	1961	México	Morelos
MACN	62009	*Amaurospiza moesta*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	31319	*Amaurospiza moesta*	M	1948	Argentina	Misiones
MACN	48248	*Amaurospiza moesta*	M	1962	Argentina	Corrientes
MACN	32178	*Amaurospiza moesta*	M	1949	Argentina	Misiones
MACN	45387	*Amaurospiza moesta*	M	1961	Argentina	Misiones
MACN	18521	*Amaurospiza moesta*	M	1925	Argentina	Misiones
MACN	33197	*Amaurospiza moesta*	H	1951	Argentina	Misiones
MACN	31320	*Amaurospiza moesta*	H	1948	Argentina	Misiones
MACN	34937	*Amaurospiza moesta*	H	1953	Argentina	Misiones
MACN	39092	*Amaurospiza moesta*	H	1958	Argentina	Misiones
MACN	48249	*Amaurospiza moesta*	H	1962	Argentina	Corrientes

MACN	9647	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	1917	Argentina	Tucumán
MACN	29198	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	1944	Argentina	Catamarca
MACN	69712	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	1994	Argentina	Formosa
MACN	60429	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	1989	Argentina	Chaco
MACN	7167	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	1905	Argentina	La Rioja
MACN	71972	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	2010	Argentina	Jujuy
MACN	69202	*Cyanocompsa brissonii argentina*	M	2005	Argentina	Jujuy
MACN	8428	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	1913	Argentina	Tucumán
MACN	69203	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	2005	Argentina	Jujuy
MACN	8914	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	1914	Argentina	Tucumán
MACN	60327	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	1989	Argentina	Chaco
MACN	60334	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	1989	Argentina	Chaco
MACN	71556	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	2008	Argentina	Chaco
MACN	72008	*Cyanocompsa brissonii argentina*	H	2009	Argentina	Chaco
AMNH	244774	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	M	1927	Brasil	Bahia
AMNH	244797	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	M	1927	Brasil	Pernambuco
AMNH	244803	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	M	1927	Brasil	Pernambuco
AMNH	244775	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	M	1927	Brasil	Bahia
AMNH	244793	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	M	1926	Brasil	Ceara
AMNH	244777	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	H	1927	Brasil	Bahia
AMNH	244790	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	H	1927	Brasil	Bahia
AMNH	244802	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	H	1927	Brasil	Pernambuco
AMNH	244800	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	H	1927	Brasil	Pernambuco
AMNH	244801	*Cyanocompsa brissonii brissonii*	H	1927	Brasil	Pernambuco
MVZ	139065	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1958	Colombia	
MVZ	139064	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1958	Colombia	
AMNH	107345	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1910	Colombia	Caldas
AMNH	514151	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1904	Colombia	
AMNH	107346	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1911	Colombia	Caldas
AMNH	514152	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1904	Colombia	
AMNH	514154	*Cyanocompsa brissonii caucae*	M	1904	Colombia	
MVZ	139066	*Cyanocompsa brissonii caucae*	H	1958	Colombia	Valle del Cauca
AMNH	107349	*Cyanocompsa brissonii caucae*	H	1910	Colombia	Caldas
AMNH	798312	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1961	Argentina	Corrientes
AMNH	798305	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1961	Argentina	Corrientes
AMNH	798304	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1961	Argentina	Corrientes
AMNH	798318	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1962	Argentina	Corrientes
AMNH	798317	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1962	Argentina	Corrientes
AMNH	798307	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	M	1961	Argentina	Corrientes
MACN	73275	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2014	Argentina	Corrientes
MACN	73276	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2014	Argentina	Corrientes
MACN	73277	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2014	Argentina	Corrientes
MACN	73444	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2015	Argentina	Corrientes
MACN	73448	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2015	Argentina	Corrientes
MACN	70184	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2006	Argentina	Corrientes
MACN	69910	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2006	Argentina	Corrientes

MACN	69703	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes) *	M	2006	Argentina	Corrientes
AMNH	798315	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	H	1961	Argentina	Corrientes
AMNH	798311	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	H	1961	Argentina	Corrientes
MACN	69359	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	H	2006	Argentina	Corrientes
MACN	69635	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	H	2006	Argentina	Corrientes
MACN	72234	*Cyanocompsa brissonii* (Corrientes)	H	2009	Argentina	Corrientes
AMNH	514144	*Cyanocompsa brissonii minor*	M	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	514145	*Cyanocompsa brissonii minor*	M	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	150704	*Cyanocompsa brissonii minor*	M	1919	Venezuela	Distrito Capital
AMNH	514143	*Cyanocompsa brissonii minor*	M	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	188490	*Cyanocompsa brissonii minor*	M	1925	Venezuela	
AMNH	514148	*Cyanocompsa brissonii minor*	H	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	514146	*Cyanocompsa brissonii minor*	H	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	514147	*Cyanocompsa brissonii minor*	H	1898	Venezuela	Sucre
AMNH	188491	*Cyanocompsa brissonii minor*	H	1925	Venezuela	Sucre
AMNH	514149	*Cyanocompsa brissonii minor*	H	1898	Venezuela	Sucre
MACN	62332	*Cyanocompsa brissonii sterea*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62200	*Cyanocompsa brissonii sterea*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	62209	*Cyanocompsa brissonii sterea*	M	1991	Argentina	Misiones
MACN	45359	*Cyanocompsa brissonii sterea*	M	1961	Argentina	Misiones
MACN	32168	*Cyanocompsa brissonii sterea*	M	1949	Argentina	Misiones
MACN	63894	*Cyanocompsa brissonii sterea*	H	1992	Argentina	Misiones
MACN	63494	*Cyanocompsa brissonii sterea*	H	1993	Argentina	Misiones
MACN	67580	*Cyanocompsa brissonii sterea*	H	1998	Argentina	Misiones
MACN	9638	*Cyanocompsa brissonii sterea*	H	1917	Argentina	Misiones
MACN	53714	*Cyanocompsa brissonii sterea*	H	1959	Argentina	Misiones
AMNH	233550	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	M	1927	Panamá	Chiman
AMNH	155096	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	M	1912	Ecuador	Esmeraldas
AMNH	113360	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	M	1912	Colombia	Chocó
AMNH	135142	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	M	1914	Panamá	Darien
AMNH	135143	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	M	1915	Panamá	Darien
AMNH	135147	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	H	1915	Panamá	Darien
AMNH	135146	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	H	1915	Panamá	Darien
AMNH	233549	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	H	1927	Panamá	Chiman
AMNH	173537	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	H	1922	Ecuador	Chimbo
AMNH	514058	*Cyanocompsa cyanoides cyanoides*	H	1893	Venezuela	Lara
MVZ	165342	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1977	Peru	Amazonas
AMNH	325032	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1938	Venezuela	Bolivar
AMNH	514084	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1905	Brasil	Para
AMNH	514092	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1899	Venezuela	Amazonas
AMNH	148829	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1915	Brasil	Pará
AMNH	514085	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1905	Brasil	Pará
AMNH	41190	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	M	1889	Guayana Francesa	
MVZ	165341	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	H	1977	Peru	Amazonas
MVZ	165340	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	H	1977	Peru	Amazonas
AMNH	514091	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	H	1899	Venezuela	Amazonas

AMNH	514081	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	H	1904	Brasil	Para
AMNH	514080	*Cyanocompsa cyanoides rothschildii*	H	1906	Brasil	Amazonas
MVZ	155359	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	M	1965	México	Veracruz
AMNH	397461	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	M	1925	Guatemala	
AMNH	776214	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	776215	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	814717	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	M	1977	México	Chiapas
MVZ	155360	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	H	1965	México	Veracruz
AMNH	328642	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	H	1933	Honduras	Cortes
AMNH	397466	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	H	1928	Guatemala	
AMNH	397464	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	H	1926	Guatemala	Alta Verapaz
AMNH	397465	*Cyanocompsa cyanoides concreta*	H	1926	Guatemala	Alta Verapaz
MVZ	108885	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	M	1932	Costa Rica	Puntarenas
MVZ	157603	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	M	1967	Costa Rica	Limon
MVZ	131117	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	M	1953	Costa Rica	Guanacaste
AMNH	102645	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	M	1907	Nicaragua	Matagalpa
AMNH	392899	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	M	1922	Costa Rica	Guanacaste
MVZ	108886	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1933	Costa Rica	Alajuela
MVZ	131118	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1954	Costa Rica	Limon
AMNH	102647	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1907	Nicaragua	Matagalpa
AMNH	392906	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1925	Costa Rica	Limon
AMNH	392896	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1922	Costa Rica	Puntarenas
AMNH	392894	*Cyanocompsa cyanoides toddi*	H	1925	Costa Rica	Limon
AMNH	230414	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	M	1922	México	San Luis Potosí
AMNH	406742	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	M	1908	México	Tamaulipas
AMNH	230413	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	M	1922	México	San Luis Potosí
AMNH	768723	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	M	1941	México	Tamaulipas
AMNH	706069	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	M	1938	México	Tamaulipas
AMNH	84476	*Cyanocompsa parellina beneplacita*	H	1888	México	Tamaulipas
MVZ	86610	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1942	El Salvador	San Miguel
MVZ	133756	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1955	México	Chiapas
MVZ	155358	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1965	México	Veracruz
AMNH	707232	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1923	México	Veracruz
AMNH	328639	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1937	Honduras	Francisco Morazán
AMNH	707231	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1923	México	Veracruz
AMNH	328629	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1937	Honduras	Francisco Morazán
AMNH	328631	*Cyanocompsa parellina parellina*	M	1937	Honduras	Francisco Morazán
CAL	72283	*Cyanocompsa parellina indigotica*	M	1965	México	Oaxaca
AMNH	778550	*Cyanocompsa parellina indigotica*	M	1961	México	Guerrero
AMNH	791395	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1968	México	Campeche
AMNH	788653	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1901	México	Veracruz
AMNH	786268	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1965	México	Veracruz
AMNH	786267	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1964	México	Veracruz
AMNH	328640	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1937	Honduras	Olancho
AMNH	423599	*Cyanocompsa parellina parellina*	H	1917	Nicaragua	Matagalpa
AMNH	806721	*Cyanocompsa parellina indigotica*	H	1904	México	Colima

AMNH	91629	*Cyanocompsa parellina indigotica*	H	1903	México	Sinaloa
MACN	62912	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1992	Argentina	Misiones
MACN	67563	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1998	Argentina	Misiones
MACN	71702	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	71712	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	39073	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1958	Argentina	Misiones
MACN	29184	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1942	Argentina	Buenos Aires
MACN	8566	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1904	Paraguay	Sapucay
MACN	48209	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1962	Argentina	Corrientes
MACN	8395	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1909	Argentina	Misiones
MACN	9962	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	M	1919	Argentina	Misiones
MVZ	163297	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1973	Paraguay	Dpto Central
MACN	71681	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	2008	Argentina	Entre Ríos
MACN	412a	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1925	Argentina	Buenos Aires
MACN	8965	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1916	Argentina	Buenos Aires
MACN	55602	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1981	Argentina	Corrientes
MACN	62348	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1991	Argentina	Misiones
MACN	65320	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1995	Argentina	Misiones
MACN	65459	*Cyanoloxia glaucocaerulea*	H	1995	Argentina	Corrientes
MVZ	62192	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	62195	*Passerina amoena*	M	1932	EE.UU.	California
MVZ	98805	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	98802	*Passerina amoena*	M	1947	EE.UU.	Montana
MVZ	133291	*Passerina amoena*	M	1955	EE.UU.	Nevada
MVZ	134407	*Passerina amoena*	M	1956	EE.UU.	Nevada
AMNH	835399	*Passerina amoena*	M	1899	EE.UU.	Colorado
AMNH	47767	*Passerina amoena*	M	1889	Canada	British Columbia
AMNH	365195	*Passerina amoena*	M	1892	EE.UU.	Wyoming
AMNH	365180	*Passerina amoena*	M	1884	EE.UU.	Colorado
MVZ	62196	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU	California
MVZ	62198	*Passerina amoena*	H	1932	EE.UU	California
MVZ	156378	*Passerina amoena*	H	1947	EE.UU	Montana
MVZ	134408	*Passerina amoena*	H	1956	EE.UU	Nevada
MVZ	119818	*Passerina amoena*	H	1948	México	Chihuahua
AMNH	365182	*Passerina amoena*	H	1903	EE.UU	Colorado
AMNH	89070	*Passerina amoena*	H	1896	EE.UU	California
AMNH	761006	*Passerina amoena*	H	1888	México	Alamos
AMNH	365198b	*Passerina amoena*	H	1918	Canada	British Columbia
AMNH	761013	*Passerina amoena*	H	1900	EE.UU.	California
MVZ	164377	*Passerina caerulea caerulea*	M	1969	EE.UU.	Texas
MVZ	105150	*Passerina caerulea caerulea*	M	1934	EE.UU.	Texas
MVZ	107834	*Passerina caerulea caerulea*	M	1921	EE.UU.	Georgia
MVZ	51287	*Passerina caerulea caerulea*	M	1878	EE.UU.	South Carolina
MVZ	124541	*Passerina caerulea caerulea*	H	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	124543	*Passerina caerulea caerulea*	H	1951	EE.UU.	Georgia
MVZ	105148	*Passerina caerulea caerulea*	H	1932	EE.UU.	South Carolina

MVZ	76569	*Passerina caerulea caerulea*	H	1859	EE.UU.	Columbia
MVZ	86612	*Passerina caerulea lazula*	M	1942	El Salvador	San Miguel
MVZ	86615	*Passerina caerulea lazula*	M	1942	El Salvador	Sonsonate
AMNH	392871	*Passerina caerulea lazula*	M	1924	Costa Rica	Guanacaste
AMNH	392875	*Passerina caerulea lazula*	M	1923	Costa Rica	
AMNH	328616	*Passerina caerulea lazula*	M	1932	Honduras	Francisco Morazán
MVZ	155697	*Passerina caerulea lazula*	H	1965	Costa Rica	Guanacaste
MVZ	86614	*Passerina caerulea lazula*	H	1942	El Salvador	Sonsonate
MVZ	86613	*Passerina caerulea lazula*	H	1942	El Salvador	Sonsonate
AMNH	392873	*Passerina caerulea lazula*	H	1924	Costa Rica	Guanacaste
MVZ	135795	*Passerina caerulea interfusa*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135794	*Passerina caerulea interfusa*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135792	*Passerina caerulea interfusa*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	135791	*Passerina caerulea interfusa*	M	1957	México	Chihuahua
MVZ	139781	*Passerina caerulea interfusa*	M	1959	México	Chihuahua
MVZ	135793	*Passerina caerulea interfusa*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	139780	*Passerina caerulea interfusa*	H	1959	México	Chihuahua
MVZ	135790	*Passerina caerulea interfusa*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	135788	*Passerina caerulea interfusa*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	143942	*Passerina caerulea interfusa*	H	1961	México	Chihuahua
MVZ	29363	*Passerina caerulea salicaria*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29360	*Passerina caerulea salicaria*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	29358	*Passerina caerulea salicaria*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	28511	*Passerina caerulea salicaria*	M	1917	EE.UU.	California
MVZ	28509	*Passerina caerulea salicaria*	M	1917	EE.UU.	California
MVZ	29361	*Passerina caerulea salicaria*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	29354	*Passerina caerulea salicaria*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	29359	*Passerina caerulea salicaria*	H	1918	EE.UU.	California
MVZ	28510	*Passerina caerulea salicaria*	H	1917	EE.UU.	California
MVZ	28512	*Passerina caerulea salicaria*	H	1917	EE.UU.	California
MVZ	122326	*Passerina caerulea eurhyncha*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	122324	*Passerina caerulea eurhyncha*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	122322	*Passerina caerulea eurhyncha*	M	1918	EE.UU.	California
MVZ	119125	*Passerina caerulea eurhyncha*	M	1917	EE.UU.	California
MVZ	122325	*Passerina caerulea eurhyncha*	H	1950	México	DF
MVZ	96640	*Passerina caerulea eurhyncha*	H	1952	México	DF
MVZ	126298	*Passerina caerulea eurhyncha*	H	1952	México	Hidalgo
CAL	52932	*Passerina ciris ciris*	M	1890	EE.UU.	Louisiana
CAL	52929	*Passerina ciris ciris*	M	1890	EE.UU.	Louisiana
CAL	52935	*Passerina ciris ciris*	M	1906	EE.UU.	Georgia
CAL	22635	*Passerina ciris ciris*	M	1909	EE.UU.	Georgia
CAL	52943	*Passerina ciris ciris*	H	1909	EE.UU.	Georgia
MVZ	153563	*Passerina ciris ciris*	H	1964	EE.UU.	Texas
MVZ	36656	*Passerina ciris ciris*	H	1902	EE.UU.	Georgia
AMNH	365265	*Passerina ciris ciris*	H	1907	EE.UU.	Florida
AMNH	365258	*Passerina ciris ciris*	H	1906	EE.UU.	Florida

CAL	52937	*Passerina ciris pallidior*	M	1891	EE.UU.	Texas
CAL	52930	*Passerina ciris pallidior*	M	1886	EE.UU.	Texas
AMNH	365305	*Passerina ciris pallidior*	M	1918	EE.UU.	Texas
AMNH	365311	*Passerina ciris pallidior*	M	1889	EE.UU.	Texas
CAL	52924	*Passerina ciris pallidior*	H	1892	EE.UU.	Texas
AMNH	519397	*Passerina ciris pallidior*	H	1937?	EE.UU.	Texas
AMNH	824199	*Passerina cyanea*	M	1975	EE.UU.	New York
AMNH	837002	*Passerina cyanea*	M	2009	EE.UU.	New York
AMNH	69686	*Passerina cyanea*	M	1887	EE.UU.	New York
AMNH	55417	*Passerina cyanea*	M	1891	EE.UU.	South Carolina
AMNH	365104	*Passerina cyanea*	M	1890	EE.UU.	Virginia
AMNH	760994	*Passerina cyanea*	M	1902	EE.UU.	Georgia
AMNH	760999	*Passerina cyanea*	M	1887	EE.UU.	Minnesota
AMNH	365114	*Passerina cyanea*	M	1894	EE.UU.	Wisconsin
AMNH	84491	*Passerina cyanea*	M	1886	EE.UU.	Texas
AMNH	760987	*Passerina cyanea*	M	1923	México	Veracruz
AMNH	365041	*Passerina cyanea*	H	1890	EE.UU.	New York
AMNH	365062	*Passerina cyanea*	H	1907	EE.UU.	New York
AMNH	365051	*Passerina cyanea*	H	1897	EE.UU.	New York
AMNH	519355	*Passerina cyanea*	H	1887	EE.UU.	Virginia
AMNH	365103	*Passerina cyanea*	H	1902	EE.UU.	Virginia
AMNH	761000	*Passerina cyanea*	H	1889	EE.UU.	Minnesota
AMNH	365113	*Passerina cyanea*	H	1898	EE.UU.	Wisconsin
AMNH	707245	*Passerina cyanea*	H	1922	México	Tamaulipas
MVZ	153570	*Passerina leclancherii grandior*	M	1964	México	Oaxaca
MVZ	136303	*Passerina leclancherii grandior*	M	1957	México	Colima
AMNH	101046	*Passerina leclancherii grandior*	M	1906	México	Oaxaca
AMNH	101045	*Passerina leclancherii grandior*	M	1906	México	Oaxaca
AMNH	101046b	*Passerina leclancherii grandior*	M	1906	México	Oaxaca
AMNH	36864	*Passerina cyanea*	H	1889	México	Jalisco
MVZ	153571	*Passerina leclancherii grandior*	H	1964	México	Oaxaca
CAL	61541	*Passerina leclancherii grandior*	H	1952	México	Oaxaca
AMNH	778465	*Passerina leclancherii grandior*	H	1962	México	Oaxaca
AMNH	519418	*Passerina leclancherii grandior*	H	1879	México	Oaxaca
AMNH	101047	*Passerina leclancherii grandior*	H	1906	México	Oaxaca
AMNH	519414	*Passerina leclancherii leclancherii*	M	1902	México	Acapulco
CAL	26	*Passerina leclancherii leclancherii*	M	1906	México	Guerrero
CAL	61540	*Passerina leclancherii leclancherii*	M	1952	México	Guerrero
MVZ	57230	*Passerina leclancherii leclancherii*	M	1902	México	Guerrero
AMNH	519416	*Passerina leclancherii leclancherii*	H	1902	México	Guerrero
MVZ	150089	*Passerina rositae*	M	1963	México	Oaxaca
AMNH	776545	*Passerina rositae*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	776541	*Passerina rositae*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	519422	*Passerina rositae*	M	1877	México	Oaxaca
AMNH	240867	*Passerina rositae*	M	1927	México	Oaxaca
AMNH	776547	*Passerina rositae*	M	1961	México	Oaxaca

AMNH	519419	*Passerina rositae*	M	1879	México	Oaxaca
AMNH	776542	*Passerina rositae*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	776221	*Passerina rositae*	M	1961	México	Oaxaca
AMNH	41356	*Passerina rositae*	M	1872	México	Oaxaca
AMNH	150090	*Passerina rositae*	H	1963	México	Oaxaca
AMNH	776555	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
AMNH	519421	*Passerina rositae*	H		México	Oaxaca
AMNH	776554	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
AMNH	776228	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
AMNH	240866	*Passerina rositae*	H	1927	México	Oaxaca
AMNH	776229	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
AMNH	776228	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
AMNH	776230	*Passerina rositae*	H	1961	México	Oaxaca
CAL	65247	*Passerina versicolor versicolor*	M	1951	México	Guerrero
CAL	52923	*Passerina versicolor versicolor*	M	1891	EE.UU.	Texas
AMNH	761017	*Passerina versicolor versicolor*	M	1898	México	Tamaulipas
CAL	65245	*Passerina versicolor versicolor*	H	1952	México	Guerrero
CAL	65246	*Passerina versicolor versicolor*	H	1951	México	Guerrero
MVZ	135796	*Passerina versicolor versicolor*	H	1957	México	Chihuahua
MVZ	105183	*Passerina versicolor versicolor*	H	1934	EE.UU.	Texas
MVZ	54574	*Passerina versicolor versicolor*	H	1889	México	Nuevo León
AMNH	84520	*Passerina versicolor versicolor*	H	1880	EE.UU.	Texas
CAL	38240	*Passerina versicolor pulchra*	M	1933	México	Baja California
AMNH	761031	*Passerina versicolor pulchra*	M	1912	México	Baja California
AMNH	761027	*Passerina versicolor pulchra*	M	1912	México	Baja California
AMNH	761028	*Passerina versicolor pulchra*	M	1912	México	Baja California
AMNH	761035	*Passerina versicolor pulchra*	M	1912	México	Baja California
MVZ	55700	*Passerina versicolor pulchra*	H	1929	México	Baja California
MVZ	55715	*Passerina versicolor pulchra*	H	1929	México	Baja California
MVZ	55698	*Passerina versicolor pulchra*	H	1929	México	Baja California
AMNH	761041	*Passerina versicolor pulchra*	H	1912	México	Baja California
AMNH	761038	*Passerina versicolor pulchra*	H	1912	México	Baja California
CAL	62127	*Passerina versicolor dickeyae*	M	1957	México	Zacatecas
CAL	62126	*Passerina versicolor dickeyae*	M	1957	México	Zacatecas
CAL	62125	*Passerina versicolor dickeyae*	M	1957	México	Zacatecas
CAL	61776	*Passerina versicolor dickeyae*	M	1954	México	Zacatecas
CAL	42296	*Passerina versicolor dickeyae*	M	1931	México	Sonora
CAL	66952	*Passerina versicolor dickeyae*	H	1968	México	Sinaloa
AMNH	365209	*Passerina versicolor dickeyae*	H	1909	México	Nayarit
CAL	62869	*Passerina versicolor dickeyae*	H	1961	México	Zacatecas
CAL	62128	*Passerina versicolor dickeyae*	H	1957	México	Zacatecas
CAL	28489	*Passerina versicolor dickeyae*	H	1925	México	Sinaloa

Apéndice IV. Correlación de cantos con y sin playback.

Ecuación de correlación que se busca maximizar al utilizar función “Correlation” del programa Raven v1.4 (Bioacoustics Research Program):

$$C_{\Delta t} = \frac{\sum_{t=1}^{n} \sum_{f=1}^{FFT} (X_{t,f} \cdot Y_{t+\Delta t,f})}{\sqrt{\left(\sum_{t=1}^{n} \sum_{f=1}^{FFT} (X_{t,f})^2\right)\left(\sum_{t=1}^{n} \sum_{f=1}^{FFT} (Y_{t,f})^2\right)}}$$

Valores de correlación máxima (C) entre las grabaciones de individuos de Corrientes realizadas en el marco de esta tesis (1-8), grabaciones previas de individuos de Corrientes (8-12) y la grabación utilizada como estímulo para el playback (13).

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**
1	1	0.23	0.141	0.132	0.177	0.147	0.144	0.168	0.105	0.126	0.147	0.14	0.122
2		1	0.165	0.242	0.205	0.215	0.194	0.171	0.198	0.191	0.229	0.142	0.193
3			1	0.137	0.177	0.21	0.101	0.216	0.093	0.113	0.086	0.221	0.105
4				1	0.127	0.14	0.275	0.125	0.181	0.149	0.158	0.133	0.107
5					1	0.254	0.168	0.155	0.158	0.169	0.172	0.169	0.141
6						1	0.144	0.209	0.163	0.157	0.134	0.129	0.157
7							1	0.128	0.18	0.159	0.18	0.177	0.11
8								1	0.117	0.169	0.121	0.201	0.12
9									1	0.265	0.208	0.134	0.117
10										1	0.332	0.113	0.127
11											1	0.156	0.107
12												1	0.142
13													1

Apéndice V. Muestras utilizadas en análisis genéticos

Muestras analizadas en los capítulos 5 y 6. Se indican los marcadores moleculares que lograron secuenciarse a partir de cada muestra y, en el caso de secuencias obtenidas de trabajos publicados previamente, se indican la fuente y los números de acceso de GenBank. En el caso de las muestras utilizadas en el capítulo 5, se indica con un número al lado del nombre de la especie su correspondencia con la figura 5.1B. Los acrónimos de los números de catálogo se corresponden con las siguientes instituciones: **CBF**, Colección Boliviana de Fauna (La Paz, Bolivia); **CNAV**, Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (México DF, México); **DZB**, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais (Belo Horizonte, Brasil); **LGEMA**, Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves (São Paulo, Brasil); **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina); **MNCN**, Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid, España); **UWBM**, University of Washington Burke Museum of Natural History and Culture (Seattle, WA, EE.UU.).

Especie/subespecie	**# Catálogo**	**Origen**	**Marcadores**	**Fuente (nº GenBank)**
Cyanocompsa brissonii 1	MACN-Or-ct 6969	Argentina, Misiones	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii 2	MACN-Or-ct 1142	Argentina, Jujuy	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB0056	Brasil, Minas Gerais	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB1480	Brasil, Minas Gerais	COI, cyt *b*	

Cyanocompsa brissonii sterea	DZB1686	Brasil, Minas Gerais		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB1705	Brasil, Minas Gerais		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB1797	Brasil, Minas Gerais		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB2085	Brasil, Minas Gerais		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	DZB2246	Brasil, Minas Gerais		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	LGEMA2741	Brasil, Piauí		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii minor	MVZ 139067	Colombia, Valle del Cauca		cyt *b* (fragmento)
Cyanocompsa brissonii minor	MVZ 139066	Colombia, Valle del Cauca		cyt *b* (fragmento)
Cyanocompsa brissonii minor	MVZ 139065	Colombia, Valle del Cauca		cyt *b* (fragmento)
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 902	Argentina, Jujuy		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 916	Argentina, Jujuy		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 1150	Argentina, Jujuy		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 1384	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 1386	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 1461	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 1706	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 2094	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 2394	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 4181	Argentina, Chaco		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 4817	Argentina, Chaco		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	MACN-Or-ct 5088	Argentina, Corrientes	PN Mburucuyá	COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 5704	Argentina, Jujuy		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 5910	Bolivia, Santa Cruz		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 6142	Argentina, Cordoba		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	MACN-Or-ct 6209	Argentina, Formosa		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	MACN-or-ct 6993	Argentina, Misiones		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii sterea	MACN-or-ct 7010	Argentina, Misiones		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	UWBM 70160	Argentina, Tucumán		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii argentina	UWBM 70456	Argentina, Tucumán		COI, cyt *b*
Cyanocompsa brissonii	UWBM 70749	Argentina, Corrientes		COI, cyt *b*

Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or-ct 7630	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or-ct 7631	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or-ct 7632	Argentina, Corrientes	EBCo	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or-ct 7633	Argentina, Corrientes	EBCo	COI	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or ct 7730	Argentina, Corrientes	Santa Ana	COI	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or ct 7731	Argentina, Corrientes	Santa Ana	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or ct 7737	Argentina, Corrientes	PN Mburucuyá	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii *	MACN-Or ct 7746	Argentina, Corrientes	PN Mburucuyá	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii	UWBM 54472	Argentina, Corrientes	Derqui	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii	UWBM 54473	Argentina, Corrientes	Derqui	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii	UWBM 70257	Argentina, Corrientes	Derqui	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa brissonii argentina	UWBM 106347	Argentina, Salta		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides concreta	CNAV 24842	Mexico, Oaxaca		COI	
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 1	UWBM 76861	Panama, Panama		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 2	UWBM 76869	Panama, Panama		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 3	UWBM 76959	Panama, Panama		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 4	MNCN 04N5783	Ecuador, Esmeraldas		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487319)
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 5	MNCN 05N9237	Ecuador, Esmeraldas		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487321)
Cyanocompsa cyanoides cyanoides 6	MNCN 04N8410	Ecuador, Esmeraldas		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487318)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 1	LGEMA-13276	Brasil, Pará		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 2	MACN-Or-ct 5960/ CBF-TO 234	Bolivia, Santa Cruz		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 3	MNCN 07-0154	Guayana Francesa, Nouragues		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487312)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 4	MNCN 07-0206	Guayana Francesa, Nouragues		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487315)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 5	MNCN 07-0037	Guayana Francesa, Nouragues		COI	Milá *et al*. 2012 (JX487316)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 6	LGEMA-10223	Brasil, Pará		COI	Tavares *et al*. 2011 (JN801612)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 7	LGEMA-483	Brasil, Mato Grosso		COI	Tavares *et al*. 2011 (JN801613)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 8	MACN-Or-ct 6015	Bolivia, Santa Cruz		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 9	MACN-Or-ct 4661	Bolivia, La Paz		COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 10	MACN-Or-ct 4750	Bolivia, La Paz		COI, cyt *b*	

Cyanocompsa cyanoides rothschildii 11	MACN-Or-ct 4632	Bolivia, La Paz	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 12	MNCN 00N3373	Ecuador, Morona-Santiago	COI	Milá et al. 2012 (JX487313)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 13	MNCN 00N3332	Ecuador, Morona-Santiago	COI	Milá et al. 2012 (JX487314)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 14	MNCN 00N0689	Ecuador, Orellana	COI	Milá et al. 2012 (JX487317)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 15	MNCN 00N3420	Ecuador, Morona-Santiago	COI	Milá et al. 2012 (JX487326)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 16	MNCN 99N5259	Ecuador, Napo	COI	Milá et al. 2012 (JX487324)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 17	MNCN 99N5260	Ecuador, Napo	COI	Milá et al. 2012 (JX487323)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 18	MNCN 05N0010	Ecuador, Orellana	COI	Milá et al. 2012 (JX487322)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 19	MNCN 00N0798	Ecuador, Orellana	COI	Milá et al. 2012 (JX487320)
Cyanocompsa cyanoides rothschildii 20	MNCN 00N5048	Ecuador, Orellana	COI	Milá et al. 2012 (JX487325)
Cyanocompsa cyanoides toddi 1	UWBM 56337	Nicaragua	COI, cyt *b*	
Cyanocompsa cyanoides toddi 2	UWBM 70035	Nicaragua	COI, cyt *b*	
Cyanoloxia glaucocaerulea 1	MACN-Or-ct 4307	Argentina, Entre Ríos	COI, cyt *b*	
Cyanoloxia glaucocaerulea 2	MACN-Or-ct 4328	Argentina, Entre Ríos	COI, cyt *b*	
Habia rubica rubica 1	MACN-Or-ct 3460	Argentina, Misiones	COI, cyt *b*	Lavinia *et al*. 2015 (KR082824 y KP995886
Habia rubica peruviana 2	MACN-Or-ct 5962	Bolivia, Santa Cruz	COI, cyt *b*	Lavinia *et al*. 2015 (KR082819 y KP995878)

* Muestras obtenidas en el marco de la presente tesis